Р. Н. Буруковский

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Допущено УМО по образованию в области рыбного хозяйства в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению 110900.62 «Водные биоресурсы и аквакультура» и специальности 110901.65 «Водные биоресурсы и аквакультура»

Санкт-Петербург
2010

УДК 592:591.4
ББК 28.691я73
Б90

Рецензенты:

С. М. Никитина — доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии ФГОУ ВПО «Российский государственный университет имени Иммануила Канта»

В. И. Саускан — доктор биологических наук, профессор кафедры ихтиологии и экологии ФГОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет»

ISBN 978-5-903090-40-2

Буруковский, Р. Н.
Зоология беспозвоночных : учебное пособие. — СПб. : Проспект Науки, 2010. - 960 с.

В учебном пособии представлены общие характеристики подавляющего большинства бес позвоночных животных. Приведены современные данные об их таксономической структуре а также об анатомии и морфологии наиболее характерных и важных таксонов. Описаны жиз ненные циклы наиболее интересных с теоретической и практической точек зрения представи телей этих групп.

Предназначено, прежде всего, для студентов, аспирантов и преподавателей рыбохозяй ственных, сельскохозяйственных и ветеринарных вузов, а также биологических факультето университетов и технических университетов. Принесет несомненную пользу специалистам области зоологии и экологии.

ISBN 978-5-903090-40-2

Содержание

Часть 1. Простейшие 5
Часть 2. Низшие многоклеточные 105
Часть 3. Черви 341
Часть 4. Членистоногие 559
Часть 5. Надтип Amera и дополнение 777

Автор и издательство благодарят
ЗАО «Балт Нафта» и ООО «Балтматурс»
в лице их руководителей
А. В. Парфенюка и М. О. Друтмана
за помощь в издании книги

Часть 1

ПРОСТЕЙШИЕ

СОДЕРЖАНИЕ ЧАСТИ 1

Царство Protista, подцарство Protozoa ... 7
1. Общая характеристика ... 7
2. Основные органеллы простейших ... 11
Жгутики, кинетосомы и их производные (дериваты) ... 11
Строение жгутикового аппарата ... 12
Стигма ... 14
Покровы ... 15
Органеллы питания и экскреции ... 15
Митохондрии ... 16
Органеллы нападения и защиты ... 16
Жизненные циклы простейших ... 16
3. Таксономическая структура простейших ... 18
4. Характеристика основных таксонов подцарства Protozoa ... 18
Монадный тип организации ... 18
Надтип Dinomorpha ... 18
Тип Dinophyta ... 18
Надтип Euglenozoa ... 22
Тип Euglenophyta ... 22
Тип Kinetoplastidae ... 24
Класс Bodomonadida ... 25
Класс Trypanosomamonadida ... 26
Надтип Polymastigota ... 33
Тип Diplomonadida ... 33
Тип Parabasalia ... 35
Класс Trichomonadea ... 35
Класс Hypermastiginea ... 36
Тип Chlorophyta ... 37
Класс Euchloromonada ... 38
Надтип Apicomplexa ... 41
Тип Perkinsemorpha ... 43
Класс Spiromonadea ... 43
Класс Perkinsidea ... 44
Тип Sporozoae ... 45
Класс Gregarinomorpha ... 46
Класс Coccidiomorphina ... 50
Отряд Coccidiida ... 50
Отряд Haemosporidia ... 52
Отряд Piroplasmida ... 56
Об эволюции простейших из надтипа Apicomplexa ... 57
Надтип Chromophyta ... 57
Тип Slopalinata ... 57
Класс Opalinatea ... 57
Надтип Ciliophora ... 59
Общая характеристика ... 59
Покровы ... 60
Локомоторная система инфузорий ... 61
Пищеварительная система инфузорий ... 64
Экскреторная и осморегуляторная система ... 64
Ядерный аппарат ... 66
Размножение инфузорий ... 67
Классификация ... 70
Строение и жизненные циклы основных представителей Ciliophora ... 71
Эндосимбиотическая гипотеза происхождения инфузорий ... 74
Саркодовый тип организации ... 76
Надтип Rhizopoda ... 77
Надтип Actinopoda ... 88
Тип Radiolaria ... 88
Подтип Acantharia ... 88
Подтип Euradiolaria ... 93
Подтип Taxopoda ... 96
Амфизойные формы простейших ... 96
Амебы из рода Naegleria ... 97
Класс Thaumatomonadea ... 97
Дополнения к разделу Protozoa ... 99
Царство Fungi ... 99
Тип Microsporidia ... 99
Литература ... 102

Царство Protista, подцарство Protozoa

В течение последних десятилетий учеными усиленно дебатируется таксономическое положение простейших, относимых к Protozoa. Круг обсуждаемых проблем очень широк. Среди главных — объем группы; ее соотношение с простейшими, относимыми к растительным формам; объем такого таксона, как тип; количество типов, входящих в подцарство, и даже является ли вообще подцарство Protozoa отдельным таксоном. Ясно, что провести четкую линию между растениями и животными среди простейших невозможно. Считают, что в систематическом отношении гетеротрофные представители царства Protista — сборная группа, которая через окрашенных жгутиконосцев тесно связана с автотрофными (водорослями). Успехи ультрамикроскопических исследований позволили даже в тех группах, которые ранее считались едиными, обнаружить формы с совершенно разными планами организации. И напротив, обнаруживается сходство ультрамикроскопического строения между представителями простейших, ранее считавшимися далеко отстоящими друг от друга. Благодаря этому макросистематика простейших находится в состоянии затянувшегося кризиса, выход из которого возможен лишь по завершении исследования основного круга форм, относимых к Protista. Наконец, высказываются вполне обоснованные выводы, что подцарства Protozoa не существует. Гетеротрофные Protista (простейшие) — некоторая совокупность таксонов, охватывающая все дотканевые формы (одноклеточные, колониальные и многоклеточные), не имеющие одного общего предка (это явление называется полифилетичностью). Однако это не отменяет существования протозоологии как науки, которая изучает простейших, поскольку для них характерны признаки животных (подвижность, гетеротрофность и пр.). Поэтому ниже будут описаны строение и жизненные циклы именно таких организмов, хотя очень часто трудно будет разделить водоросли и простейших между собой.

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

К подцарству Protozoa относятся гетеротрофные эукариоты, среди которых есть одноклеточные моно- и полиэнергидные, многоклеточные и колониальные организмы. Общее свойство всех представителей подцарства: их организация не выходит за пределы клеточного уровня, т. е. подавляющее большинство дифференцировок, приводящих к возникновению того или иного плана организации, происходят внутри клеток. У многоклеточных простейших никогда не возникает гетероклеточность, приводящая к образованию ансамблей клеток, объединенных сходством выполняемых функций (тканей или тканоидов).

Элементарной единицей организации простейших служит так называемая энергида, которая представляет собой часть клетки, если клетка — это плазма со своим ядром, органеллами и пограничным слоем, пределом которого служит клеточная оболочка. Например, многоядерная амеба имеет общую плазму и ядра. Часть ядер, располагающихся на периферии тела амебы, имеет свою долю пограничного слоя, а те ядра, которые расположены ближе к центральной части амебы, своего пограничного слоя не имеют. Такой участок плазмы с ядром, органелла-

ми, но без пограничного слоя называется энергидой. А само такое многоядерное тело называется или симпластом (если не способно к амебоидному движению), или плазмодием (если способно к амебоидному движению или изменению формы тела). Клетку со многими ядрами называют полиэнергидной, а с одним — моноэнергидной.

Простейших с полиплоидными ядрами (например, радиолярий, у которых единственное ядро несет полиплоидный набор хромосом) можно отнести к скрытно полиэнергидным. Это подтверждается и наличием у них множественности органелл, например, аппаратов Гольджи.

Форма тела простейших и его окраска чрезвычайно разнообразны и обусловлены конкретными условиями существования.

Это же относится и к их внутреннему строению. В принципе оно не отличается от строения любой клетки эукариот. Однако клетки тканей многоклеточных животных представляют собой лишь элементарную единицу организма, «делегировавшую» целый ряд функций индивидууму и ограниченную в своем строении функциями ткани, в состав которой она входит. Самое же примитивное моноэнергидное простейшее, будучи клеткой, представляет собой организм, то есть физиологическое единство, требующее полного обеспечения всех функций организма, а также и тех функций, которые обеспечивают существование в данных условиях существования. Именно поэтому клетки простейших всегда устроены много более сложно, чем клетки многоклеточных животных.

Средние размеры Protozoa составляют менее 1 мм. Размеры наибольшего числа видов колеблются при этом от 5 до 150 мкм (1 мкм, микрон = $1 \cdot 10^{-6}$ м). У настоящих многоклеточных животных средние размеры измеряются сантиметрами, то есть между представителями этих двух подцарств разница в размерах достигает сотен раз.

По-другому позволяет на это посмотреть сравнение не абсолютных размеров, а размаха, диапазона размеров между ними.

Один из самых мелких представителей Protozoa, видимо, *Babesia boa* — внутриклеточный паразит крупного рогатого скота. Его размеры не превышают 12,5 мкм. Немногим крупнее паразитический жгутиконосец *Leischmania donovani* (14 мкм). *Nosema bombicus* — микроспоридия, вызывающая заболевание шелковичного червя, имеет размеры не более 34 мкм. Но и среди свободноживущих простейших есть совсем маленькие. Например, хищный жгутиконосец *Spiromonas angusta* имеет размеры 8–10 мкм, иногда до 18 мкм.

Наиболее известные широкому кругу людей простейшие — инфузория туфелька и амеба-протей — по сравнению с ними великаны. Длина *Paramecium caudatum* достигает 150–250 мкм, а *Amoeba proteus* 600 мкм. Но среди простейших они совсем не гиганты. Инфузория *Spirostomum ambiguum* имеет длину 3 мм. В известняках сохранились раковины вымерших фораминифер, диаметр которых достигал 18 см. Некоторые колониальные радиолярии из рода *Collosomum* достигают в длину 10–20 см. Ныне существующие глубоководные *Xenophyophorea* имеют размеры от 1 мм до 25 см (у *Stannophyleum venosum*).

Наконец, миксомицеты, которых, правда, некоторые специалисты относят к подцарству грибов, размером с мужскую ладонь — не редкость. А миксомицет *Fuligo septica* имеет плазмодий, площадь которого может достигать 1,5 кв. м (т. е. длины, по крайней мере, равной 1,2 м).

Итак, животные, относимые к подцарству Protozoa, в зависимости от условий существования могут иметь размеры от микроскопических (первые микрометры) до макроскопических (до 1 м и более). Различие в размерах достигает 10^6.

Для того чтобы оценить много это или мало, нужно провести аналогичное сравнение у настоящих многоклеточных.

К самым маленьким Eumetazoa следует отнести насекомое *Alpatus magnanium* (210 мкм), самцов четырехногого клеща *Aceria truncata* (90 мкм) и коловратки *Asomorpha musculus* (45 мкм).

Самое крупное животное как среди живых, так и среди вымерших многоклеточных — синий кит (*Balaenoptera musculus*). Его длина составляет 35 м. Следовательно, он в 1 000 000 раз крупнее коловраток. Одновременно самое мелкое многоклеточное всего в 40 раз крупнее самого мелкого простейшего, а самое крупное всего в 30 раз длиннее самого большого из известных простейших (упоминавшийся выше миксомицет).

Как будет показано ниже, главные направления эволюции внутри подцарства Protozoa по разным причинам ведут в сторону преодоления моноэнергидности и одноклеточности, в сторону увеличения размеров особи или возникновения колониальности. Но все же среди простейших преобладают микроскопические животные, или животные, находящиеся у верхней границы микроскопических размеров. Благодаря этому возникает целый ряд ограничений или так называемых запретов в освоении простейшими различных биотопов и сред обитания.

Первое ограничение — восприятие простейшими пространства. Они фактически оказались мономерными животными, реагирующими на внешние воздействия так, словно существует лишь одна пространственная координата.

Другое следствие малых размеров — огромная относительная поверхность тела (пример: у кубика со стороной 10 мм поверхность составляет 600 кв. мм. Если его разделить на кубики со стороной 1 мм, получится 1000 кубиков каждый с поверхностью в 6 кв. мм, т. е. суммарная поверхность всех кубиков будет в 10 раз больше, чем у целого кубика: 6000 кв. мм). Благодаря этому простейшие предрасположены осуществлять все процессы обмена веществ через поверхность тела, для чего используются все известные типы обмена от гетеротрофности до автотрофности. Обратная сторона этого удивительного свойства — невозможность простейших быть неподвижными относительно жидкости, в которой они обитают (см. ниже). Если бы они были неподвижными, то очень быстро истратили все питательные вещества и кислород в достижимом для них объеме пространства, насытили бы его продуктами обмена и углекислым газом. Это привело бы простейшее к быстрой гибели. Поэтому они должны или двигаться сами, или двигать воду мимо себя. Сказанное способствовало возникновению двигательного и вододвигательного аппаратов простейших.

Предрасположенность к обмену непосредственно через поверхность тела реализуется по-разному в зависимости от размеров тела, особенностей двигательного аппарата, наличия наружного скелета, абсолютной скорости движения. Упомянутая выше тенденция эволюции простейших в сторону увеличения размеров особи (и, следовательно, ее объема) приводит к огромному разнообразию способов совершенствования жизнедеятельности. Это приводит к еще большей вариабельности. Так, у инфузорий объем наименьших относится к объему крупнейших видов как 1:200000. Объем ядра у некоторых радиолярий, считающийся наибольшим, превосходит таковой мелких жгутиконосцев в 27 000 000–125 000 000 раз.

Еще одно следствие малых размеров простейших — они представляют собой некое экологическое единство, поскольку обитают либо в воде, в частности, в капиллярной влаге почвы, либо в жидкой среде с большим содержанием воды. В воздушной среде они активно существовать не могут. Это объясняется неизбежностью быстрого высыхания, невозможностью регулировать водообмен через огромную относительную поверхность тела.

В результате этого возникло еще одно общее свойство подавляющего большинства простейших, перешедших к обитанию в пресных, и особенно во временных водоемах (лужи и т. п.). Вернее, вероятно, именно приобретение этого свойства

и позволило простейшим завоевать такую гигантскую адаптивную зону, как временные пресные водоемы; это — способность инцистироваться, т. е. образовывать покоящиеся стадии — цисты, снабженные устойчивой к высыханию оболочкой. Благодаря этому простейшие не только могут сохраняться при наступлении неблагоприятных условий (например, высыхание лужи), но и перемещаться с помощью ветра, других животных, заселяя другие водоемы, часто приобретая всесветное распространение.

Наконец, еще одно следствие малых размеров тела — невозможность развить скорости движения, доступные более крупным животным, несмотря на то что абсолютные скорости движения среди простейших варьируются в очень широких пределах. У простейших с амебоидным планом организации, передвигающихся, изменяя форму тела, с помощью псевдоподий, они находятся в пределах 0,2–4,0 мкм/с, у жгутиконосцев 30–325 мкм/с. Самые быстро движущиеся простейшие инфузории развивают скорости 200–3740 мкм/с. Более ярко иллюстрируют это относительные скорости. Амебоидные простейшие в секунду преодолевают 0,003–0,71 длин собственного тела, жгутиконосцы 0,25–8,7, и, наконец, инфузории 0,7–53 длины тела в секунду.

Малые размеры простейших закономерно ограничили и способы локомоции тех из них, что обитают в толще воды. Оказывается, из-за их малых размеров вода для них оказывается очень «вязкой» средой, как бы прилипающей к поверхности тела. Пассивно движущееся тело в таких условиях подвергается влиянию так называемых крутящих гидродинамических моментов, из-за чего их движение неуправляемо, нестабильно и биологически неоправданно. Благодаря этому животное не может осуществлять необходимые для выживания движения, а также целенаправленно ориентироваться в окружающем пространстве. Появление типичных для простейших органов передвижения (реснички, жгутики) не только дало им возможность активно плавать, но и, вращаясь вокруг собственной оси, описывать в толще воды спиральную траекторию. Это стабилизирует положение тела простейшего в пространстве, позволяя ему уйти от возмущающего воздействия гидродинамических моментов «вязкой»среды.

Несмотря на все многообразие Protista, у них существуют два основных типа локомоции и, соответственно этому, два основных типа организации. Они встречаются как среди водорослей и грибов, так и среди простейших и подразделяются, в первую очередь, в зависимости от способов передвижения. Это жгутиконосная (монадная) и амебоидная (саркодовая) формы организации. Другие формы организации, описываемые, например, для водорослей, всегда связаны с этими двумя. Ранее простейших, характеризующиеся этими формами, объединяли в качестве крупных таксономических групп (типы Mastigophora и Sarcodina). В некоторых системах простейших их сливали между собой в тип Sarcomastigophora (например, в учебнике В. А. Догеля). Однако жгутиковый тип организации широко распространен не только среди самых различных представителей Protista — и автотрофных, и гетеротрофных. Жгутиковые клетки встречаются у всех многоклеточных животных и многих высших растений. Это же относится и к амебоидной форме. Жгутиковые клетки имеются не только среди саркодовых, но и у миксомицетов, относимых часто к грибам, некоторых водорослей (бесцветных и окрашенных), а также у клеток многоклеточных организмов. Обе формы могут также существовать в виде отдельных стадий жизненного цикла, сменяющих другу друга, у некоторых простейших. Значит, по аналогии со жгутиковым, можно говорить об амебоидном типе организации клетки, но никак не об отдельных таксонах.

Это хорошо подтверждается ультрамикроскопическими исследованиями, которые и позволили обнаружить разнородность мастигофор и саркодовых.

2. ОСНОВНЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ ПРОСТЕЙШИХ

ЖГУТИКИ, КИНЕТОСОМЫ И ИХ ПРОИЗВОДНЫЕ (ДЕРИВАТЫ)

Жгутики и у простейших, и у жгутиковых или ресничных клеток многоклеточных животных и растений всегда лишь часть локомоторной системы клетки, которая состоит из кинетосомы (или центриоли), жгутика (или ундулиподия) и корневых выростов кинетосомы (или ее дериватов).

Современные представления о системе Protista во многом базируются на строении жгутика и его производных. Широкое распространение у них жгутиков и ресничек позволяет сравнивать между собой почти все таксоны, а также дает возможность использовать дополнительные признаки жгутикового аппарата, число которых приближается уже к 100, в систематике и филогении. Многие черты строения жгутиконосцев, в том числе и форма тела, определяются наличием у них этой своеобразной системы. Кроме передвижения в толще воды, она может также применяться для временного или постоянного прикрепления к субстрату или для создания пищевых потоков воды при питании взвешенными частицами.

У подавляющего большинства современных жгутиконосцев имеются по два жгутика. Вероятно, предковые мастигофоры были двужгутиковыми. Много- и одножгутиковость вторичны. Количество жгутиков, входящих в состав этого аппарата, их относительная и абсолютная длина, место и способ прикрепления жгутиков, характер их движения, их направленность очень разнообразны у разных групп жгутиконосцев, но постоянны внутри отдельных групп родственных организмов. Ранее этим признакам придавали решающее таксономическое значение. Теперь же более важными считают некоторые структуры, входящие в состав жгутиков или сопровождающие их. Это, например, особенности строения переходной зоны жгутика или специальная гипертрофированная митохондрия кинетопласт, имеющаяся у представителей класса Kynetoplastmonada (см. ниже).

Обычно выделяют 4 морфотипа жгутиконосцев. Для их выделения за основу классификации берут структурную единицу кинетического (локомоторного) аппарата (2 или 4 кинетосомы со жгутиками), которая называется мастигонт, потому что у целого ряда паразитических форм наблюдается полимеризация жгутикового аппарата (т. е. многократное увеличение количества структурных единиц кинетического аппарата).

Изоконты имеют от 2 до 8 жгутиков равной длины, направленных в одну сторону, с одинаковыми способами биения. К ним относится большинство подвижных клеток зеленых водорослей.

Анизоконты имеют 2 жгутика неравной длины, направленные в одну сторону, отличающиеся по способу биения. Такие жгутики характерны для бесцветных жгутиконосцев.

У гетероконтных имеются 2 жгутика неравной длины (один направлен вперед, другой — назад), различающиеся по способу биения. Они характерны и для подвижных клеток водорослей, и для так называемых зооспоровых грибов, и для бесцветных жгутиконосцев.

Стефаноконты имеют венчик жгутиков на переднем конце клетки. Это характерно для многожгутиковых гамет и зооспор некоторых зеленых водорослей.

Одножгутиковые формы обычно не выделяются в особую группу. Многие из них рассматриваются как утратившие вторично жгутик особи, так как у подавляющего большинства есть еще одна безжгутиковая кинетосома. За пределами этой классификации остаются и некоторые многожгутиковые формы: опалины, *Stephanopogon*, чье таксономическое положение вообще неясно.

СТРОЕНИЕ ЖГУТИКОВОГО АППАРАТА

Жгутиковый аппарат подразделяется на свободную часть (собственно жгутик или ундулиподия), кинетосому (центриоль) и корешковую систему (рис. 1).

Ундулиподия, или рабочая часть жгутика, способна к ритмическим сокращениям, что и вызывает движение клетки или направленные токи жидкости возле нее. Это трубчатый вырост клеточной поверхности, окруженный мембраной, которая служит продолжением мембраны, покрывающей всю клетку. Он содержит пучок белковых фибрилл, так называемую аксонему. Аксонемой или аксиальной нитью называют микротрубочковое образование, составляющее основу некоторых локомоторных органов Protista (жгутиков, ресничек и некоторых других). Последняя, по данным электронной микроскопии, состоит из двух центральных микротрубочек, окруженных кольцом из девяти пар (дублетов) микротрубочек, состоящих из плотно спаянных друг с другом субфибрилл А и В. От А-трубочек в сторону соседнего дублета отходят пары «ручек» из белка динеина, а в направлении центральных микротрубочек — тонкие филаменты, называемые спицами.

Тонкое строение жгутиков всех эукариотных организмов удивительно однотипно в своих главных чертах. Отклонения от структуры «9+2», наблюдающиеся у некоторых групп организмов, редки. Это, видимо, варианты одного исходного типа и в каждом случае легко объяснимы функциональными особенностями. Можно предполагать, что жгутики эукариотного типа — одно из наиболее древних приобретений эукариот. Исходя из этого тип организации клетки жгутиконосцев считают в настоящее время первичным для всех эукариот. Это подтверждается также наличием структурной функциональной связи жгутикового аппарата с ядром, идентичность энергетического обеспечения работы жгутиков у всех эукариот и широкого распространения жгутиковых (монадных) форм и стадий среди эукариотических организмов.

Чрезвычайно важное значение для макротаксономии простейших играет так называемая переходная зона жгутика — участок, расположенный между проксимальным (ближним по отношению к мембране клетки) концом аксонемы и дистальным (дальним от мембраны клетки) концом кинетосомы. Она, видимо, играет, значительную роль в укреплении жгутика в районе выхода его из клетки. Об этом говорит и большое разнообразие структур, характерных для этой зоны. На ультрамикроскопических препаратах переходной зоны обнаруживаются двойные и одинарные спирали, окружающие основание аксонемы, переходные цилиндры, поперечные пластинки и пр.

У некоторых групп простейших внутри ундулиподии существуют так называемые параксиальные структуры. Чаще всего это пучок переплетающихся микрофиламентов, тянущихся вдоль аксонемы между нею и поверхностной мембраной жгутика.

Поверхность ундулиподии у всех свободноживущих жгутиконосных форм опушена, неся различные типы волосков (мастигонем). У паразитических, многожгутиковых и ресничных протистов опушение жгутиков или ресничек отсутствует. По-видимому, мастигонемы усиливают гидродинамические свойства жгутиков. Поэтому у гетероконтных жгутиконосцев они присутствуют лишь на переднем, двигательном жгутике. Фактически они увеличивают диаметр жгутика, благодаря чему возрастает эффективность его биения. У паразитических жгутиконосцев, обитающих в среде более вязкой, чем вода (кровь, межклеточная жидкость и т. п.) необходимость в них отпадает.

Важнейшим элементом жгутиковой системы служит кинетосома. Это цилиндр, стенки которого образованы девятью группами микротрубочек, объединенными по три (триплеты). В проксимальной части цилиндра, там, где он контактирует с переходной зоной жгутика, обычно расположена колесовидная структура: центральная ось связана с триплетами с помощью «спиц». Считается, что именно с центральной оси начинается образование новой кинетосомы. Чаще всего в клетке присутствуют две кинетосомы, расположенные примерно под прямым углом друг к другу. От них

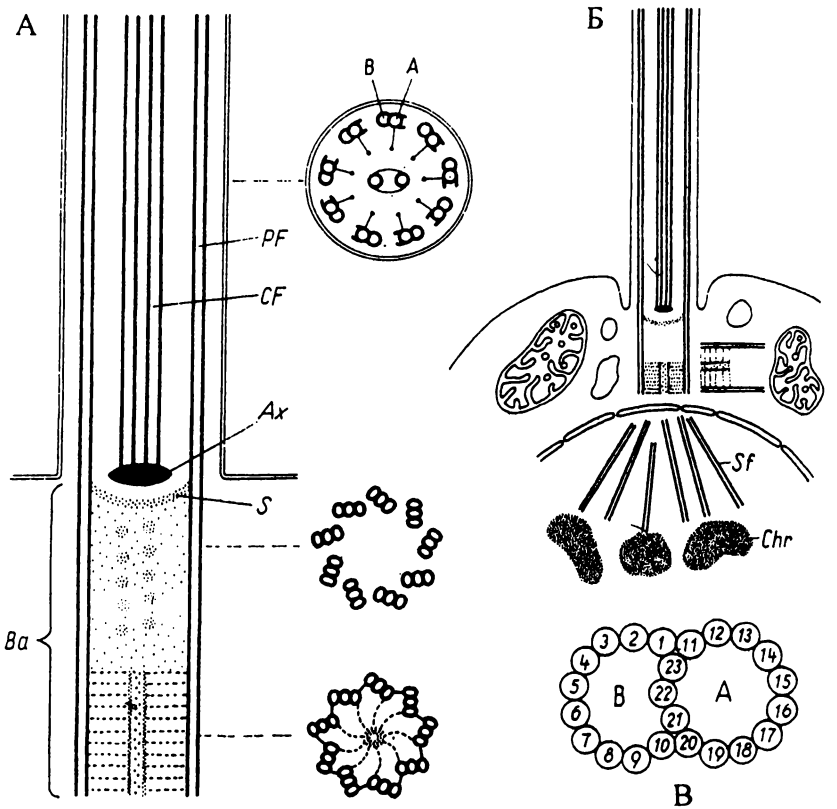


Рис. 1. Схема ультрамикроскопического строения жгутика или реснички (Grell, 1993):
А — продольный срез и три поперечных среза через жгутик на различной высоте (указано штриховыми линиями); Б — участок цитоплазмы, где располагается центриоля, в момент образования новой центриоли (в правом углу) нитей ахроматинового веретена (микротрубочек) внутри ядра; В — схематический поперечный срез через дуплет микротрубочек, показывающий, что он состоит из микротрубочки А (*13* субъединиц: *11–23*) и неполной В (*10* субъединиц: *1–10*);
Ax — осевое тельце; *Ba* — центриоля (кинетосома); *CF* — центральные фибриллы; *Chr* — хромосомы; *PF* — периферические фибриллы; *S* — перегородка (септа); *Sf* — нити ахроматинового веретена

отходят один или два жгутика. Обычно обе кинетосомы связаны между собой фибриллярными мостиками.

Третья составная часть жгутикового аппарата — корешковая система (дериваты кинетосом) — представлена совокупностью микротрубочек или микрофиламентов, прикрепляющихся к кинетосомам. За крайними исключениями они есть у всех жгутиконосцев. Корешки делятся на микротрубочковые, фибриллярные и многослойные структуры. У некоторых групп жгутиконосцев корешки связаны с ядром, образуя так называемый кариомастигонт. Отростки корешков принимают участие в формировании цитоскелета, располагающегося непосредственно под пелликулой (покровами) жгутиконосца. Кинетосома не плавает в цитоплазме сама по себе, поскольку закреплена системой корешков. Эти корневые нити образуют иногда очень сложную трехмерную решетку, располагающуюся в поверхностном (кортикальном) слое цитоплазмы и выполняющую скелетную функцию. Каждый таксон имеет свой характерный тип цитоскелета, служащий модификацией какой-то предковой формы. Благодаря этому именно особенности корешковой системы определяют форму тела конкретных

жгутиконосцев, наличие выступов и углублений на их поверхностях. Ими определяется форма и характер симметрии или ее отсутствие, положение ядер, жгутиковых каналов, пронизывающих тело клетки у некоторых форм (*Tripanosoma*), жгутикового резервуара эвгленовых и т. п.

Изменение формы жгутика вызывается скольжением наружных дублетов аксонемы друг по другу вследствие образования мостиков между соседними микротрубочками. Для образования таких мостиков необходима энергия фосфатной связи, поставляемая молекулой АТФ. Длина волны, пробегающей по жгутику, как правило, меньше его общей длины, поэтому он может генерировать более или менее постоянную силу, действующую параллельно его продольной оси. Благодаря действию жгутика, выполняющего функцию тянущего пропеллера, жгутиконосец как бы ввинчивается в воду. Скорости, развиваемые ими, по сравнению с другими простейшими, относительно невелики. Они колеблются от 30 до 325 мкм в секунду. Относительные скорости составляют 0,25–8,7 длин тела в секунду.

Тип подвижности, характерный для жгутиконосцев, обусловливает своеобразную полярность строения их клеток и колоний. Функционально передним концом жгутиконосца является тот, где прикрепляется жгутик. Благодаря этому наиболее обычная форма тела жгутиконосцев каплевидная, радиально или билатерально симметричная, с более или менее суженным передним жгутиковым полюсом. Но отклонения от этого стереотипа очень обычны и общее разнообразие форм жгутиконосцев очень велико. Они могут быть асимметричными, спиралевидными, иметь суженный задний конец и т. д.

СТИГМА

Еще одна органелла, встречающаяся только у жгутиконосцев, и довольно типичная для них, — глазок, или стигма. Она играет важную роль в фоторецепции. Восприятие света для жгутиконосцев, среди которых много чистых автотрофов или организмов со смешанным типом питания (миксотрофов), чрезвычайно важно. Благодаря этому подвижные организмы могут более или менее активно выбирать оптимальные условия освещенности, демонстрируя фототаксис. Поскольку многие жгутиконосцы при движении вращаются вокруг своей оси, их ориентация в отношении источника света представляет собой результат двухмоментной фоторецепции, так как источник освещения периодически затемняется телом простейшего, или освещает фоторецептор. Долгое время функцию фоторецепции приписывали именно стигме. В настоящее время можно считать установленным, что стигма жгутиконосцев не является светочувствительной органеллой. У представителей разных таксономических групп она, по-видимому, выполняет разную роль: либо ширмы, периодически затеняющий собственно фоторецептор, либо рефлектора, усиливающего световой сигнал (Dinoflagellata), либо экрана, защищающего фоторецептор от отраженных «ложных» сигналов изнутри клетки.

В прижизненном состоянии стигма имеет сферическую, палочковидную, линзовидную или трапециевидную форму. Поскольку ее функция связана с регуляцией направленного движения клеток путем улавливания световых импульсов, их трансформации и передачи жгутиковому аппарату, стигма строго пространственно сориентирована на его внутриклеточную часть. В клетках, долгое время находящихся в темноте, стигма исчезает, вновь возникая при перенесении культуры на свет. Структурную основу стигмы составляют тесно прилегающие друг к другу пигментсодержащие глобулы каротиноидного состава диаметром 75–600 нм. Иногда (у эвгленовых) они ограничены мембраной. В разных группах жгутиконосцев имеются свои типы структурной организации стигм, постоянные для данной группы. У многих автотрофных жгутиковых у основания одного из жгутиков имеется вздутие, так называемое парабазальное тело, которое размещается строго против стигмы, но отделено от нее.

ПОКРОВЫ

От воздействия внешней среды все простейшие, независимо от типа их организации, защищены клеточными оболочками самого различного строения. Основной структурной единицей всех типов покровов у простейших служит цитоплазматическая мембрана. В отличие от внутриклеточных аналогичных мембран она представляет собой сложный полисахаридно-белковый комплекс (гликокаликс), образуя **плазмалемму**. Гликокаликс связан с информационной системой клетки. В нем расположены специальные рецепторные молекулы. С его помощью клетка может избирательно накапливать из окружающей среды различные вещества, поступающие потом в клетку путем пиноцитоза.

С внутренней стороны плазмалеммы обычно располагаются субмембранные микрофиламенты или микротрубочки. Совокупность микротрубочек с плазмалеммой называют **тубулеммой**.

Появление жгутиков в качестве локомоторного аппарата привело к появлению у жгутиконосцев относительно еще одного типа покровов — плотной **пелликулы**. Она укреплена выростами корешковой системы. Следующий этап усложнения покровов — **наружный скелет**, образованный белковыми, целлюлозными и даже хитиновыми пластинками, известковыми, кремнеземными структурами, а также гликопротеидными студенистыми выделениями у некоторых жгутиконосцев.

У некоторых простейших покровы разных типов усложняются появлением более или менее сложной скульптуры, то есть системы более или менее правильно расположенных углублений и выступов, которые образуют что-то вроде ребер жесткости (Opalinidomorpha), «армированные» микротрубочками. Такие покровы называются **складчатая** или **гребенчатая тубулемма**.

ОРГАНЕЛЛЫ ПИТАНИЯ И ЭКСКРЕЦИИ

Уже у свободноживущих жгутиконосцев, особенно хищных форм, наличие плотной пелликулы уменьшило размеры той части поверхности тела, которая могла осуществлять транспортировку жидкостей и газов, а также пищи, через покровы простейшего. Это закономерно привело к появлению участков покровов, специализированных для захвата пищи и выведения переваренных остатков. Возникает органелла, устроенная по-разному в разных таксонах, называемая цитостомом (**клеточным ртом**). Место, где происходит выведение непереваренных остатков пищи, называется **порошицей**, **цитопроктом** или **цитопиге**. Поскольку жгутиконосцы все время находятся в движении, они не могут захватывать пищевые частицы любой частью своей поверхности, поэтому на переднем конце клетки появляется специализированный участок: так называемая **клеточная глотка**. У большинства фототрофных жгутиконосцев она же выполняет экскреторную функцию, но у бесцветных фаготрофных форм, то есть тех жгутиконосцев, которых мы относим к Protozoa, глотка уже функционирует как настоящий клеточный рот (цитостом) и служит для приема твердой пищи. Попавшие в глотку твердые частицы пищи переходят в отчленяющиеся от глотки **пищеварительные вакуоли**, которые спускаются к цитопрокту, где непереваренные частицы выталкиваются наружу.

Цитостом не обязательно располагается на переднем конце тела. В зависимости от особенностей движения жгутиконосца и обтекания его тела потоком воды, цитостом может смещаться на ту часть клетки, где, в соответствии с гидродинамическими качествами данной формы клетки, наиболее вероятен захват пищевой частицы.

Так, у представителей антарктического и живущего в фиордах Дании рода жгутиконосцев *Cryothecomonas* с тесно прилегающей к поверхности клетки многослойной раковиной цитостом занимает заднебоковое положение. Захват пищи происходит с помощью выходящих из цитостома псевдоподий. Этот пример иллюстрирует одну из

возможных причин возникновения псевдоподий сначала как органа захвата пищи, а затем и локомоторного органа, обусловливающего существование амебоидного типа организации.

МИТОХОНДРИИ

Как и у всех эукариот, энергетическое обеспечение метаболизма простейших осуществляется с помощью митохондрий. Они имеются у большинства простейших и также демонстрируют очень широкое разнообразие, сочетающееся одновременно с некоторым консерватизмом в строение внутренних гребней (крист). Отсутствуют митохондрии у некоторых анаэробных свободноживущих и ряда паразитических форм. Первично лишенными митохондрий считают микроспоридий.

По строению гребней (крист), образуемых внутренней мембраной митохондрий, различают прежде всего простейших с трубчатыми и пластинчатыми кристами. Из-за того что некоторые крупные таксоны однородны по этому признаку, ранее полагали, что строение крист митохондрий — важный таксономический признак. Однако сейчас известны простейшие, чьи митохондрии имеют дисковидные, мешковидные кристы и кристы неопределенной формы; кристы, форма которых меняется у одного вида в зависимости от среды культивирования; наконец, и трубчатые, и пластинчатые кристы внутри митохондрии у одной особи.

ОРГАНЕЛЛЫ НАПАДЕНИЯ И ЗАЩИТЫ

Специфические органеллы простейших — так называемые экструсомы, т. е. органеллы, выбрасываемые наружу, и служащие для защиты или нападения. Понятие «экструсомы» объединяет окруженные мембранами органеллы, которые в ответ на различные раздражения выбрасывают из клетки свое содержимое. Это может сопровождаться изменением их структуры. Такие органеллы называют трихоцистами. По своему строению это специальные вакуоли, содержащие мукополисахариды (сложные соединения углеводов с белками). Известно 10 разных типов экструсом. У некоторых жгутиконосцев есть настоящие стрекательные органеллы, внутри которых находится свернутая в спираль лента, которая при выстреливании разворачивается, образуя трубку длиной 10–18 мкм (как у хищного жгутиконосца из рода *Katablefaris*).

Прочие особенности строения органелл, имеющие уникальный характер и присущие отдельным таксонам простейших, будут описаны в соответствующих местах.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПРОСТЕЙШИХ

Поскольку подцарство Protozoa объединяет всю совокупность наиболее примитивных эукариот, в его пределах возникли и были реализованы все возможные способы и механизмы жизнедеятельности этих животных. Лишь часть из них отобрана эволюцией и «использована» в дальнейшем. Но многие все же сохранились у простейших, демонстрируя типичное для всех примитивных групп организмов многообразие. Оно проявляется повсеместно: и в строении органелл, общих для всех эукариот (например, митохондрий), и в возникновении органелл, характерных только для отдельных групп простейших, и в разнообразии механизмов клеточного размножения (митоза) и полового процесса (мейоза), и, наконец, в разнообразии жизненных циклов.

Жизненным циклом называется совокупность закономерно сменяющих друг друга стадий развития организма между двумя одинаковыми стадиями. В принципе в качестве точки отсчета может быть выбрана любая из таких стадий, но, как правило, для этого выбирают момент образования оплодотворенного яйца (зиготы), из-за чего часто говорят, что жизненным циклом называется период в жизни организма «от яйца до яйца».

Жизненные циклы подразделяют на простые и сложные. Простыми называют жизненные циклы, реализуемые в течение одного поколения. Они существуют лишь у агамных животных, то есть у животных, у которых отсутствуют всякие признаки полового процесса. Часто простыми называют жизненные циклы многоклеточных животных, без исключения имеющих половой процесс, но проходящих все стадии процесса без чередования поколений, в течение онтогенеза. В таких случаях, различая «онтогенез» и «гаметогенез», забывают, что гаметы — такое же отдельное поколение (гаплоидное), как и многоклеточное тело (но диплоидное, имеющие онтогенез). Такие жизненные циклы лишь условно можно называть простыми, по сравнению с жизненными циклами со сменой нескольких диплоидных и/или гаплоидных поколений в дополнение к поколению, представленному гаметами.

Учитывая сказанное, для растительного и для животного мира известны лишь пять типов жизненных циклов, которые можно назвать элементарными. И все они обнаружены у Protozoa. Два из них характерны для агамных организмов, всегда сохраняющих гаплоидный набор хромосом. Первый тип их жизненного цикла характеризуется тем, что никаких видимых изменений не наблюдается как в течение жизни данного простейшего, так и между представителями последующих поколений, производящих себе подобных в процессе бесполого размножения. Следовательно, у них фактически отсутствует жизненный цикл. Для второго типа жизненного цикла характерно наличие периодических изменений строения вегетативных частей клеток при неизменном ядерном аппарате.

Три оставшихся основаны на циклическом изменении ядерного аппарата. Общее для всех них — наличие гаплоидного и диплоидного поколений, чередующихся друг за другом. При переходе от первого ко второму происходит слияние гамет, при обратном переходе — редукционное деление, ведущее к уменьшению числа хромосом вдвое.

Существуют следующие жизненные циклы (рис. 2):

1) циклы с зиготической редукцией (рис. 2, *а*); большая часть жизненного цикла приходится на гаплоидное поколение. Диплоидное поколение представлено только зиготой, которая сразу делится редукционно, восстанавливая гаплоидность;

2) циклы с гаметической редукцией (рис. 2, *б*); большая часть жизненного цикла приходится на диплоидное поколение; гаплоидное представлено только гаметами. Редукционное деление происходит непосредственно перед их образованием.

3) циклы с промежуточной редукцией (рис. 2, *в*).

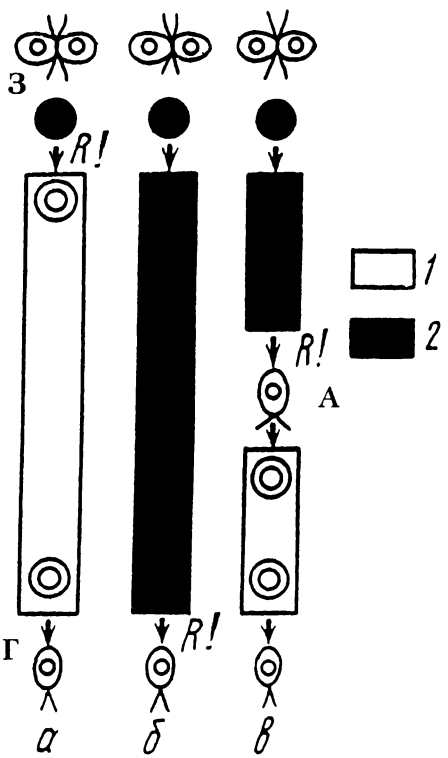


Рис. 2. Типы жизненных циклов простейших, имеющих половой процесс (К. В. Беклемишев, 1979):
а, б и в — жизненный цикл с зиготической, гаметической и промежуточной редукцией соответственно:
1 — гаплоидное поколение; *2* — диплоидное поколение; *R!* — редукционное деление; А — агамета; Г — гамета; З — зигота

Гаплоидное и диплоидное поколения занимают примерно равные части цикла. Зигота развивается в диплоидный организм агамонт, который после редукционного деления образует большее или меньшее количество гаплоидных агамет. Каждая из них развивается в гаплоидный организм гамонт, который в конце концов с помощью митотического деления образует большое количество гамет. Гаметы сливаются, происходит половой процесс. Цикл замыкается.

Ядерные циклы могут накладываться на изменение вегетативных частей клетки, иногда также циклические. В пределах гаплоидной или диплоидной частей цикла может происходить смена поколений, усложняя его. Но основой этих жизненных циклов все же служит ядерный цикл.

Из описанных выше жизненных циклов многоклеточные растения унаследовали жизненный цикл с промежуточной редукцией, а животные — с гаметической.

3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПРОСТЕЙШИХ

Как уже говорилось, на современные представления о систематике Protozoa огромное влияние оказало совершенствование современных методов исследований. Так же, как в свое время изобретение светового микроскопа послужило причиной обнаружения простейших, так и сейчас применение электронного микроскопа, а также всей совокупности ультрамикроскопических методов и методов молекулярной биологии, заставило полностью пересмотреть макросистематику простейших. Однако нельзя считать, что этот процесс завершен. Так, в учебнике В. А. Догеля, выпущенном в 1981 году, в составе Protozoa представлены пять типов простейших, а за год до его появления вышел сборник трудов Зоологического института АН СССР, в котором группа ведущих ученых-протистологов предлагают систему с девятью типами. Выдающийся американский протистолог Д. О. Корлисс в 1994 году подразделяет подцарство на два царства (kingdom; в его системе эукариота — империя, empire), в одно из которых входят три, а в другое — 13 типов. Наконец, Heliozoa, которые в учебнике В. А. Догеля представляют собой класс в типе Sarcomastigophora, в сборнике, упомянутом выше, — подтип в типе Sarcodina, а в работе Корлисса — самостоятельный тип, на самом деле оказался жизненной формой, объединяющей простейших по крайней мере с восемью разными планами организации. То есть только Heliozoa могут быть подразделены на восемь самостоятельных типов. Поэтому в данной работе мы используем в основном систему Protista, предложенную С. А. Карповым, которая, по мнению специалиста по протистам Л. Н. Серавина, наиболее обоснована в настоящее время.

4. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ТАКСОНОВ ПОДЦАРСТВА PROTOZOA

МОНАДНЫЙ ТИП ОРГАНИЗАЦИИ

НАДТИП DINOMORPHA

Тип Dinophyta (рис. 3)

К типу Dinophyta, или Dinoflagellata, относится сравнительно небольшая группа панцирных жгутиконосцев (около 300 видов). Положение динофлагеллят долго оставалось неясным, затем на три четверти столетия вроде бы утвердилось, а в последнее время опять стало объектом дискуссий между специалистами. В XIX веке их рассматривали как связующее звено между жгутиконосцами и вводили в царство

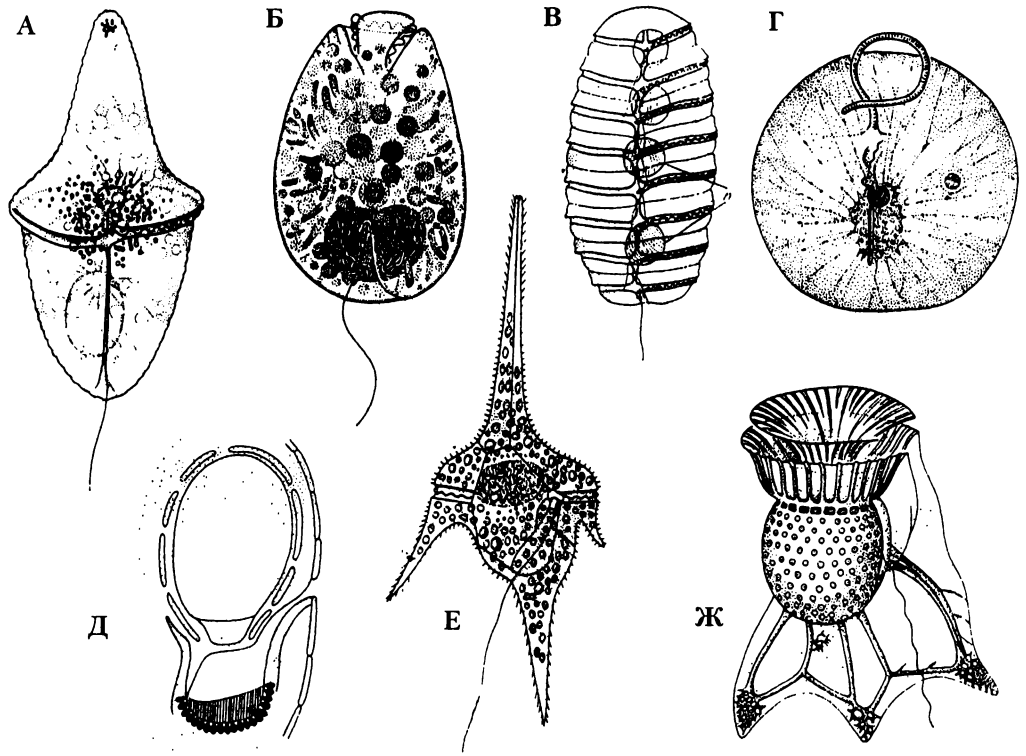


Рис. 3. Надтип Dinomorpha, тип Dinophyta (Grell, 1993):
А — *Gymnodinium dogieli*; Б — *Amphidinium elegens*; В — *Polykrikos schwartzi*; Г — *Noctiluca miliaris*; Д — продольный срез через фоторецептор («оцеллоид») *Nematodinium*; Е — *Ceratium hirudinella*; Ж — *Ornithocercus magnificus*

Protista, хотя разные их группы и были разбросаны по разным типам. В конце столетия их целиком поместили в царство растений. В XX веке начали накапливаться данные о своеобразном строении ядра Dinoflagellata. Его уникальные особенности (отсутствие белков гистонов в хромосомах, малая толщина элементарных фибрилл — нитей — хроматина, отсутствие четкой продольной дифференциации хромосом, в частности кинетохоров и ядрышковых организаторов, прикрепление хромосом кинетохорами в мембране ядра, кольцевая форма хроматид или «генофибрилл», непрерывный синтез ДНК, отсутствие митотического веретена) заставило дать ему специальное название «динокарион». В этом ядре сочетаются признаки как про-, так и эукариоты. В результате была разработана концепция особой мезокариотической клетки как наиболее примитивной среди эукариот и переходной между ними и прокариотными организмами. На основании этого динофлагеллят выделяли даже в виде особого надцарства Mesokaryota (или Dinokaryota), равного по рангу Eukaryota.

В то же время у них имеются вполне сформированное ядро с ядерной оболочкой, митохондрии, пластиды, ядрышко, внеядерный митотический аппарат из микротрубочек.

В самое последнее время в связи появлением новых данных эта концепция подвергается критике, поскольку динофлагелляты, хоть и не очень крупная, но очень разнообразная группа пресноводных и морских организмов, включающая, помимо свободноживущих монадных форм с разнообразными типами питания, как автотрофным, так и гетеротрофным (голозойным и сапрофитным), также паразитические и симби-

отические, одиночные, колониальные и многоклеточные формы, которые были изучены неравномерно и до сих пор совершенно недостаточно. Исследования последних лет обнаружили у динофлагеллят очень широкое разнообразие в строении всех структур клетки, демонстрирующее как отклонения в сторону прокариот, так и хорошо выраженные черты строения эукариот. Это дает основание многим ученым отвергать мезокариотную концепцию, хотя, не считая панцирных жгутиконосцев самыми примитивными эукариотами и возражая против их противопоставления другим эукариотам, все соглашаются с тем, что они представляются достаточно изолированной группой, сочетающей признаки как достаточно высокой специализации, так и примитивность и даже с чертами дегенерации. Однако именно эта совокупность свойств служит ярким признаком всех базовых групп крупнейших ароморфных таксонов (турбеллярии среди Coelenterata, Polychaeta среди полимерных Coelomata и т. п.). С этой точки зрения не кажется удивительным, что маленькая группа Dinoflagellata демонстрирует чуть ли не такое же богатство разнообразия форм, как и все остальные жгутиконосцы вместе взятые.

Размеры тела одиночных динофлагеллят колеблются от 6 мкм (*Atelodinium microsporum*) до 1,5 мм (знаменитая ночесветка *Noctiluca miliaris* — рис. 3 Г). Среди пресноводных динофлагеллят наибольших размеров достигают виды рода *Ceratium* (450 мкм).

Форма тела варьируется в широких пределах. Преобладают шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные, реже обратнояйцевидные, грушевидные. Некоторые виды имеют форму тела в виде полумесяца или пирамиды. Жгутиковые формы имеют тело обычно несколько уплощенное, в поперечном сечение эллипсоидное, с бороздками или без них.

Клеточный покров у наиболее примитивных обычно тонкий, представлен гладким перипластом (сплошным слоем пригнанных друг к другу белковых пластинок, придающих клетке жесткость). Подавляющее большинство динофлагеллят покрыты панцирем (текой). Он состоит из нескольких частей: верхней — эпивальвы, нижней — гиповальвы и средней — пояска, соединяющего обе части. Монадные формы динофлагеллят имеют два неравных по величине жгутика: поперечный и продольный. Поперечный имеет вид волнистой ленты, выходит из верхней жгутиковой поры и опоясывает клетку влево. Он связан с поверхностью клетки тончайшей плазматической перепонкой — ундулирующей мембраной. Этот жгутик расположен в поперечной бороздке. Продольный рулевой жгутик в виде тонкой нити выходит из нижней жгутиковой поры и у большинства видов расположен в продольной бороздке панциря. Он тянется за пределы клетки и обеспечивает поступательное движение. Еще одной особенностью строения поперечного жгутика является наличие внутри него параксиального тяжа или так называемой аксиальной палочки. Это поперечно-исчерченный пучок филаментов, тянущийся вдоль оси жгутика, Вокруг него обвивается аксонема.

Стигма некоторых динофлагеллят может приобретать очень сложное строение. Она имеет особо крупные размеры (около 20 мкм длиной и 15 мкм шириной) и состоит из пигментных глобул, линзовидного тела и ретиноида. Линзовидное тело занимает почти две трети стигмы и состоит из группы строго упорядоченных пузырьков. В основании линзы находится ретиноид. Это чашеподобное образование, состоящее из определенных образом ориентированных фибрилл и зернистого вещества, а также расположенных на самом дне ряда глобул. Возникает структура, напоминающая в уменьшенном виде глаз более высокоорганизованных животных (рис. 3 Д).

У некоторых видов обнаружены палочковидные или булавовидные трихоцисты, а у ряда морских видов в цитоплазме имеются сложные капсулы, в которых содержится спирально сложенные жалящие нити.

Динофлагелляты-животные демонстрируют широкое разнообразие способов добывания пищи. Кроме типично гетеротрофных существуют и виды со смешанным

типом питания (миксотрофные), среди которых выделяют как формы, совмещающие одновременно и автотрофию, и гетеротрофию (собственно миксотрофы), так и такие, что могут, в зависимости от условий, менять типы питания (амфитрофные). Внутри каждой из этих групп существуют более тонкие градации. Например, некоторые паразитические (т. е. по определению гетеротрофные) динофлагелляты могут иметь хлоропласты и демонстрировать фотосинтетическую активность (например, *Protodinium chtonii*).

Не менее разнообразно питание настоящих гетеротрофов. Среди них есть виды, усваивающие пищу в виде разрушенных органических молекул, транспортируемых через поверхностные мембраны («осмотрофия»). Свободноживущие динофлагелляты таким образом могут потреблять различные углеводы. Так частично питается ноктилюка, сочетая это с фагоцитозом твердых частиц. Еще более широко осмотрофия распространена у эндопаразитических динофлагеллят (например, у *Caryotoma bernardi*, внутриклеточного паразита других простейших — радиолярий). У эктопаразитических видов существуют стебельки, которыми они не только крепятся к телу хозяина, но проникают с их помощью в цитоплазму его клеток. Хищные динофлагелляты, нападая на жертву, пронзают ее покровы специальным хоботком — пищевой трубочкой, как, например, *Oxyphysis oxytoxoides*, которая нападает на инфузорий, по размерам не уступающих или даже превосходящих размеры хищника, высасывая затем растворенное пищеварительными ферментами содержимое. У некоторых видов это может сопровождаться своеобразной миксотрофией, если жертва — водоросль, и в процессе питания захватывается ее хлоропласт (клептохлоропласт), он продолжает функционировать в теле хищника.

Размножение динофлагеллят также очень разнообразно. Обычно оно происходит путем образования подвижных, снабженных жгутиками, зооспор, или неподвижных апланоспор. У некоторых видов описан половой процесс, происходящий путем слияния взрослых клеток или жгутиковых клеток и апланоспор. Известны у них и первые признаки анизогамии (различие в строении гамет, позволяющее предполагать наличие у этих динофлагеллят двух полов). При неблагоприятных условиях способны к цистообразованию.

Динофлагелляты демонстрируют все типы жизненных циклов, которые известны у простейших, в том числе все три типа циклов с ядерными превращениями. Реже всего встречается жизненный цикл с промежуточной редукцией. Это тоже еще один довод за то, что динофлагелляты могут быть базовой группой простейших.

Наиболее удивительные формы адаптаций демонстрируют паразитические динофлагелляты. Среди них есть внутриклеточные паразиты простейших, принадлежность которых к Dinophyta можно установить только по мезокариону. С другой стороны, имеются чрезвычайно сложно устроенные полиэнергидные или многоклеточные виды. К первому относится *Amoebophrya* — паразит цитоплазмы или ядра некоторых радиолярий, жгутиконосцев и даже многоклеточных (сифонофор и щетинкочелюстных). Мелкие двужгутиковые диноспоры этого паразита выдают его принадлежность к динофлагеллятам. После проникновения в хозяина диноспора растет, превращаясь в многоядерный удлиненный трофонт с мешкообразным впячиванием, напоминающим двусложные зародыши многоклеточных (гаструлу). Сходство подчеркивается наличием клеточного ротового отверстия и «глотки», ведущих внутрь этого мешкообразного впячивания, а также наличием полости между наружной и внутренней стенками трофонта, напоминающей бластоцель — первичную полость тела зародыша. В этой полости трофонта обе стенки образуют складки, которые длинными спиральными рядами несколько раз опоясывают стенки паразита. В складках расположены многочисленные ядра. В дальнейшем трофонт дает начало двужгутиковым диноспорам.

Haplozoon паразитирует в яичнике полихет. Он состоит из головной клетки или трофоцита, прикрепляющейся к стенке кишечника с помощью псевдоподиального стебелька и имеющего набор стилетов и несколько сократительных фибрилл, обеспечивающих сгибание и разгибание. Далее следует ряд последовательно отделившихся от трофоцита клеток — гоноцитов, которые, начиная с 7–8 клеток, делятся уже в косопродольном или ином направлениях на спороциты. В результате образуется длинная (у некоторых видов даже многослойная) пластинка, состоящая из большого числа клеток, которые соединены между собой цитоплазматическими мостиками. Только самые задние спороциты отрываются и выводятся из кишечника в воду. Там они дают зооспоры. В данном случае у гаплоидного мезокариотного существа наблюдаются некоторые признаки клеточной дифференцировки (гетероклеточности), хоть и незначительной.

Динофлагелляты играют очень важную роль в функционировании сообществ. Значительная часть первичной продукции океанов обеспечивается именно этими жгутиконосцами. Среди симбиотических динофлагеллят выделяются так называемые зооксантеллы, а среди последних — *Symbiodinium microadriaticum*, симбионт коралловых полипов. Именно сожительству этих двух групп организмов наша планета обязана существованием такого чуда Природы, как коралловые рифы. Существует широко распространенное природное явление, называемое «красный прилив», нередко связанное с массовым размножением динофлагеллят (водорослевое цветение воды). Такие вспышки численности могут быть опасны для человека, так как некоторые динофлагелляты содержат яд сакситонин, который безвреден для моллюсков, питающихся этими жгутиконосцами, но может быть даже смертелен (в соответствующих концентрациях) для людей, употребляющих этих моллюсков в пищу.

Среди паразитических динофлагеллят имеются виды, наносящие заметный ущерб рыбному хозяйству, как *Hematodinium* spp., вызывающий заболевание промыслового краба-стригуна (*Chionocoetes opilio*) на Ньюфаундленской банке.

НАДТИП EUGLENOZOA

В состав надтипа входят гетеротрофные и автотрофные, свободноживущие и паразитические одиночные, реже колониальные жгутиконосцы с одним-двумя жгутиками, выходящими из глубокого кармана или резервуара. Покровы чаще всего представлены тубулеммой, т. е. пелликулой с подстилающими ее микротрубочками. В митохондриях обычно пластинчатые кристы. Жгутики имеют паракситальный тяж, длинную переходную зону и некоторые другие общие черты строения. Имеется глубокое (клеточная глотка — цитофаринкс) или мелкое (клеточный рот — цитостом) впячивание клеточной мембраны, связанное с рядом микротрубочек. Агамные. Деление ядер идет по типу закрытого ортомитоза.

Тип Euglenophyta (рис. 4)

В тип Euglenophyta входят как фотосинтезирующие, так и гетеротрофные моноэнергидные жгутиконосцы. Подавляющее большинство эвгленид окрашено в зеленый цвет благодаря многочисленным пластидам, содержащим в качестве пигмента хлорофиллы a и b. Отдельные виды (например, *Euglena sanguinea*) содержит пигмент гематохром и окрашена поэтому в красный цвет. Гетеротрофные эвглениды бесцветны. Как у окрашенных, так и у бесцветных представителей класса в качестве запасного вещества используется углевод парамилон, распределяющийся в цитоплазме простейшего рядом с пластидами в виде гранул, выделяющихся повышенным светопреломлением по сравнению с пластидами. Иногда гранулы парамилона располагаются в центре пластид.

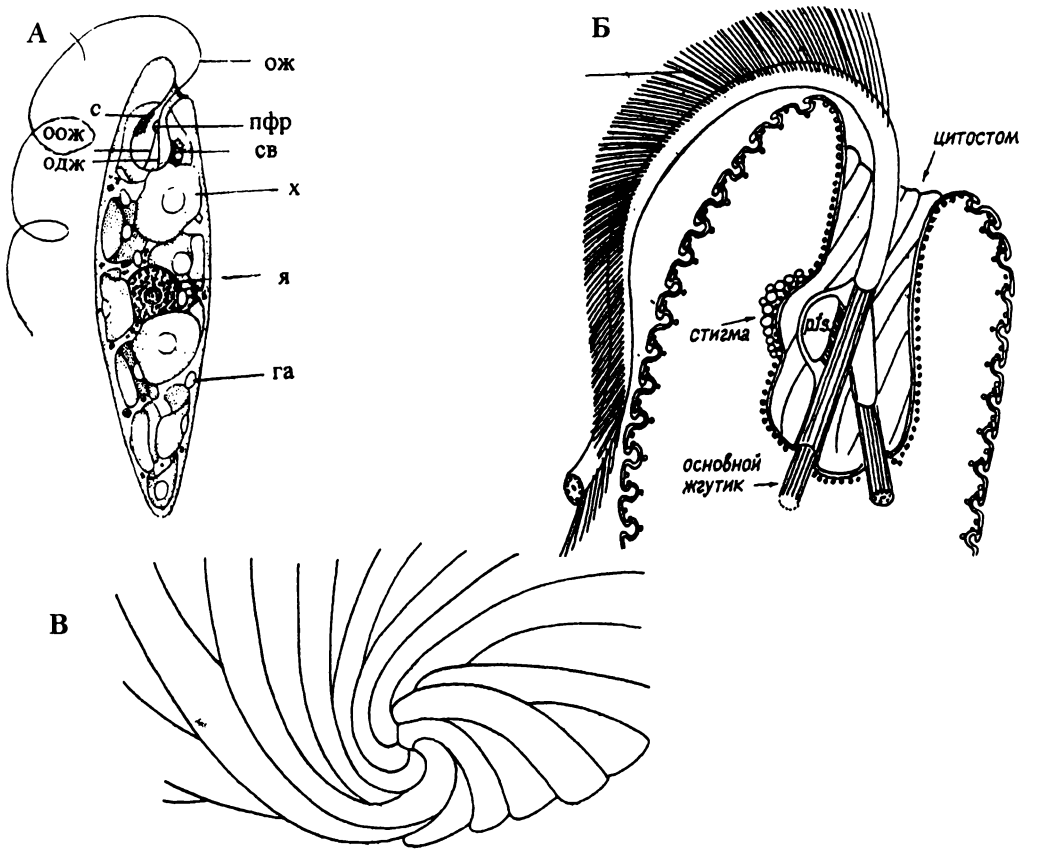


Рис. 4. Тип Euglenophyta. *Euglena viridis*:
А — общий вид (Grell, 1993, с изменениями); Б — строение переднего конца тела; В — задний конец тела; видны спиральные складки пелликулы (Заренков, 1988);
га — гранулы амилопектина; одж — основание дополнительного жгутика, ож — основной жгутик; оож — основание основного жгутика; пфр (pfs) — призма фоторецептора; с — стигма; св — сократительная вакуоль; х — хлоропласты; я — ядро

На переднем конце клетки имеется углубление, так называемый жгутиковый карман или резервуар, в который погружены основания двух жгутиков (рис. 4 А, Б). Исключительно редко (*Eutreptia*) жгутики бывают одинаковой длины. У большинства эвгленид имеется лишь один длинный жгутик, тогда как второй настолько короток, что не выходит за пределы жгутикового кармана. Он располагается вблизи утолщенного основания длинного жгутика, образуя так называемое парафлагеллятное тело (рис. 4 Б). В некоторых случаях короткий жгутик торчит из кармана, но, часто прилегая к телу клетки, направлен назад. Длинный жгутик усажен многочисленными нежными щетинками — мастигонемами, образующими своеобразный гребень. Внутри жгутика в качестве дополнительной опорной структуры имеется параксиальный тяж. У пресноводных эвглен недалеко от основания жгутиков лежит пульсирующая сократительная вакуоль, осуществляющая осморегуляцию. Свое содержимое она изливает в полость жгутикового кармана. Жгутики движутся довольно сложным образом. У некоторых видов биение жгутиков вызывает не плавание, а скольжение по субстрату (например у *Entosiphon*).

Клеточная оболочка у эвглен представляет собой сложно устроенную пелликулу. Она имеет рельефную поверхность, состоящую из широких валиков, чередующихся с узкими желобками, по пологой спирали опоясывающими тело простейшего. Под валиками располагается цитоскелет, состоящий из регулярно расположенных микротрубочек. Их количество и рисунок видоспецифичны. В желобках часто открываются наружу маленькие мешочки, заполненные слизью. Их секрет, как предполагается, служит для смазывания поверхности пелликулы, которая, несмотря на свою относительную толщину, у некоторых видов способна к перистальтическим изменениям. Благодаря этому для эвглен характерно так называемое метаболийное или эвгленоидное движение, которое осуществляется благодаря волнообразным сокращениям тела. Механизм, лежащий в основе такого движения, пока неясен. Предполагают, что с таким способом передвижения может быть связана и слизь, выделяемая эвгленами.

Далеко не все эвглены способны к нему. Например, представители рода *Phacus* имеют совершенно жесткое тело, а виды *Trachelomonas* живут в прочных внеклеточных домиках.

Даже фотосинтезирующим эвгленидам для нормального развития требуются готовые органические вещества. Некоторые виды при затемнении переходят к гетеротрофному питанию. Их пластиды могут редуцироваться. При возобновлении освещения пластиды развиваются вновь.

Гетеротрофные эвглены являются фаготрофами, а такой вид, как *Peronema trichophorum* атакует других простейших с помощью своеобразной органеллы, напоминающей бивень, и заглатывает их, демонстрируя настоящее хищничество.

В жгутиковом кармане лежит так называемое глазное пятно (стигма), представляющее собой недифференцированную пластиду.

Как у динофлагеллят, у евглен хромосомы хорошо видны даже в покоящемся ядре. Такие ядра называются «хромосомными». Внутри него лежит очень крупное ядрышко, приобретающее у делящихся ядер гантелевидную форму («эндосома»). Деление у эвглен осуществляется с помощью закрытого внутриядерного ортомитоза, так называемого эвгленоидного митоза. В процессе митоза ядрышко не исчезает, ядерная оболочка не разрушается. Ядерное веретено одноосное, лежит внутри ядра, на поверхности ядрышка. Связи между веретеном и хромосомами не наблюдается. Отсутствует стадия экваториальной пластинки. Хромосомы двигаются несинхронно, как бы неуверенно. Самый длительный период митоза — анафаза. Деление клетки происходит вдоль ее продольной оси. Жгутики перед делением могут исчезать, восстанавливаясь после завершения деления.

Euglenomonada преимущественно обитатели пресных вод: луж и т. п. водоемов, загрязненных животными и растительными остатками. Здесь они служат одним из важнейших факторов самоочищения воды. Некоторые виды ведут паразитический образ жизни у различных беспозвоночных и личинок амфибий.

≡Тип Kinetoplastidae≡

К этой группе жгутиконосцев относятся мелкие моноэнергидные свободноживущие или паразитические простейшие, обладающие специфической внутриклеточной структурой — кинетопластом. Последний находится внутри единственной гигантской митохондрии и содержит очень большое количество ДНК. Кинетопласт всегда располагается недалеко от кинетосомы. Покровы плазмалемма или тубулемма. Количество жгутиков у разных представителей класса варьируется от 1 до 4. Переходная зона жгутика длинная, с двумя поперечными пластинками. Основание жгутика всегда располагается внутри жгутикового кармана, который у многих представителей класса превращается в глубокое трубчатое впячивание мембраны клетки.

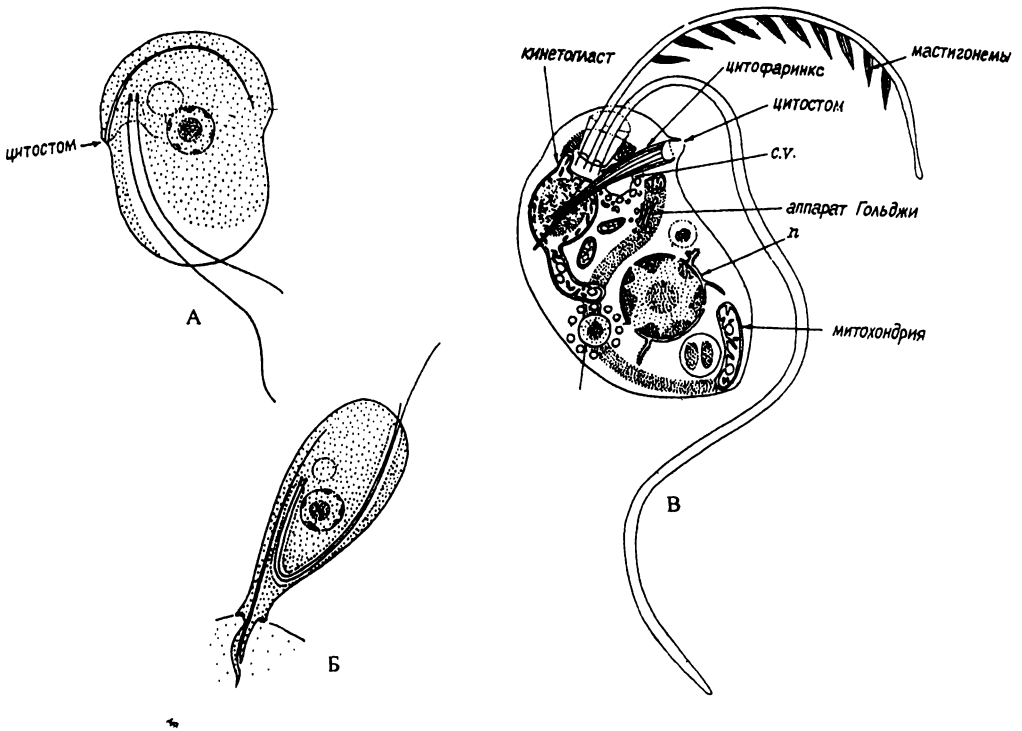


Рис. 5. Тип Kinetoplastidae, класс Bodomonadida:
А, Б — паразитический *Costia necatrix*: общий вид (А) и прикрепление к хозяину цитостомом; В — схема строения *Bodo saltans* (Заренков, 1988)

На некоторых этапах жизненного цикла ряда видов, а также у некоторых внутриклеточных паразитов, жгутик может утрачиваться вообще.

Кинетопластиды обнаруживают в своем строении черты, сближающие их с динофлагеллятами и эвгленовыми. Все три группы имеют в жгутике параксиальный тяж сходного строения; мастигонемы на жгутике (если имеются) располагаются в один ряд; покровы укреплены многочисленными микротрубочками; жгутики (число которых исходно равно двум) отходят на дне жгутикового кармана, вблизи этой зоны происходит и потребление пищи; у многих форм имеются армированные микротрубочками ротовые аппараты; наконец, наблюдаются некоторые аналогии в делении ядра.

Тип Kinetoplastidae подразделяется на два класса: Bodomonadida и Trypanosomamonadida.

☐ Класс Bodomonadida (рис. 5)

Среди представителей класса Bodonida имеются как свободноживущие, так и эктопаразитические виды. Число жгутиков варьируется, но чаще всего их два. Кинетосома располагается на переднем конце клетки. Один жгутик, несущий гребень мастигонем, направлен вперед, а другой, гладкий, — назад. Направленный назад жгутик может прирастать к телу, не образуя, однако, специальной мембраны-перепонки между жгутиком и поверхностью клетки. Вдоль клеточной мембраны под пелликулой у некоторых видов располагаются светопреломляющие тельца (например, у *Cryptobia*). Трубчатый цитостом ведет в глотку, более или менее глубоко погруженную в цитоплазму.

Среди эктопаразитических бодонид наиболее известен *Costia necatrix*. Он обладает уплощенным телом 6–18 мкм, двумя жгутиками, проходящими внутри жгутикового кармана, длинным трубчатым цитостомом. Типичный кинетопласт отсутствует. Вместо него по ходу гигантской митохондрии образуются несколько вздутых участков, содержащих ДНК. Размножается продольным делением. Половой процесс не обнаружен. Поселяясь на поверхности кожи и жабрах рыбы, *Costia necatrix* внедряет в ткани хозяина участок тела, на котором расположен цитостом.

Представители рода *Cryptobia* эндопаразиты беспозвоночных и рыб. У последних встречаются в кишечнике, на жабрах и в крови. Паразиты крови развиваются со сменой хозяев, которыми служат кровососущие пиявки, в кишечнике которых жгутиконосцы усиленно размножаются. В дальнейшем они проникают во влагалище хоботка пиявок, а оттуда при акте сосания — в кровяное русло рыбы.

☐ Класс Trypanosomamonadida

В классе содержится единственное семейство Trypanosomidae, все представители которого являются эндопаразитами. Характерная черта трипаносоматид — их удивительная полиморфность, благодаря которой особи одного вида на разных этапах своего жизненного цикла представлены очень непохожими друг на друга формами. Они отличаются друг от друга не только формой тела, которая у трипаносом может быть веретеновидной, булавовидной, эллипсоидальной, сферической, кувшиноподобной и т. п. Главные различия, положенные в основу морфологической классификации этих жгутиконосцев, касаются, в первую очередь, наличия или отсутствия жгутика и взаимного расположения ядра и кинетопласта относительно переднего конца клетки. По этим признакам в настоящее время выделяют следующие морфологические формы трипаносом (рис. 6):

- **амастиготы** — клетки трипаносом, лишенные жгутика;
- **эндомастиготы** — клетки трипаносом, обладающие жгутиком, не выходящим за пределы жгутикового кармана;
- **промастиготы** — клетки трипаносом, обладающие жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана. Жгутиковый карман открывается на переднем конце клетки, кинетопласт располагается в пространстве между дном жгутикового кармана и передним краем ядра;
- **опистомастиготы** — клетки трипаносом, обладающие жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана. Жгутиковый карман глубокий, пронизывает почти все тело жгутиконосца, открывается терминально, то есть на оконечности тела (в данном случае передней), кинетопласт располагается в пространстве между задним краем ядра и задним концом клетки;
- **эпимастиготы** — клетки трипаносом, обладающие жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана. Жгутиковый карман открывается на латеральной поверхности клетки, жгутик подходит к переднему концу клетки, прилегая к ее поверхности и образуя ундулирующую мембрану. Кинетопласт располагается в пространстве между дном жгутикового кармана и передним краем ядра;
- **трипомастиготы** — клетки трипаносом, обладающие жгутиком, выходящим за пределы жгутикового кармана. Жгутиковый карман открывается на латеральной поверхности клетки, жгутик подходит к ее переднему концу, прилегая к ее поверхности и образуя ундулирующую мембрану (см. ниже). Кинетопласт располагается в пространстве между дном жгутикового кармана и задним краем ядра.

Благодаря такому полиморфизму трипаносомы служат наиболее ярким примером типа жизненного цикла агамного (то есть не имеющего полового процесса) простейшего, у которого стадии жизненного цикла определяются изменениями вегетативных частей клетки

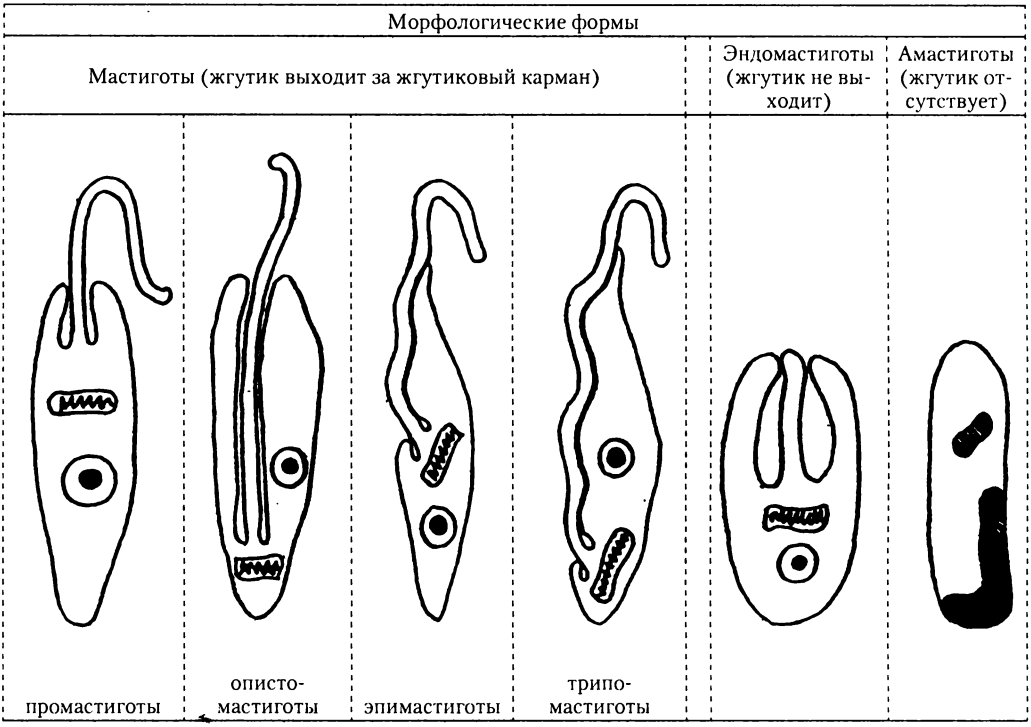


Рис. 6. Тип Kinetoplastidae, класс Trypanosomamonadidae. Классификация морфологических форм у представителей семейства Trypanosomatidae (Фролов, 1994)

Размеры трипаносом колеблются от 2–4 до 50–60 мкм. Клетка одета поверхностной мембраной. У трипаносом, находящихся на одной из стадий, протекающих в кровяном русле и тканях позвоночных животных, снаружи есть еще один тонкий слой из бесструктурного материала (толщиной до 15 нм), который покрывает всю клетку и жгутик. Он, по-видимому, имеет белковую природу и содержит антигены, вызывающие образование антител у хозяина. У жгутиконосцев, паразитирующих в пищеварительном тракте или содержащихся в культуре, этот слой отсутствует. К поверхностной мембране изнутри прилегают многочисленные микротрубочки цитоскелета. Они тянутся от переднего конца клетки к заднему. В средней части клетки располагается крупное пузырьковидное ядро.

Локомоторный аппарат представлен жгутиком, кинетосома которого у разных форм занимает различное положение в клетке. Основание жгутика (проксимальная часть) проходит внутри жгутикового кармана, степень развития которого также варьируется у разных форм, достигая максимума у опистомастигот. У трипомастигот и эпимастигот жгутик, по выходе из жгутикового кармана, направляется к переднему концу клетки, располагаясь по свободному краю так называемой ундулирующей мембраны. Ее существование было доказано с помощью электронного микроскопа. Ундулирующая мембрана — это прозрачная перемычка между поверхностной мембраной клетки и жгутиком, образующая своеобразный плавник. Длина жгутика у разных видов варьируется: иногда он заканчивается у переднего конца клетки, иногда же продолжается вперед в виде свободной нити (рис. 7).

В тесной связи с кинетосомой жгутика находится кинетопласт, под световым микроскопом имеющий вид небольшого овального или палочковидного тельца.

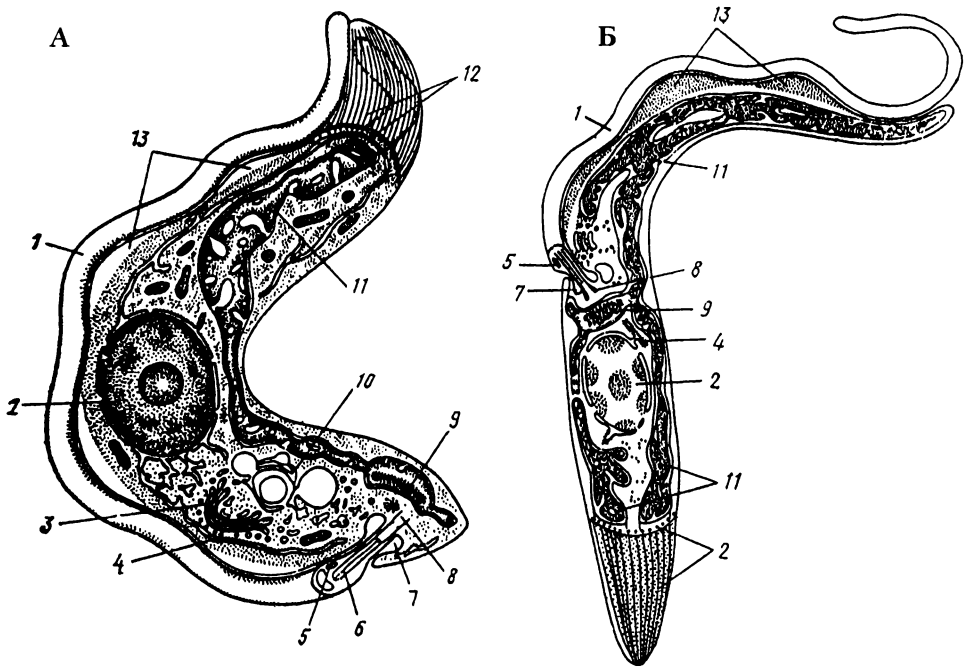


Рис. 7. Тип Kinetoplastidae, класс Trypanosomamonadidae. Строение трипаносом (Гинецинская, Добровольский, 1978):
А — схема строения трипомастиготной формы *Trypanosoma congolense*; Б — схема строения эпимастиготной формы *Trypanosoma brucei brucei*;
1 — жгутик; *2* — ядро; *3* — аппарат Гольджи; *4* — шероховатая эндоплазматическая сеть; *5* — параксиальный тяж; *6* — аксонема; *7* — жгутиковый карман; *8* — кинетосома; *9* — кинетопласт; *10* — гладкая эндоплазматическая сеть; *11* — митохондрия; *12* — микротрубочки; *13* — ундулирующая мембрана

Кинетопласт представляет собой небольшую капсулу, лежащую внутри единственной гигантской митохондрии. В капсуле располагается рыхлая фибриллярная масса, образованная большим количеством молекул митохондриальной ДНК . Именно она соответствует тому ярко окрашивающемуся тельцу, которое так хорошо видно в световой микроскоп. Превращение одной формы трипаносом в другую сопровождается перемещением кинетосомы и кинетопласта, что влечет за собой и изменение конфигурации митохондрии. Эти морфологические преобразования сопровождаются не менее серьезными функциональными перестройками. Последние, в свою очередь, тесно связаны с изменением среды обитания жгутиконосцев на разных этапах их жизненного цикла. Это лучше всего проявляется у дигенетических (т. е. имеющих более одного хозяина) трипаносом, особенно представителей рода *Trypanosoma*, которые у позвоночного хозяина паразитируют внутриклеточно или в кровяном русле, а у переносчика (как правило, насекомого) — в пищеварительном тракте.

У трипомастигот, обитающих в крови позвоночного животного и получающего из его плазмы углеводы, необходимые для энергетических трат, более чем в достаточном количестве для удовлетворения их потребностей, митохондрия находится в неактивном состоянии. Картина резко меняется, когда трипаносомы из кровяного русла попадают в переносчика, чаще всего кровососущее насекомое. В большинстве случаев они заселяют органы пищеварительной системы. Питание хозяина кровью создает для паразита специфические условия. Во-первых, для всех кровососущих характерно наличие длительных перерывов между двумя приемами пищи; во-вторых, кровь

очень быстро переваривается и усваивается хозяином, так что количество питательных веществ, в том числе и углеводов, в среде обитания паразита резко снижается. Недостаток пищи требует серьезной физиологической перестройки всего энергетического аппарата и, следовательно, активизации митохондрии. Наибольшего развития митохондрии достигают в эпимастиготах, паразитирующих в слюнных железах переносчиков.

Питание трипаносом осуществляется двумя различными способами. Частичное поглощение пищевых веществ идет путем образования пиноцитозных вакуолей. Это происходит в жгутиковом кармане. У некоторых видов описан цитостом, также расположенный в жгутиковом кармане. От него берет начало трубчатое впячивание, уходящее в глубь цитоплазмы. Амастиготные стадии трипаносом, ведущие внутриклеточный образ жизни, способны к фагоцитозу. Для всех стадий показано потребление глюкозы и других моносахаридов прямо через поверхностную мембрану.

Трипаносомы освоили широкий круг хозяев — от простейших до позвоночных животных, в том числе человека. Представители рода *Phytomonas* обитают в млечном соке некоторых растений. Их переносчиками служат растительноядные клопы. Насекомые — наиболее обычные хозяева трипаносом, особенно кровососущие, которые служат переносчиками паразита. Для человека наибольшее значение представляют два рода трипаносомид — *Leishmania* и *Trypanosoma*. Они служат источниками целого ряда тяжелых заболеваний домашнего скота и людей.

Лейшмании используют в качестве хозяев широкий круг позвоночных животных: рыб, рептилий, млекопитающих, в том числе человека, вызывая у него тяжелые заболевания — лейшманиозы.

Переносчиками для большинства видов лейшманий служат мелкие кровососущие насекомые — москиты рода *Phlebotomus* (рис. 8 В). Москиты, питаясь на позвоночном животном, вносят в его ткани подвижные промастиготные формы лейшманий. Последние заглатываются лейкоцитами-макрофагами, но не перевариваются, а превращаются в амастигот, переходя таким образом к внутриклеточному паразитированию. В клетках хозяина амастиготы интенсивно делятся. Образуются плотные скопления паразитов, так называемые «псевдоцисты». С течением времени клетка разрушается и паразиты попадают в кровь, заражая новые, еще здоровые клетки.

Заражение лейшманиями москита происходит при питании его на больном животном. Вместе с кровью в пищеварительную систему москита попадают и амастиготы. Здесь они превращаются в промастигот, которые расселяются по пищеварительному тракту хозяина и приступают к размножению. Численность паразитов заметно увеличивается. Они постепенно перемещаются в передние отделы пищеварительной системы, а оттуда поступают в хоботок. С этого момента переносчик способен заражать новых, еще не зараженных хозяев — позвоночных (рис. 8).

Лейшманиозы человека представлены двумя основными типами заболеваний. Это так называемый кожный лейшманиоз, при котором паразиты локализуются в коже и подкожной клетчатке, и висцеральный или общий, когда паразитические жгутиконосцы приурочены к различным внутренним органам и поэтому широко поражают организм хозяина.

Кожный лейшманиоз или пендинская язва встречается всюду, где обитают москиты *Phlebotomus papatasii*, переносящие возбудителя этой болезни — *Leishmania tropica*. Естественным резервуаром болезни служат суслики, песчанки и другие грызуны, чьи поселения окружают деревни и поселки. В их норах в трещинах почвы и скрываются москиты.

Первые внешние проявления заболевания становятся заметными лишь через 3–8 месяцев (а иногда через 1,5 года) после попадания паразита в организм челове-

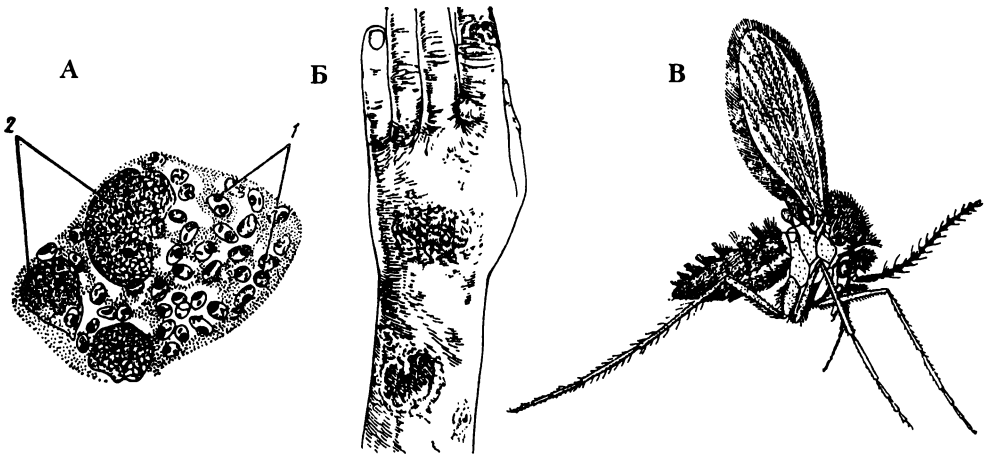


Рис. 8. Заболевание, вызываемое *Leischmania tropica* (пендинская язва):
А — паразиты в клетке хозяина; Б — язвы, вызываемые паразитом; В — переносчик *L. tropica* москит *Phlebotomus papatasii* (Догель, 1981, с изменениями);
1 — лейшмания; *2* — ядро клетки хозяина

ка. Сначала на поверхности кожи, преимущественно лица и рук, которые чаще всего подвергаются нападению москитов, появляется небольшой бугорок, приобретающий буровато-красный цвет. В это время паразит интенсивно размножается в подкожной клетчатке. На месте бугорка через 3–6 месяцев образуется сухая корка, прикрывающая небольшую язву. Заболевание в среднем продолжается около года, после чего язва начинает рубцеваться. Следы от язвы часто сохраняются у человека на всю жизнь.

Возбудителем висцерального лейшманиоза, или кала-азара, служит *L. donovani*. Инкубационный период продолжается в среднем 3–5 месяцев. Болезнь имеет характер неправильной перемежающейся лихорадки. Паразиты интенсивно размножаются в клетках различных внутренних органов — печени, селезенки, лимфатических узлов, стенок кишечника и т. п. В пораженных органах образуются участки омертвевших тканей, стенки кишечника изъязвляются. Для этой болезни характерна также сильная анемия. Особенно опасен кала-азар для детей, у которых он часто заканчивается смертью.

Лечение болезни очень затруднительно, так как лейшмании ведут внутриклеточный образ жизни и трудно доступны для лекарств, которыми служат различные препараты, содержащие сурьму.

Род *Trypanosoma* объединяет большое количество полиморфных видов. Только в нашей стране встречается около 30 видов трипаносом, паразитирующих в крови рыб. Подавляющее большинство видов трипаносом (за единственным исключением) обладают дигенетическим жизненным циклом, то есть в процессе его реализации меняют хозяев. Первым из хозяев в таком случае служит кровососущее животное (пиявки — у паразитов рыб, насекомые — у паразитов наземных животных). Вторые хозяева — представители всех классов позвоночных животных, в том числе и человек. Как правило, трипаносомы паразитируют в крови, но ряд видов может поражать и другие ткани, переходя при этом к внутриклеточному паразитизму.

В эволюции паразитизма у трипаносом прослеживается тенденция к упрощению хода развития паразитов в хозяине. Примером наиболее сложного жизненного цикла может служить развитие в человеке и в некоторых диких животных вида *Tr. cruzi* (рис. 9). Она вызывает опасное и распространенное в Латинской Америке заболевание, называемое болезнью Чагаса. Жгутиконосцы попадают в организм хозяина на стадии трипомастиготы и поражают клетки внутренних органов (сердце, печень,

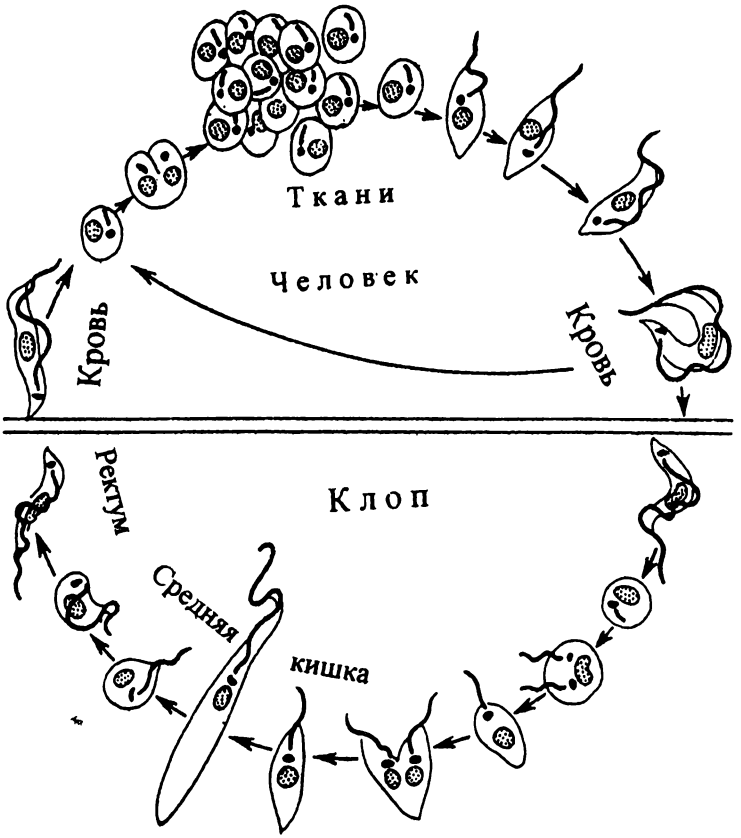


Рис. 9. Жизненный цикл трипаносомы *Trypanosoma cruzi*, возбудителя болезни Чагаса (Гинецинская, Добровольский, 1978)

селезенка и т. п.) и ретикуло-эндотелиальной системы, т. е. так называем сетчатую ткань, разновидность соединительной ткани, входящей в состав кроветворных органов, лимфатических узлов, слизистой кишечника и пр. Она обладает повышенной способностью к фагоцитозу. Перейдя к внутриклеточному паразитизму, трипаносомы превращаются в амастигот и, интенсивно размножаясь, буквально нашпиговывают зараженные клетки, образуя псевдоцисты. Амастиготы, в свою очередь, преобразуются в эпимастигот, которые опять дают начало трипомастиготам. Лишь последние покидают клетки хозяина и выходят в его кровяное русло. Трипомастиготы *Tr. cruzi* не размножаются. Они способны заражать переносчика (то есть инвазионны) и в то же время могут вновь внедряться в клетки своего хозяина-позвоночного и повторять в них все предшествующие стадии развития, сохраняя постоянной зараженность хозяина.

Переносчиком *Tr. cruzi* служат кровососущие насекомые из семейства Reduviidae: триатомовые или «поцелуйные» клопы по имени одного из видов — *Triatoma infestans*. В организме переносчика трипаносомы занимают так называемое «заднее положение», то есть локализуются в задних отделах кишечника (в данном случае — в задней кишке клопа). Поэтому заражение человека происходит контаминативным путем (то есть при попадании фекалий клопа на слизистую или через царапины и трещины кожи). Триатомовые клопы нападают на спящих людей, главным образом ночью, и

питаются преимущественно на слизистых глаз, носа и губ. Сразу после питания на том же месте происходит дефекация, так что жгутиконосцы оказываются именно там, где им легче всего проникнуть в хозяина.

Внедрившись в кожу или слизистые, трипаносомы инвазируют отдельные клетки и начинают размножаться. Через 1–2 недели они попадают в кровяное русло, с чего и начинается острый период заболевания. Особенно тяжело протекает болезнь у детей до 5 лет. Смертность в таких случаях достигает 14%.

Природные очаги болезни Чагаса поддерживаются за счет самых разнообразных диких животных: броненосцев, опоссумов, грызунов, различных хищников, обезьян и т. п. В населенных пунктах роль резервуарных хозяев переходит к кошкам и собакам. В Бразилии зараженность собак отдельных районов трипаносомами достигает 30%, а кошек – 19%. Из-за этого в Латинской Америке под угрозой заражения болезнью Чагаса живут не менее 35 миллионов человек, из которых возбудителем заражено уже более 7 миллионов. Возможна передача паразитов переносчиком непосредственно от больного человека здоровому.

Борьба с болезнью Чагаса осуществляется главным образом путем уничтожения природных очагов и переносчиков. Применяемые лечебные препараты малоэффективны.

Полагают, что именно болезнью Чагаса всю жизнь страдал Ч. Дарвин, заразившись ею во время своего посещения Патагонии.

Возбудитель другого очень широко распространенного и известного широкому кругу людей заболевания, так называемой сонной болезни, обитает в Тропической Африке. Это *Tr. brucei*. Она может служить примером максимально упрощенного жизненного цикла среди трипаносом.

Хотя сонная болезнь известна очень давно, природа этого недуга была выяснена лишь в начале прошлого столетия благодаря Д. Даттону, который в 1902 году в Западной Африке обнаружил трипаносом, паразитирующих в крови человека, А. Кастеллани, впервые (в 1903 году) установившему связь между трипаносомами и сонной болезнью, и, наконец, Д. Брюсу, расшифровавшему цикл развития жгутиконосцев в организме и доказавшему участие мух це-це (*Glossina palpalis*, *G. morsitans* и др.) в распространении заболевания (рис. 10).

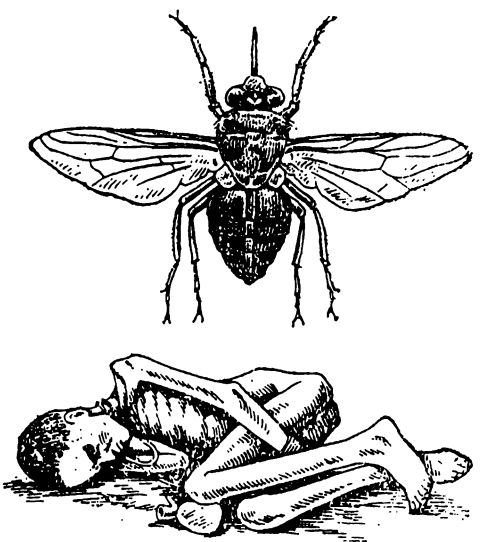


Рис. 10. Муха цеце *Glossina palpalis* (вверху); больной сонной болезнью на последних стадиях заболевания (внизу) (Догель, 1981)

Tr. brucei в переносчике развивается, проходя две стадии: трипомастигот, размножающихся в кишечнике мухи, и эпимастигот, поселяющихся в ее слюнных железах. Эпимастиготы делятся, а затем дают начало трипомастиготам, занимающим «переднюю позицию» (слюнные железы) в готовности к заражению. Оно происходит инокулятивно, то есть в процессе акта сосания крови, когда в кровь может попасть до 40 тысяч трипаносом, хотя для инфицирования достаточно 250–350 особей. Первые 9–10 дней жгутиконосцы обитают в подкожной клетчатке, а затем постепенно проникают в кровеносную и лимфа-

тическую системы. Со временем они поселяются в спинномозговой жидкости, откуда уже попадают в мозговую ткань, поражая центральную нервную систему. Это обусловливает и особенности течения сонной болезни.

Заболевание представлено двумя формами — острой и хронической, отличающимися друг от друга характерами симптомов и скоростью развития. Инкубационный период длится от 1,5–3 недель до двух лет и более. Миграция паразитов из подкожной клетчатки в кровь и лимфатическую систему сопровождается появлением лихорадки и воспалением лимфатических узлов. Наблюдаются потеря аппетита, головокружения, уменьшается частота пульса. При хронической форме этот период продолжается от нескольких месяцев до нескольких лет, при острой — всего несколько недель. Последующее нарушение нервной системы в конечном итоге приводит к впадению в коматозное состояние. Продолжительность болезни при хронической форме составляет несколько лет, при острой — не более 6–9 месяцев. При отсутствии лечения больной чаще всего погибает.

Возбудитель хронической формы болезни циркулирует среди населения по берегам крупных рек. Возбудители острой формы распространены главным образом в природных очагах, приуроченных к зоне саванн. Резервуарными хозяевами служат антилопы.

Сонная болезнь легче всего поддается лечению на ранних стадиях. Иммунитет к ней не вырабатывается из-за сложной и изменчивой системы антигенов, содержащихся в поверхностной пленке трипаносом. Состав антигенов меняется так быстро, что организм человека не успевает выработать к ним антитела.

Надтип Polymastigota

В состав надтипа входят преимущественно паразитические жгутиконосцы. В пределах каждого из типов, объединяемых им, прослеживается полимеризация (увеличение количества структурных единиц) жгутикового аппарата. Структурная единица локомоторной системы полимастигот (мастигонт) — 2 или 4 кинетосомы со жгутиками. Для каждого типа характерен свой специфический набор корневых корешков кинетосомы. Митохондрии у всех представителей надтипа отсутствуют.

Тип Diplomonadida

В состав типа входят свободноживущие и паразитические жгутиконосцы. Мастигонт состоит из 4 кинетосом, одна из которых перпендикулярна остальным и связана с ядром, образуя кариомастигонт. Кинетосомы довольно глубоко погружены в цитоплазму, располагаясь неподалеку от ядра, в результате чего аксонемы жгутиков проходят через ее толщу. Особенно сильно это выражено у жгутика повернутой кинетосомы (рекуррентный жгутик), который направлен в сторону, противоположную остальным и проходит в цитостоме или канале внутри цитоплазмы, только на заднем конце выходя наружу. Нет аппарата Гольджи. Для представителей этого типа характерно удвоение кариомастигонта как бы в процессе не доведенного до конца деления клетки, в результате чего жгутиконосец приобретает билатеральную (двулучевую) симметрию, что очень редко встречается среди простейших.

Наиболее известны представители рода *Lamblia* (рис. 11 А, 12). Впервые они были описаны еще Левенгуком. Разные представители рода паразитируют преимущественно у млекопитающихся, особенно у грызунов. Вид *L. intestinalis* — один из обычнейших паразитов человека. Лямблии локализуются в кишечнике хозяина.

Это мелкие жгутиконосцы длиной всего 19–20 мкм. Тело лямблий имеет характерную грушевидную форму с расширенным передним и суженным задним концом. Одна

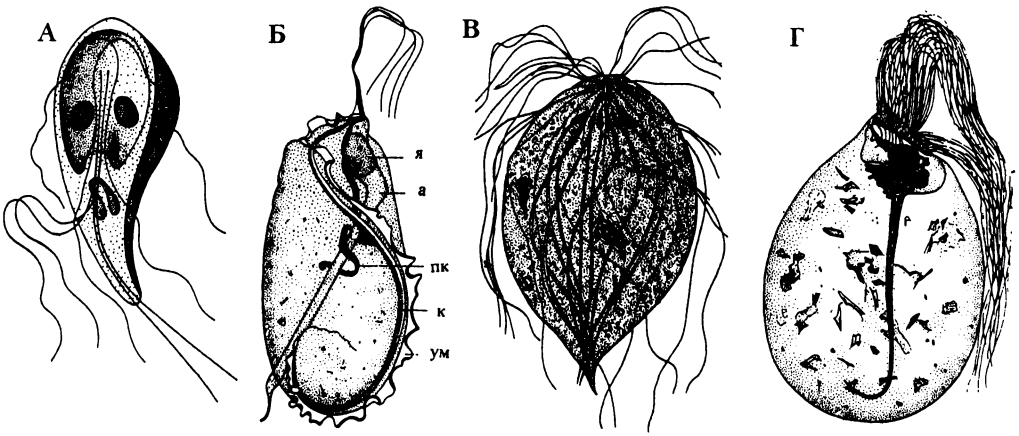


Рис. 11. Надтип Polymastigota. Представители типов Diplomonadida и Parabasalia (Grell, 1993):
А — *Lamblia intestinalis*; Б — *Trichomonas termopsidis*; В — *Coronympha clevelandi*; Г — *Joenia dubosqui*;
а — аксостиль; к — коста; пк — парабазальное тельце; ум – ундулирующая мембрана; я — ядро

из сторон тела, называемая условно «спинной», выпуклая, на противоположной — «брюшной» — имеется хорошо выраженная впадина, выполняющая функцию прикрепительного диска или присоски. Она ограничена опорными фибриллами. Это органоид прикрепления лямблий. Пелликула присоски имеет сложную ультраструктуру и несет систему трубчатых фибрилл, снабженных гребнями. Последние лежат перпендикулярно к поверхности жгутиконосца. Микрофибриллы краевого гребня, серповидного в поперечном сечении, образуют заостренный краевой выступ диска, который и закрепляется между микроворсинками щеточной каймы клеток кишечного эпителия.

На уровне присоски в цитоплазме симметрично относительно продольной оси жгутиконосца располагаются два ядра с крупными ядрышками. Между ядрами лежат кинетосомы, от которых и берут начало 4 пары жгутиков: передне- и заднебоковые, брюшные и хвостовые. Непосредственно позади прикрепительного диска располагаются два интенсивно окрашивающихся тельца (медиальные тела). Они построены из микротрубочек. Полагают, что это один из элементов скелетных структур.

Заражение происходит при заглатывании цист, переносимых загрязненными руками на пищу или посуду. Оболочка цисты разрушается желудочным соком. Лямблии локализуются преимущественно в двенадцатиперстной кишке и других участках переднего отдела кишечника. Они сидят на поверхности клеток кишечного эпителия, прикрепившись к ним с помощью присасывательного диска. Благодаря тому, что пелликула диска имеет куполовидную форму, между телом жгутиконосца и поверхностью эпителия образуется замкнутая полость, внутри которой энергично работают брюшные жгутики, выкачивающие оттуда жидкость. На дорсальной поверхности паразита хорошо заметны многочисленные пиноцитозные вакуоли. Лямблии, вероятно, питаются продуктами расщепления пищи. Плотность их поселений может быть настолько велика, что блокирует всасывающую поверхность кишечника, препятствуя нормальному пристеночному пищеварению и поступлению питательных веществ в организм хозяина.

Лямблиоз — болезнь, вызываемая заражением лямблиями, очень широко распространена среди населения земного шара. Особенно сильно подвержены этому заболеванию дети, зараженность которых составляет 50–80%.

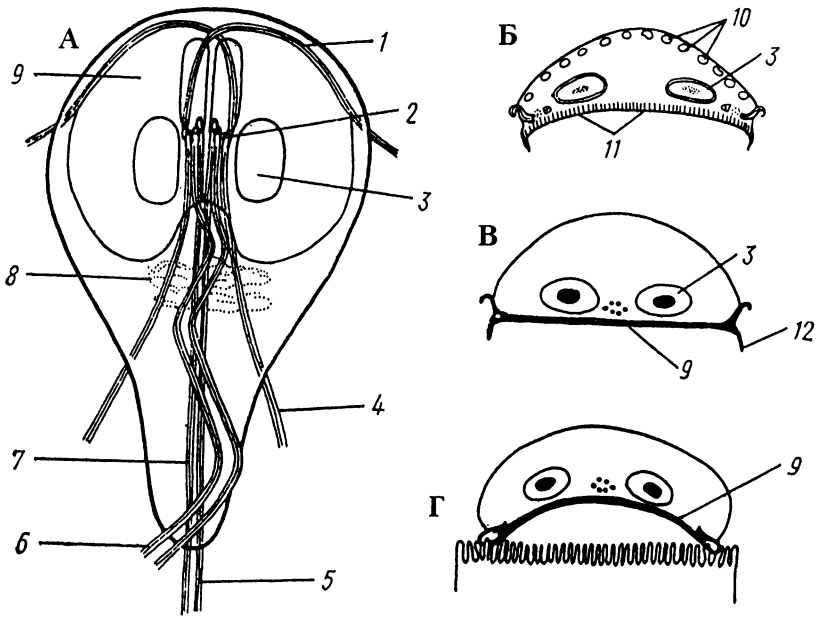


Рис. 12. Схема строения лямблии:
А – строение лямблии; Б – схема поперечного среза; В, Г – схема, поясняющая механизм прикрепления лямблии к кишечнику хозяина (Гинецинская, Добровольский, 1978);
1 – передне-боковой жгутик; *2* – группа кинетосом; *3* – ядро; *4* – задне-боковой жгутик; *5* – хвостовые жгутики; *6* – брюшные жгутики; *7* – аксонемы хвостовых жгутиков; *8* – медиальные тела; *9* – прикрепительный диск; *10* – пиноцитозные вакуоли; *11* – гребень на пелликулярных микротрубочках прикрепительного диска; *12* – заостренный краевой выступ прикрепительного диска

≡Тип Parabasalia≡

Тип Parabasalia объединяет исключительно паразитических жгутиконосцев. Для них характерно наличие кариомастигонта, образованного 4 кинетосомами и ядром. Фибриллярные корешки формируют хорошо развитый цитоскелет. Всегда имеется так называемый парабазальный аппарат, который представляет собой аппарат Гольджи. В клетке имеется особое опорное образование – аксостиль, который проходит вдоль центральной оси тела.

□ Класс Trichomonadea

Это обширная группа, к которой относятся жгутиконосцы, обладающие 4–6 жгутиками. Один из них (рекуррентный) всегда направлен назад и окаймляет идущую вдоль тела ундулирующую мембрану. Митохондрии отсутствуют.

Типичными и наиболее известными представителями класса могут служить жгутиконосцы из рода *Trichomonas* (рис. 11 Б). На переднем конце тела трихомонасов имеются четыре свободных жгутика. Форма клетки овальная, грушевидная или вытянутая, 5–30 мкм длиной. В передней трети тела расположено крупное пузырьковидное ядро с небольшим ядрышком. Впереди него располагается группа тесно сближенных кинетосом, иногда соединенных с ядром с помощью тонких фибрилл (кариомастигонт). От кинетосом отходят 3–5 жгутиков (3 – у рода *Tritrichomonas*, пять – *Pentatrichomonas*), направленных вперед, и один, идущий назад. Этот последний соединен (но не срастается) со свободным краем ундулирующей мембраны

и на этом отрезке получает наименование краевой нити. У многих видов краевая нить переходит на заднем конце тела в свободный жгутик, называемый хвостовым или рулевым. В ундулирующей мембране залегают тонкие фибриллы: параллельно ее свободному краю проходит эластичная опорная фибрилла, а параллельно основанию — особое опорное образование, называемое костой (буквально ребром в переводе с латинского языка). Она начинается возле кинетосом и представляет собой поперечно исчерченный вырост корешковой системы жгутикового аппарата. Непосредственно позади ядра лежит крупное парабазальное тело.

Вдоль продольной оси тела трихомонад проходит аксостиль, имеющий вид плотного стержня. Это полая трубка, стенки которой состоят из микротрубочек. По своему происхождению аксостиль представляет собой производное жгутиковых корешков. Он иногда ложкообразно расширяется вблизи ядра и как бы поддерживает его. На переднем конце тела небольшое вздутие аксостиля соприкасается с так называемой пельтой. Этот органоид тоже играет опорную роль. Он слагается из микротрубочек и имеет вид воронкообразной петли, в центре которой заключен комплекс кинетосом.

Половой процесс неизвестен. Деление клеток происходит с помощью внеядерного плевромитоза, при котором хромосомы прикрепляются к внутренней стенке ядра.

Трихомонасы паразитируют у многих позвоночных: амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Кишечные паразиты питаются преимущественно бактериями, а в ротовой полости — захватывают лейкоциты. Наиболее известен *Trichomonas vaginalis*, паразитирующие в мочеполовой системе человека.

☐ Класс Hypermastiginea

Это относительно крупные жгутиконосцы (до 0,5 мм длиной), обитатели кишечника насекомых, питающихся древесиной. Для них характерна тенденция к умножению (полимеризации) тех или иных органоидов, чаще всего жгутиков и парабазальных тел. Ядро всегда одно, располагается в передней трети тела. Особенно многочисленны бывают жгутики. Их число достигает многих сотен. а иногда и тысяч. Кинетосомы соседних рядов жгутиков соединены попарно поперечно-исчерченными филаментами. Аксостиль развит несколько хуже, чем у трихомонасов, но тоже имеет характерное ложковидное расширение, располагающееся рядом с ядром. Это расширение, видимо, служит для его защиты. У некоторых форм аксостиля нет. Передний конец тела может образовывать хоботок (рис. 13).

Питание, размножение и жизненный цикл наиболее полно изучены на примере Hypermastigina, живущих в желудке термитов. Цитостом у них отсутствует. Мельчайшие кусочки древесины приклеиваются к заднему концу жгутиконосца. Там вслед за этим образуется впячивание, края которого смыкаются и захваченная пища оказывается в пищеварительной вакуоли. У некоторых гипермастигин для захвата пищи образуются настоящие псевдоподии, как у амеб.

Передача жгутиконосцев от хозяина к хозяину происходит в период линьки, когда большое количество их выбрасывается из кишечника вместе с хитиновой выстилкой прямой кишки. Сразу после линьки хозяина наблюдается вспышка размножения жгутиконосцев в его кишечнике. В другое время между линьками они почти не размножаются.

Жгутиконосцы не могут обитать во внешней среде, но и их хозяева, лишенные гипермастигин, погибают, так как не могут без их участия переваривать клетчатку, которой питаются. Жгутиконосцы вырабатывают фермент целлюлазу, разлагающий целлюлозу. В кишечнике термита насчитывают до 25 000 жгутиконосцев, «работающих» на хозяина. Именно поэтому необходимо срочное восстановление их численности после линьки. Установлено, с другой стороны, что процесс инцистирования жгутиконосцев стимулируется линочными гормонами. Перелинявшие тараканы и их личин-

ки заново заражаются цистами, рассеянными во внешней среде. Гипермастигины термитов не способны инцистироваться и насекомые заражаются, слизывая капельки экскрементов, выступающих из анального отверстия других термитов.

Размножение происходит путем продольного деления. Половой процесс известен только у тех видов жгутиконосцев, которые обитают в кишечнике древоядных тараканов. Половому процессу предшествует инцистирование. Органоиды инцистированной особи разрушаются, ядро делится митотически. Вокруг ядер обособляется цитоплазма и формируются две гаметы — мужская и женская. Они заключены в цисте и почти не отличимы. После разрушения оболочки цисты происходят морфологические изменения, в результате которых в цитоплазме женской гаметы скапливаются интенсивно окрашивающиеся гранулы, которые образуют в последней трети тела широкое кольцо. Позади него находится подвижный клейкий цитоплазматический бугорок. Мужская гамета, лишенная этих образований, прилипает к клейкому бугорку женской гаметы и через некоторое время втягивается внутрь ее цитоплазмы. Вслед за этим происходит разрушение всех органоидов мужской гаметы и слияние мужского и женского ядер. Образуется диплоидный синкарион, который затем претерпевает мейотическое деление. Это говорит о том, что для данных гипермастигин характерен жизненный цикл с зиготической редукцией.

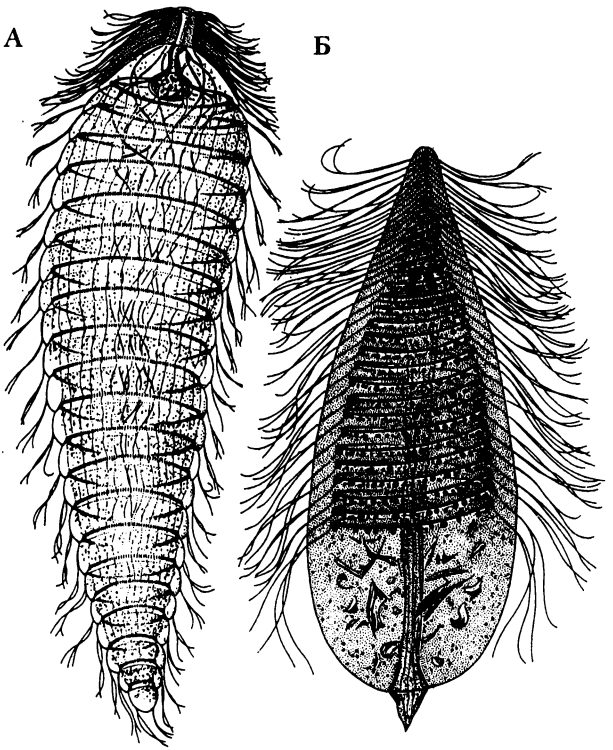


Рис. 13. Надтип Polymastigota; класс Hypermastiginea (Grell, 1993):
А — *Teratonympha mirabilis* (×680); Б — *Spirotrichonympha bispira* (×940)

≡Тип Chlorophyta≡

Положение этого таксона пока нельзя считать твердо установленным. По системе Дж. О. Корлисса (1994) Chlorophyta входят в состав царства Plantae (Растений), подцарства Viridiplantae (Зеленых растений). С. А. Карпов (1990) также выводит их из рамок Protista, возводя Viridiplantae в ранг царства. Этому имеются свои основания. Наиболее вескими из них считаются сходство жгутиковых клеток хлорофитовых с гаметами высших растений вплоть до покрытосеменных не только в строении хлоропластов, но и в структуре жгутикового аппарата. Сюда же относят и некоторые биохимические признаки. Все это заставляет считать, что хлорофитовые и высшие растения представляют монофилетическую линию развития эукариот (то есть связаны происхождением от общего предка). Однако значительно большее количество

признаков хлорофитовых (уровень организации, типы жизненных циклов) заставляет их относить все же именно к Protista, а некоторых из них, несмотря на многие растительные признаки, рассматривать вместе с простейшими, так как именно среди хлорофитовых сохранились и, возможно, именно здесь впервые возникли целый ряд важнейших биологических механизмов, которые и определили во многом направление и особенности прогрессивной эволюции как у растений, так и у животных. Поэтому низшие представители этого типа традиционно рассматриваются в курсе зоологии беспозвоночных.

☐ Класс Euchloromonada

В ботанических таксономических системах этих жгутиконосцев относят к зеленым водорослям, обладающим пластидами бокаловидной формы, чаще всего имеющимися в единственном числе. Глазное пятно (стигма) представляет собой видоизмененную пластиду и лежит недалеко от основания жгутика. Типы хлорофилла (a и b), их соотношение, каротиноиды, так же, как и строение гамет, сближают эухлоромонад с высшими растениями. В качестве запасного вещества в пластидах накапливается крахмал.

На переднем конце клетки имеются два или четыре, реже восемь одинаковых жгутиков без мастигонем. Клеточные оболочки усилены целлюлозой и пектином. Часто она целиком или местами покрыта слоем студенистой субстанции.

Euchloromonada представлены как одиночными, так и колониальными формами, демонстрирующими разные уровни интеграции (объединения). Форма колоний широко варьируется. Они могут быть плоскими, шарообразными или яйцевидными. Иногда клетки, составляющие колонию, лежат по отдельности друг от друга, иногда же они объединены общим студенистым чехлом. В то время как в большинстве случаев клетки, входящие в состав колонии, совершенно одинаковы, некоторые виды демонстрируют их дифференцировку на генеративные и соматические. Первые в своих функциях ограничены только размножением, тогда как вторые в пределах колонии в нормальных условиях к этому не способны и погибают при образовании дочерних колоний или половых клеток.

Именно у Euchloromonada впервые обнаруживаются все стадии возникновения полового процесса, то есть слияния двух гаплоидных особей с образованием диплоидной зиготы с последующим затем редукционным делением, снова приводящим к появлению гаплоидной стадии жизненного цикла. В простейшем случае (например, у Chlamydomonas) под воздействием некоторых факторов среды (например, при избытке азотистых соединений) особи приобретают способность к копуляции как половые клетки, т. е. становятся гаметами. Эти особи называются гамонтами.

Гаметы, приступающие к копуляции, могут ничем не отличаться друг от друга по размерам и форме (**изогамия**, то есть **равногаметность**): *Chlamydomonas eugametos*, *Dunaliella salina*, *Pandorina morum* и др. Однако не менее часто наблюдается **анизогамия**, т. е. **разногаметность**: возникают различия между генеративными клетками по форме и размерам. Это свидетельствует о возникновении очень важного биологического явления — сексуальности или разделения на два пола. В пределах рода *Clamydomonas* наблюдается и то, и другое (*Ch. braunii*). Наконец, есть виды, у которых имеются «женские» гаметы в виде больших и неподвижных яйцевых клеток, и «мужские», которые, как семенные клетки, маленькие и подвижные. Это предельный случай анизогамии, который называется называется **оогамией**. В роде *Chlamydomonas* это наблюдается, например, у *Ch. pseudogigantea*. Оогамия характерна для таких представителей хлоромонад, как *Eudorina*, *Pleodorina* и *Volvox*. Роль оогамии выходит далеко за пределы класса Euchloromonada, так как она характерна без исключения для всех многоклеточных организмов, имеющих половой процесс.

Различия на генетическом уровне между копулирующими гаметами наблюдаются уже у некоторых изогамных видов и вариететов эухлоромонад. Подавляющее большинство представителей класса имеют жизненный цикл с зиготической редукцией, то есть образовавшаяся зигота тут же делится мейотически, образуя у таких эухлоромонад две генетически отличающиеся группы потомков. Они размножаются независимо друг от друга, образуя два клона. Копулировать между собой могут только особи (гаметы) из разных клонов. Вещества, по которым «разнополые» гаметы опознают друг друга, содержатся в оболочках их жгутиков.

В зависимости от особенностей образования гамет формируются и особенности колониальных видов. Любые колонии возникают в результате не доведенного до конца бесполого размножения. В зависимости от особенностей строения гамет могут различать два способа образования колоний. У изогамных видов, клетки которых не имеют избытка резервных веществ, каждое митотическое деление требует затем интерфазы для возобновления энергетических и пластических запасов клетки. В процессе интерфазы клетки растут, достигая исходных размеров, и лишь затем делятся снова. Такое деление называется **монотомическим**. Колонии, образовавшиеся в результате такого деления и нерасхождения делящихся клеток, непрерывно увеличиваются в размерах до тех пор, пока не разваливаются. Такие колонии всегда временны и никогда не существуют достаточно долго. Это приводит к тому, что в них не наблюдаются ни разделения труда между особями, ни самых слабых признаков дифференцировки клеток.

Противоположная картина наблюдается у форм с оогамией. Наличие большего или меньшего количества запасных веществ в оогамете приводит к тому, что образовавшаяся после копуляции зигота, претерпев редукцию, продолжает непрерывно митотически делиться, минуя стадию интерфазы, то есть без роста. В результате этого при каждом делении размеры клеток уменьшаются, но суммарный объем всех клеток, образовавшихся в процессе деления, остается примерно равным объему зиготы. Такое деление называется **палинтомическим**. Оно продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто дефинитивное (окончательное) количество клеток. Образуется маленькая дочерняя колония, которая должна пройти фазу роста, прежде чем достигнет размеров взрослой колонии. Следовательно, одновременно с палинтомическим делением возникает явление эмбрионизации, столь характерное для настоящих многоклеточных животных и растений. В этом важнейшее эволюционное значение палинтомического дробления и оогамии. Благодаря им создалось одно из важнейших условий возникновения многоклеточных животных и растений.

Размеры колоний у эухлоромонад колеблются в широких пределах: от *Pandorina morum*, шаровидные колонии которой состоят из 8–16 тесно расположенных клеток, до колоний *Volvox* из многих сотен клеток (рис. 14 А).

Колонии последнего представляют собой слизистую сферу, полую внутри, которая объединяет лежащие в один слой двужгутиковые клетки. Они соединены друг с другом посредством плазматических мостиков. Это обусловливает постоянство существования колонии. У нее различают передний и задний полюсы. На заднем располагается отверстие — фиалопор. Клетки переднего полюса отличаются от остальных более крупными стигмами. Особенно выделяются четыре клетки так называемого креста, расположенные непосредственно на переднем полюсе колонии. Это свидетельствует о первых признаках ее клеточной дифференцировки. Кроме соматических в колонии имеются генеративные клетки двух типов. Первый тип — так называемые бесполые клетки. Они погружаются в полость колонии, где в результате палинтомического дробления дают дочерние колонии, которые после гибели материнской переходят к самостоятельной жизни, увеличиваясь до размеров взрослой колонии. Прочие генеративные клетки остаются лежать на поверхности шара, на его задней половине.

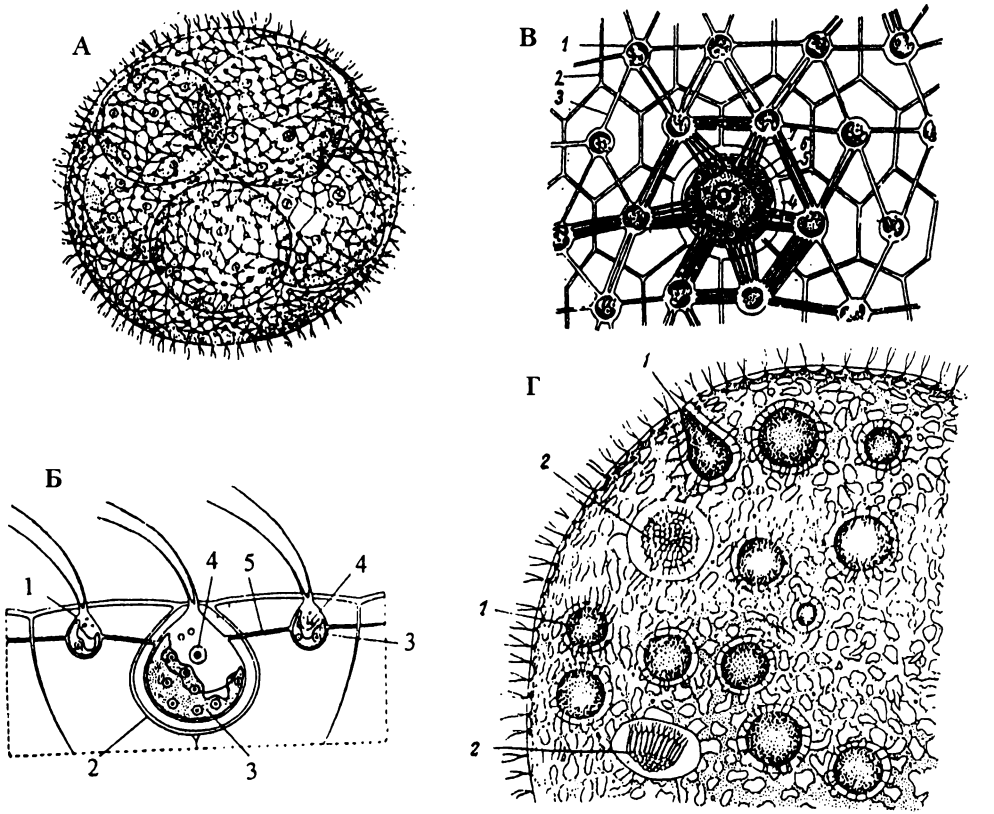


Рис. 14. Тип Chlorophyta, класс Euchloromonada. Строение колониальных жгутиконосцев из рода *Volvox* (Иванов с соавт., 1958):
А–В — *Volvox aureus* (А общий вид колонии; внутри материнской колонии — *6* дочерних; Б — разрез через участок колонии, схематизировано: *1* — вегетативная особь; *2* — «вегетативная клетка размножения»; *3* — хроматофор; *4* — ядро; *5* — протоплазматический мостик; В — участок колонии, вид сверху: *4* — граница между ослизненными оболочками клеток); Г — *Volvox globator* (×250): участок колонии с половыми клетками; *1* — макрогамета; *2* — микрогаметы

Среди них можно различить оогаметы и мужские генеративные клетки. Оогаметы не делятся, тогда как генеративные клетки, из которых образуются мужские гаметы, претерпевают палинтомическое дробление, образуя пластинку из 196 двужгутиковых клеток (так называемая пластинчатая палинтомия) (см. рис. 14).

У различных видов вольвоксов имеются «разнополые» или «однополые» колонии. Мужская гамета, наткнувшись на оогамету, копулирует с нею. Образовавшаяся зигота претерпевает редукционное дробление (зиготическая редукция), а затем делится митотически. Образующиеся при палинтомическом делении клетки образуют поверхность сферы, но передние полюса клеток, где в дальнейшем образуются жгутики, направлены внутрь (состояние инкурвациии — ввернутое внутрь). Когда дробление завершится, дочерняя колония выворачивается через фиалопор так, что теперь передние концы клеток направлены наружу (явление экскурвации). После этого колония переходит к стадии роста (рис. 15).

Весь комплекс описанных выше явлений демонстрирует появление типа жизненного цикла, который приближается к типичному жизненному циклу многоклеточных животных.

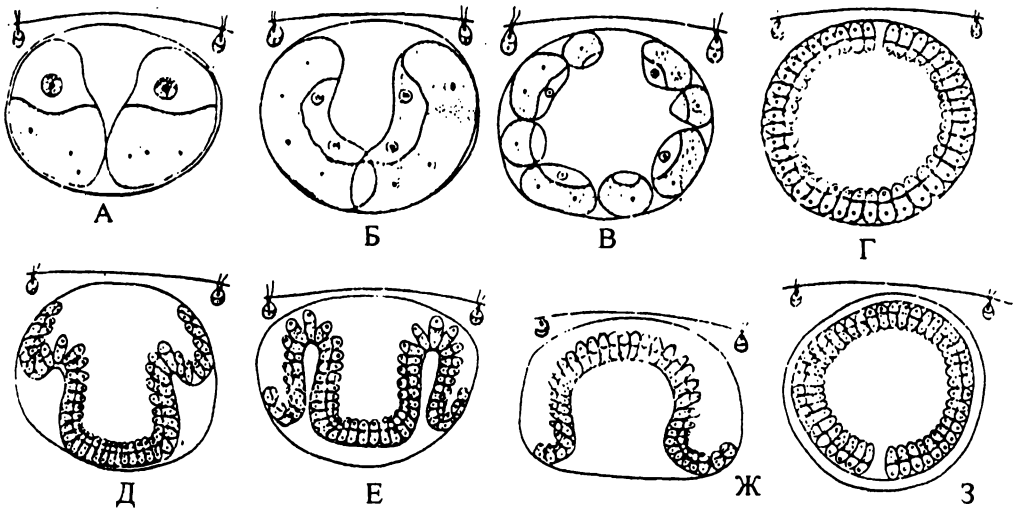


Рис. 15. Тип Chlorophyta, класс Euchloromonada. *Volvox aureus* — развитие колонии при агамном размножении (схематизировано (Догель, 1981):
А — стадия двух клеток; Б — переход к четырехклеточной стадии; В, Г — первая пузыревидная стадия; Д, Е, Ж — выворачивание (экскурвация) первой пузыревидной стадии; З — молодая колония после окончания выворачивания

В колонии Volvocida роль отдельных клеток сводится к выполнению какой-то определенной функции и вне колонии эти клетки существовать уже не могут. Это свидетельствует о том, что вольвоксы представляют собой не колонию индивидуумов, а колониальный индивидуум, то есть другой уровень интеграции по сравнению с уровнем одиночных простейших. Однако, несмотря на целый ряд черт, общих у вольвоксов с гетероклеточными животными, они не достигают уровня индивидуальности последних.

НАДТИП APICOMPLEXA

Возможность объединения в одну группу простейших, относимых сейчас к надтипу Apicomplexa, появилась лишь с применением в исследованиях ультрамикроскопических методов. Именно после этого было выяснено, что у самых разнообразных паразитических форм, объединявшихся до этого лишь по особенностям их сложнейших жизненных циклов, бесполые расселительные стадии (спорозоиты) характеризуются рядом общих оригинальных черт строения, обнаруживаемых лишь с помощью электронной микроскопии. Одновременно эти же черты строения были встречены у форм, ранее относимых совсем к другим таксонам или вообще с неясным таксономическим статусом. Наконец, в последние годы обнаружены свободноживущие жгутиконосцы, характеризующиеся теми же чертами строения клетки. Это и определило современные представления о структуре надтипа.

В настоящее время в его состав входит большое количество разнообразных одиночных гетеротрофных простейших, преимущественно паразитических, бесполые расселительные стадии жизненного цикла которых характеризуются наличием так называемого апикального комплекса и некоторых других черт строения клетки (рис. 16).

В состав апикального комплекса, который, несмотря на название, не у всех представителей надтипа лежит апикально, и других сопутствующих признаков надтипа входят следующие органелл.

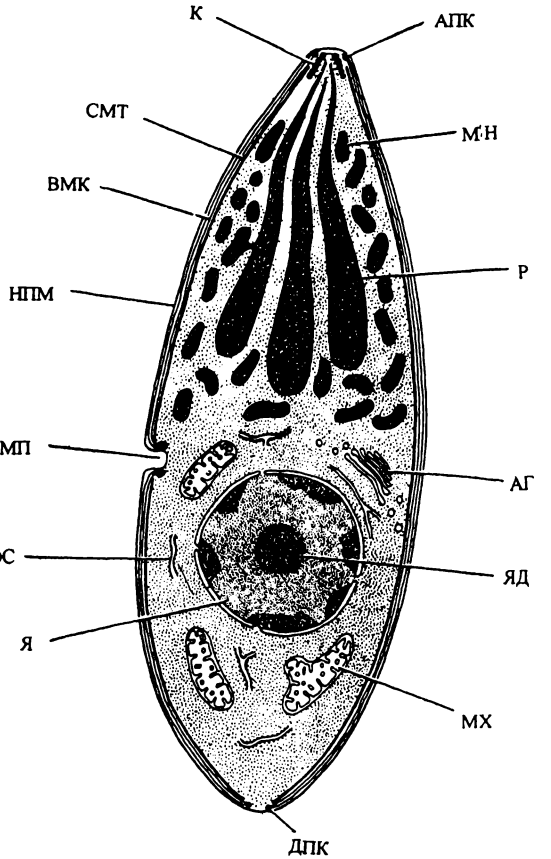


Рис. 16. Надтип Apicomplexa. Общая схема ультратонкой организации (Крылов, Добровольский, 1980):
аг — аппарат Гольджи; апк — апикальное полярное кольцо; вмк — внутренний мембранный комплекс; дпк — дистальное полярное кольцо; к — коноид; мн — микронема; мп — микропора; мх — митохондрия; нпм — наружная плазматическая мембрана; р — роптрия; смт — субпелликулярные микротрубочки; эс — эндоплазматическая сеть; я — ядро; яд — ядрышко

К сопутствующим признакам надтипа относятся особенности строения клеточных покровов. Они представлены пелликулой, которая состоит из плазматической мембраны (плазмалеммы) и внутреннего мембранного комплекса. Последний образован двумя мембранами, лежащими под плазмалеммой. Они могут быть тесно сближенными и иногда сливаться между собой. У свободноживущих *Spiromonas* толщина такой трехмембранной пелликулы составляет 25–30 нм. Под мембранным комплексом располагается один или несколько слоев субпелликулярных микротрубочек, идущих, как правило, по длине споровика. Эта система может образовывать широко расставленные борозды, формирующие так называемые эпицитарные гребни — своеобразные плавники, с помощью которых передвигаются паразитические формы, утратившие жгутики (рис. 18 Г). Плазматическая мембрана и внутренний мембранный комплекс формируют микропоры — одну или более. Микропора образуется благодаря тому, что в этом месте исчезают внутренние мембраны, а плазмалемма образует впячивание диаметром примерно 30 и глубиной 90 нм. У свободноживущих *Spiromonas* микропоры наиболее часто образуются в жгутиковом кармане. Это говорит о том, что они могут выполнять функцию цитостома. У паразитических форм, у которых микропоры лежат на дне борозд, образуемых эпицитарными гребнями, потребление питательных веществ, вероятно, происходит тоже через микропоры.

К собственно апикальному комплексу относятся, прежде всего, полярное кольцо и коноид. Обе эти структуры образованы микротрубочками. Полярное кольцо окружает апикально (а у некоторых и базально) лежащее нарушение внутреннего мембранного комплекса, не образующего впячивания и этим отличающееся от микропоры. Коноид представляет собой усеченный конус из микротрубочек, расширяющийся вглубь клетки. Он расположен под полярным кольцом. Может располагаться апикально и базально, может, напротив, редуцироваться у некоторых форм.

Наконец, чаще всего у апикального, но иногда и вблизи базального конца клетки располагаются роптрии и микронемы. Роптрии представляют собою систему вытянутых вакуолей, заполненных ярко окрашивающимся содержимым. Они своими

узкими концами проходят сквозь коноид, заканчиваясь под плазмалеммой внутри полярного кольца. Микронемы также представляют собой систему разбросанным в цитоплазме вакуолей с окрашенным содержимым.

Судить о возможной функции этих образований позволяют данные о строении архигрегарин (см. ниже) из рода *Selenidium*. Они по сути дела представляют собой гипертрофированные спорозоиты. У них имеется передний отдел (мукрон), часто отделенный небольшим сужением от остальной клетки. В мукроне располагается хорошо развитый коноид и полярное кольцо. Имеются многочисленные роптрии. Но главная особенность строения этого отдела в том, что он несет особую мукрональную вакуоль, широкий проток которой проходит внутри коноида. С вакуолью тесно связаны роптрии, которые содержат гидролитические ферменты (кислую фосфатазу).

Следовательно, коноид выполняет функцию клеточного рта, через который пища поступает в мукрональную вакуоль. Роптрии служат резервуарами, в которых накапливаются пищеварительные (протеолитические) ферменты. Вместе они представляют собой пищеварительный комплекс простейшего. Грегарины — внеклеточные паразиты, питающиеся в кишечнике своих хозяев. У других представителей надтипа, перешедших к внутриклеточному паразитизму, апикальный комплекс, видимо превратился в аппарат проникновения в клетку хозяина. У гемоспоридий и пироплазмид (см. ниже) роптрии и микронемы содержат белки, богатые гистидином, которые, видимо, играют важную роль в прикреплении паразитов к поверхности эритроцитов и проникновению сквозь их мембрану.

Тип Apicomplexa по-своему уникальная группа, так как в ее пределах наблюдаются все переходы от образа жизни нападающего хищника до внутриклеточного паразитизма с соответствующими усложнениями жизненного цикла. Это отражено и в таксономической структуре надтипа, который включает в себя два типа: Perkinsemorpha и Sporozoae. В первый из них входят как свободноживущие, так и паразитические виды, а во второй — только паразитические формы.

≡Тип Perkinsemorpha≡

В состав типа входят свободноживущие хищники и паразиты, имеющие в своем жизненном цикле вегетативные жгутиковые клетки с теми или иными компонентами апикального комплекса

□ Класс Spiromonadea

В состав класса входят несколько видов хищных свободноживущих жгутиконосцев, объединяемых в отряд Spiromonadida. Виды, относимы к роду *Spiromonas*, обитатели пресных вод, встречающиеся в очистных сооружениях (во вторичных отстойниках и в так называемой условно чистой воде), на дне стоячих водоемов, заросших водной растительностью. Максимальное количество не превышает 100–200 экз./мл. Представитель рода *Dinomonas* (*D. vorax*) обитает в прибрежной зоне литорали Черного моря.

Типичный представитель этой группы — *S. angusta* (рис. 17) — имеет размеры 8–10 мкм, иногда до 18 мкм. Ширина тела варьируется от 3 до 4 мкм, реже до 10 мкм. Форма тела яйцевидная или каплевидная, с заостренным передним концом, образующим так называемый рострум. Жгутики несколько смещены на вогнутую боковую сторону клетки. Передний жгутик незначительно превышает длину тела, задний — вдвое длиннее тела. Передний жгутик выходит из жгутикового кармана. Основания жгутиков разделены небольшим валиком.

Ядро обычно располагается в центре, а крупная пищеварительная вакуоль в задней части тела спиромонаса.

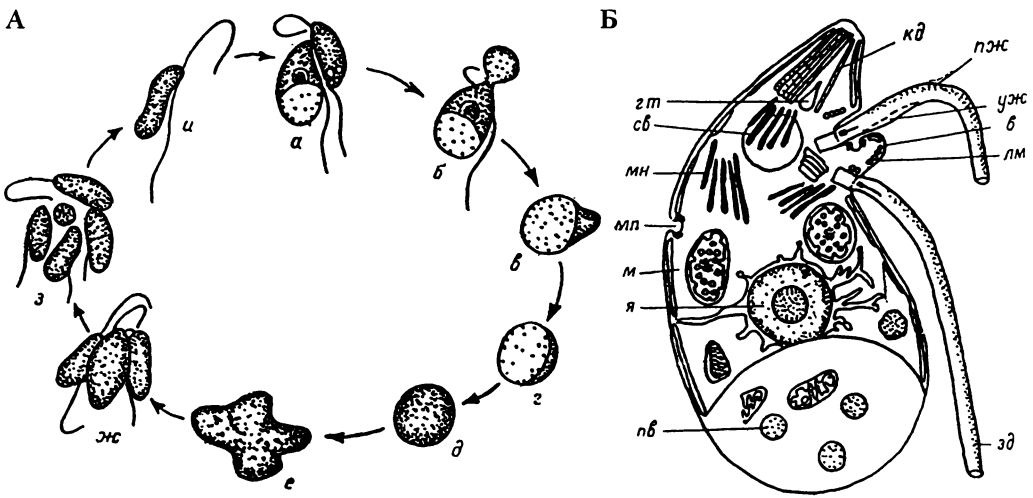


Рис. 17. Надтип Apicomplexa, тип Perkinsemorpha, класс Spiromonada. Жизненный цикл (А) и схема строения (Б) *Spiromonas angusta* (Крылов и Мыльников, 1986, с изменениями):
А: а, б — поедание жертвы; г—д — образование цисты; е—з — деление цисты на четыре особи; и — молодая особь;
Б: в — валик между жгутиками; гт — грушевидное тело (роптрия); зд — задний жгутик; кд — коноид; лм — лента микротрубочек; м — митохондрия; мн — микронемы; мп — микропора; пв — пищеварительная вакуоль; пж — передний жгутик; ев — сократительная вакуоль; уж — утолщение жгутика; я — ядро

На острие переднего конца располагается коноид, образованный лентой из 24–25 микротрубочек. Передний его конец замкнут в кольцо, задний расширен в дугу. Открывающаяся щель повернута к жгутикам. В клетке располагаются три пучка микронем, а внутри коноида заметно грушевидное тело, которое считают роптрией.

Поведение всех исследованных спиромонасов примерно одинаково. Жертвами служат бактериотрофные бодониды (Kinetoplastida) *Parabodo nitrophilus*, хризомонадный жгутиконосец *Ochromonas* sp. и другие мелкие жгутиконосцы, инфузории *Colpoda*, *Tetrahymena*. Спиромонасы активно плавают, описывая в воде спиральную траекторию. При контакте рострума клетки хищника с жертвой между ними образуется цитоплазматический мостик, через который содержимое жертвы в течение 3–5 минут переходит в задний конец хищника, где образуется крупная пищеварительная вакуоль. Эти особенности питания позволяют легко отличить спиромонасов от других хищных жгутиконосцев, например, бодонид. У голодных спиромоноасов задний конец сильно заострен. После поглощения нескольких жертв тело хищника округляется и покрывается цистной оболочкой. Сократительная вакуоль в это время не функционирует. Затем в течение 1–2 часов внутри цисты происходит два последовательных деления, оболочка лопается, и четыре дочерних особи (тетрада) выходит наружу. Они сразу же начинают активно питаться. Тип деления ядра пока не установлен. Спиромонасов можно отнести к агамным простейшим с жизненным циклом, чьи стадии можно определить лишь по изменениям вегетативных частей клетки. Основные стадии жизненного цикла — стадия активного питания и стадия инцистирования.

☐ Класс Perkinsidea

В состав этого класса до настоящего времени входит единственный вид — *Perkinsus marinum*. Он известен из Западной Атлантики, где паразитирует у многих двустворчатых моллюсков. Однако наиболее сильно он поражает плантации основ-

ного промыслового и культивируемого в водах восточных штатов США вида устрицы *Crassostrea virginica*. Ткани устрицы, пораженные паразитом, полностью разрушаются в течение недели. Известны случаи, когда в комбинации с другими факторами поражение *P. marinum* устричных хозяйств приводило к полному уничтожению целых плантаций в штате Луизиана в течение одного лета. Несмотря на то что этот вид известен давно, его таксономическое положение было очень неопределенно. Их относили даже к грибам. Внешне это сферические прозрачные спорообразные тельца размером 2–30 мкм, в среднем 10 мкм с крупной слегка эксцентрической вакуолью и овальным ядром, оттесненным вакуолью от центра клетки. В жизненном цикле имеется двужгутиковая зооспора. Исследование ее ультрамикроскопического строения Перкинсом в 1976 году обнаружило, что зооспора имеет коноид, полярное кольцо, от которого отходит до 39 субпелликулярных микротрубочек, микропоры, роптрии и микронемы. Это позволило рассматривать *P. marinum* как промежуточную форму между свободноживущими хищными жгутконосцами-спиромонасами и паразитами типа Sporozoae, полностью утратившими жгутиковую стадию жизненного цикла.

≡Тип Sporozoae≡

Тип Sporozoae охватывает более 4000 видов простейших, облигатно паразитирующих в кишечнике, полости тела и внутри клеток широкого круга беспозвоночных и позвоночных животных, в том числе и человека. Некоторые из них вызывают тяжелейшие заболевания сельскохозяйственных животных и человека (кокцидиозы, малярия). Для многих споровиков характерны сложные многокомпонентные жизненные циклы со сменой хозяев (гетероксенные жизненные циклы). Общие черты этих жизненных циклов настолько характерны, что позволили достаточно четко очертить группу Sporozoae еще до того, как с помощью ультрамикроскопических методов были выяснены тонкие черты их анатомии и морфологии. Их иногда называют «триадой Sporozoa». Она в себя включает: 1) мерогонию, или бесполое размножение, предшествующее половому процессу; 2) гамогонию, или половой процесс, за которым следует копуляция гамет и формирование зиготы (ооцисты); 3) спорогонию, которая включает редукционное деление (мейоз) и ряд митотических делений, приводящих к образованию расселительной стадии жизненного цикла — спорозоитов.

Как следует из сказанного выше, всем споровикам присущ жизненный цикл с зиготической редукцией. С другой стороны, в пределах такой обширной таксономической группы, какими являются споровики, наблюдается широкая гамма вариаций в реализации описанной выше триады. Так, у многих видов мерогония осуществляется с помощью специального способа бесполого размножения — шизогонии, при котором ядро клетки многократно делится без деления клетки (эндомитоз), и лишь затем вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы, что приводит к одновременному образованию довольно большого количества мерозоитов.

Один или два своеобразных жгутика, совершенно не похожие на жгутики спиромоносов или зооспор перкинсей, у споровиков имеются лишь у микрогамет. Расселительные стадии (спорозоиты) всегда лишены всяких признаков существования жгутика.

Несмотря на много общих черт в строении и в жизненных циклах, в пределах такой обширной группы, какой являются споровики, наблюдаются большие вариации по строению как трофозоитов (то есть активно растущих неразмножающихся стадий жизненного цикла простейшего), так и спорозоитов (расселительных стадий), способам паразитирования, реализации разных частей триады, составляющей основу жизненных циклов споровиков. В зависимости от этого споровики подразделяются на два основных класса: Gregarinomorpha и Coccidiomorpha.

☐ Класс Gregarinomorpha

В состав класса входят полостные и кишечные паразиты беспозвоночных и низших хордовых. Трофозоиты некоторых групп (Archigregarinida) имеют строение, сходное со строением спорозоитов других споровиков. В их клетках часто хорошо развит мукрональный аппарат. Следовательно, апикальный комплекс функционирует как орган добычи и усвоения пищи. Гаметы образуются сходно у обоих полов. В процессе гаметогенеза формируется равное количество гамет, обычна изогамия или слабо выраженная анизогамия. Мужские и женские особи, формирующие гаметы (гамонты), объединяются в сизигий, образуя затем гамонтоцисту. Обычно гомоксенны, то есть их жизненный цикл протекает без смены хозяев.

Грегариниды очень разнообразны, что затрудняет выбор наиболее типичных объектов для их описания (рис. 18 А–В). В то же время попытка охватить все разнообразие их форм также нереальна. Поэтому для иллюстрации строения отдельных стадий их жизненного цикла и самого жизненного цикла мы рассмотрим представителей отряда настоящих грегарин (Eugregarinida) из семейства Monocystidae (рис. 19). Они паразитируют во внутренних органах и полости тела хорошо знакомых каждому дождевых червей и других близких им форм. Черви заражаются грегаринами, заглатывая рассеянные во внешней среде ооцисты, каждая из которых содержит внутри по 8 спорозоитов. В кишечнике хозяев под действием пищеварительных ферментов происходит растворение «пробочек», закрывающих полярные отверстия в ооцистах, и спорозоиты выходят в просвет кишечника. Отсюда они устремляются к месту окончательной локализации, характерной для данного вида грегарин.

Строение спорозоитов именно представителей семейства Monocystidae изучено плохо, но есть основание полагать, что они достаточно близки расселительным стадиям других Apicomplexa.

Спорозоиты, попав в кишечник, превращаются в трофозоитов. У моноцистид, так же, как у многих других грегаринид, они должны обязательно пройти период внутриклеточного развития. Его главными чертами у всех грегарин являются частичная или полная редукция апикального комплекса и формирование эпицита — комплекса структур наружной поверхности пелликулы. Первая связана с исчезновением коноида, роптрий, микронем, полярных колец и мукрональных вакуолей, вторая — с формированием эпицитарных гребней и складок пелликулы, появлением множественных микропор и замена продольных микротрубочек на другие приспособления, позволяющие трофозоитам менять форму клетки в процессе передвижения.

У всех грегаринид после проникновения спорозоита в клетку хозяина в зараженной клетке формируется паразитофорная вакуоль — фороцит, в которой и располагаются молодые трофозоиты. Они имеют обычно округлую или эллипсоидальную форму тела. У некоторых видов трофозоит быстро покидает зараженную клетку, завершая свое развитие в свободном состоянии. У ряда видов трофозоит может достигать внутри фороцита крупных размеров. Трофозоиты некоторых Archigregarinida могут достигать размеров в 300–400 мкм. Форма трофозоитов чрезвычайно разнообразна. У моноцистид, например, она варьируется от сферической (*Apolocystis*) до червеобразной (*Nematocystis*), однако встречаются виды с необычным, дихотомически ветвящимся телом. У многих видов чрезвычайно сложно организованы поверхностные структуры клетки, несущие, например, волосовидные выросты — цитопили, которые могут покрывать всю поверхность трофозоита. У многих видов передний и задний концы тела не различимы, но есть виды с так называемой апикальной папиллой или даже «присоской», напоминающей венчик цветка. У представителей Archigregarinida передний конец вытянутого тела отделен от остальной части плавным сужением. Этот участок, с помощью которого паразиты могут и закрепляться в эпителии кишечника,

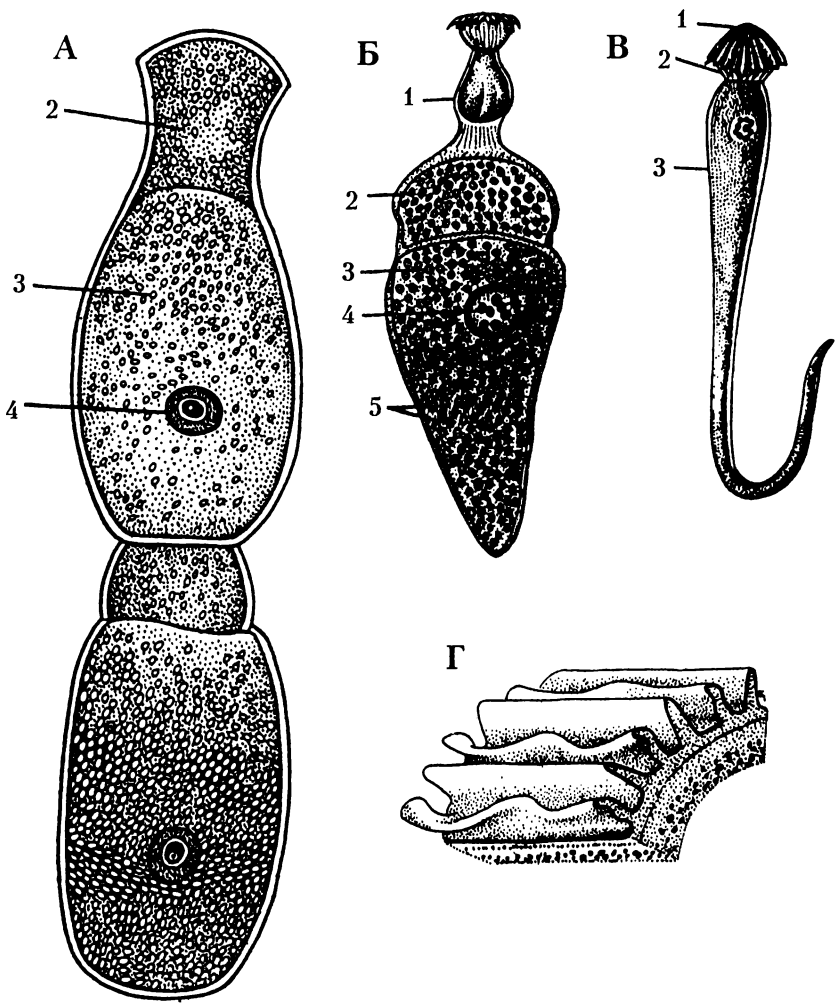


Рис. 18. Надтип Apicomplexa, тип Sporozoae. Представители класса Gregariniomorpha:
А — *Gregarina blattarum* (×300); два гамонта, объединенных в сизигий; Б — *Sciadophora phalangii* (×40); В — *Hoplorhynchus oligacanthus* (×200); *1* — эпимерит; *2* — протомерит; *3* — дейтомерит; *4* — ядро; *5* — гранулы парагликогена (Иванов и др., 1981); Г — эпицитарные выступы (ундулирующие складки) на поверхности пелликулы грегарины *Lecudina pellucida* (Заренков, 1988)

и использоваться для питания, называется мукроном. Подавляющее большинство настоящих грегарин полностью утратили мукрон, а тело их отчетливо подразделяется на два или три отдела. Передний конец грегарины преобразуется в так называемый эпимерит, при помощи которого паразит постоянно или временно, только на определенном этапе развития, закрепляется на стенке кишечника хозяина. Эпимерит всегда четко отделен от остального тела грегарины глубокой перетяжкой. Прикрепления происходит по принципу заякоривания. Форма эпимерита очень разнообразна. В одних случаях он может быть шаровидным, в других вытягиваться в длинный хоботок, глубоко погружающийся в ткани хозяина, иногда эпимерит превращается в настоящий «якорь», снабженный острыми зубцами, направленными назад. Следующее за эпимеритом тело трофозоита может быть либо цельным, либо состоять из двух отде-

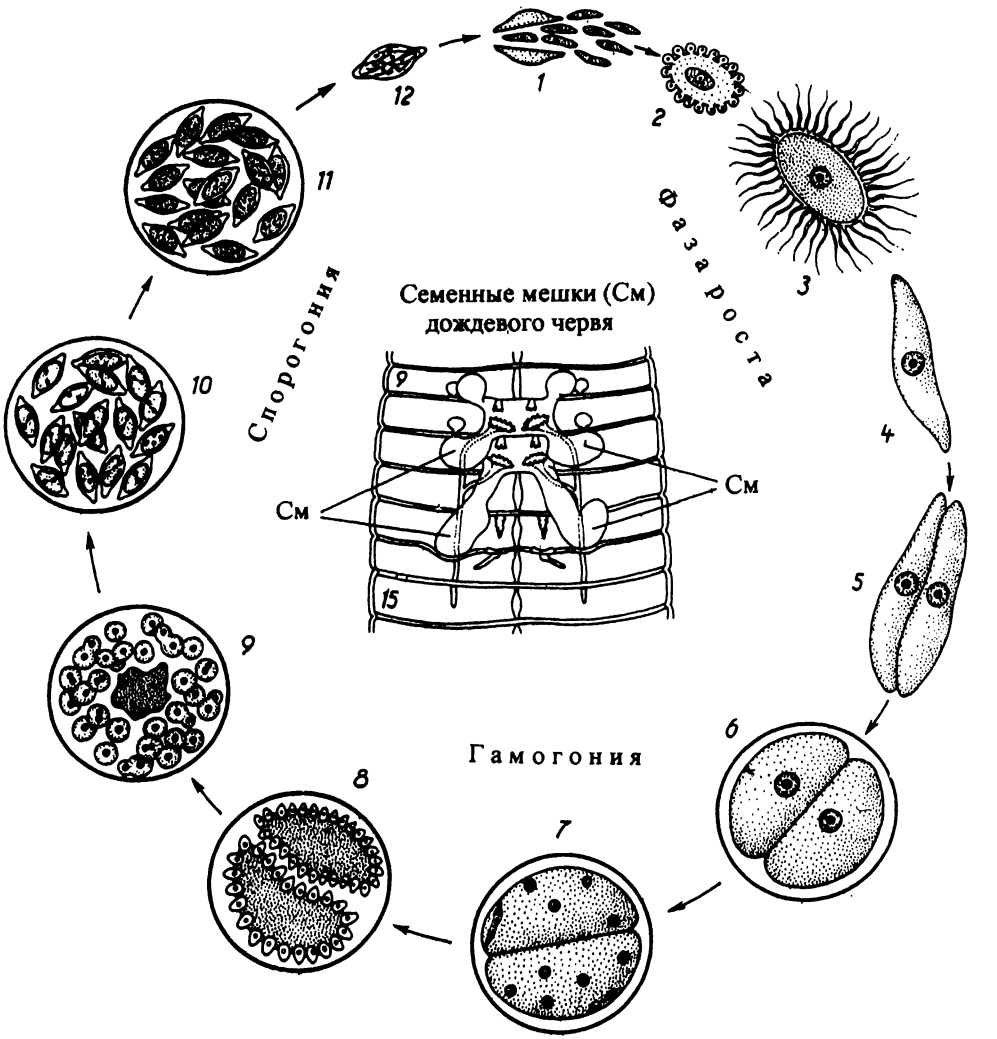


Рис. 19. Надтип Apicomplexa, тип Sporozoae. Представитель класса Gregariniomorpha Monocystis (жизненный цикл) (Grell, 1993):
Грегарина обитает в семенных мешках дождевого червя (См), изображенных в центре рисунка: *1* — спора с вышедшими из нее спорозоитами; *2–3* — развитие бластофора из спорозоита; *4* — гамонт; *5* — сизигий; *6* — гамонтоциста; *7* — увеличение числа ядер; *8* — образование гамет; *9* — копуляция гамет, зиготы; *10* — споры с двумя ядрами; *11* — споры с 4 или 8 ядрами; *12* — зрелые споры с 8 спорозоитами

лов — протомерита и дейтомерита. Протомерит значительно меньше дейтомерита и отделен от него отчетливо видимой перегородкой — септой.

Перемещение трофозоитов осуществляется благодаря ундулирующим движениям эпицитарных выростов, которые играют роль своеобразных плавников.

У подавляющего большинства грегаринид отсутствует такой важный компонент «триады», как бесполое размножение — мерогония. Поэтому трофозоиты превращаются в гамонтов, минуя стадию образования мерозоитов, что сопровождается очень характерным для грегаринид явлением — образованием сизигия. Это парная ассоциация зрелых гамонтов. Объединение гамонтов в сизигий служит первым этапом полового

процесса грегаринид. Различают четыре основных типа сизигиев: фронтальные, в которых гамонты соединяются передними концами тела; латеральные: партнеры взаимодействуют боковыми поверхностями тела; каудальные: гамонты соединяются задними концами тела; каудофронтальные, которые формируются благодаря прикреплению переднего конца тела одного из партнеров (сателлита), к заднему концу другого (примита). Время существования сизигия у разных грегаринид очень различно и зависит от конкретных условий их существования и особенностей биологии хозяина. В некоторых случаях в сизигий объединяются уже полностью сформированные гамонты и время существования сизигия ограничено буквально минутами до инцистирования партнеров и образования гамонтоцисты. В других объединяются ранние стадии развития трофозоита и развитие обоих трофонтов проходит в состоянии сизигия.

Считают, что именно переход к внеклеточному паразитированию, позволившему грегаринам достичь крупных размеров, послужил причиной исчезновения мерогонии с сопутствующей ей шизогонией, так как крупные грегарины могут сразу формировать большое количество — до нескольких сотен — женских гамет, количество которых и лимитирует численность инвазионных стадий.

Как упоминалось выше, завершение фазы свободного сизигия связано с формированием оболочки цисты, которая окружает обоих партнеров. Перед этим они округляются и теряют подвижность. Изменения эти необратимы. Начинается период гамогонии, так как под оболочкой цисты протекают процессы гаметогенеза. Он начинается с митотического деления ядер гамонтов. Происходит образование ядер двух типов: соматических (вегетативных) и генеративных. Первых сравнительно немного, они заметно крупнее по размерам и в дальнейшем сохраняются в остаточном теле. Вторые представляют собою ядра будущих гамет. Они значительно более многочисленны и обладают небольшими размерами. Вокруг генеративных ядер обособляются участки плотной цитоплазмы, которые в дальнейшем отпочковываются от гамонтов. Этим завершается формирование гамет. Неиспользованная цитоплазма с соматическими ядрами превращается в первичные остаточные тела. Количество гамет может сильно варьироваться как от вида к виду, так и в разных гамонтоцистах одного вида. Оно достигает иногда тысяч гамет. Важная особенность гаметогенеза грегаринид — образование равного числа гамет из каждого гамонта, входящего в состав сизигия. Это объясняется тем, что половой процесс грегаринид осуществляется в замкнутом и сравнительно небольшом объеме гамонтоцисты, где практически все гаметы имеют реальную возможность копулировать.

Копуляция грегарин может быть как изогамной, так и анизогамной. Первый способ наблюдается у сравнительно небольшого числа видов. Анизогамия распространена значительно шире, демонстрируя все переходы от случаев, когда она едва заметна, до появления глубоких различий в строении гамет.

Слияние гамет — копуляция — происходит в процессе их соединения боковыми сторонами. Это приводит к образованию зиготы — единственной диплоидной стадии в жизненном цикле грегарин. Она почти сразу же одевается плотной оболочкой, превращаясь в ооцисту постоянной формы, имеющей таксономическое значение. Она может тем или иным способом покидать организм хозяина, попадая во внешнюю среду, и служить для заражения других его особей. Внутри спороцисты очень быстро начинается процесс спорогонии. Сначала происходит мейоз, приводящий к образованию четырехядерной ооцисты. После этого каждое из ядер делится еще раз митотически. В это же время наблюдается дифференцировка цитоплазмы и формируются всего восемь спорозоитов, которые и служат для заражения (инвазии) следующего хозяина.

Грегарины, видимо, очень древние и специализированные паразиты. Их отношения с хозяевами в результате долгой совместной эволюции характеризуется отсут-

ствием внешних проявлений антагонизма. Однако специалисты склоняются к мнению, что это не мутуализм, характерный, например, для отношений между термитами и гипермастигидами. В данном случае налицо скорее неустойчивое равновесие, которое может нарушаться самыми разными причинами, вызывающими изменения физиологического состояния хозяина.

☐ Класс Coccidiomorphina

В состав класса входят преимущественно внутриклеточные паразиты беспозвоночных и позвоночных животных. Главной отличительной чертой этой группы от других споровиков служит процесс гамогонии. Женский гамонт (макрогамонт) дает начало только одной макрогамете. Ее формирование сопровождается накоплением в цитоплазме запасных питательных веществ и увеличением размеров (оогамия). Для мужского гамонта, наоборот, характерно многократное деление ядра. В результате один микрогамонт дает начало множеству микрогамет. Благодаря этому у Coccidiomorphina всегда развивается неравное число мужских и женских гамет, морфологически неодинаковых.

В состав класса входят шесть отрядов (Agamococcidiida, Protococcidiida, Adeleida, Coccidiida, Haemosporidia и Piroplasmida). Три последних имеют особенно важное практическое значение, так как к ним относятся многие возбудители тяжелых болезней человека и домашних животных. Представители отряда Coccidiida приурочены преимущественно к органам пищеварительной системы позвоночных и беспозвоночных. Гемоспоридии, или кровяные споровики, как называют представителей отряда Haemosporidia, являются кровепаразитами позвоночных животных. Пироплазмиды в настоящее время описаны у представителей всех классов позвоночных животных, однако наибольшее количество известных видов приурочено к млекопитающим. Они также кровепаразиты.

• Отряд Coccidiida (рис. 20)

Характерной чертой споровиков из этого отряда является то, что их гаметогенез происходит внутри клеток хозяина.

Жизненный цикл кокцидий начинается с заражения хозяина, проглотившего ооцисту со спорами и заключенными внутри них спорозоитами. Последние высвобождаются из цисты в кишечнике хозяина и внедряются в клетки кишечного эпителия. Для этого как раз и используется апикальный комплекс спорозоита. Главную роль здесь, видимо, играют роптрии, которые содержат так называемый белок проникновения. Спорозоит прорывает мембрану клетки и протискивается внутрь. Вокруг него образуется обширная паразитофорная вакуоль. После краткого роста спорозоит превращается в вегетативную стадию — трофозоит или шизонт. Его рост сопровождается увеличением количества микропор и общей интенсификацией обмена веществ у клетки хозяина. В конечном итоге зрелый шизонт оказывается в 100 раз крупнее спорозоита, проникнувшего в клетку. Шизонт размножается бесполым путем — шизогонией. Это довольно сложный процесс. Сначала происходит многократное деление ядра и шизонт становится многоядерным. Вокруг ядер обособляются участки цитоплазмы, образующие хорошо заметные выпячивания (наружные почки). В дальнейшем ядро каждой такой почки делится надвое и внутри нее закладываются два одноядерных тельца. Это — будущие мерозоиты. В течение некоторого времени они остаются связанными с центральной частью цитоплазмы шизонта, которая называется остаточным телом. Группа таких мерозоитов напоминает связку бананов или дольки апельсина. Полностью созревшие мерозоиты отрываются от остаточного тела, разрывают паразитофорную вакуоль и выходят в просвет кишечника. Там каждый мерозоит внедряется в еще не пораженные клетки

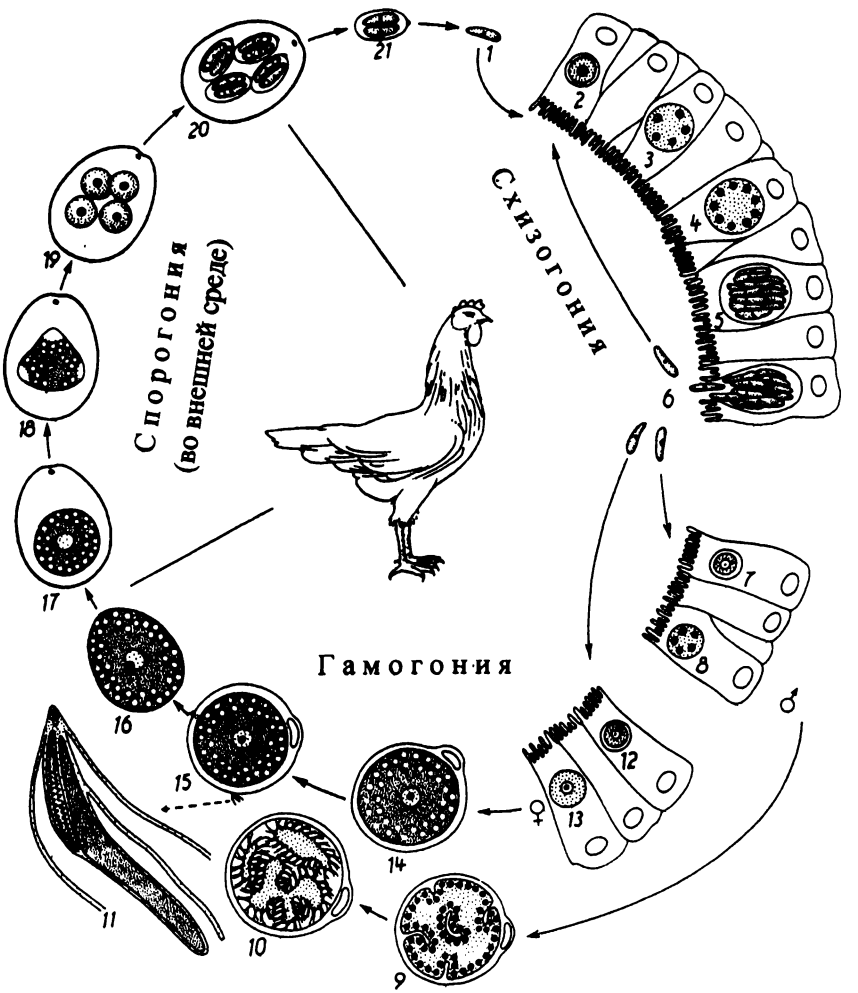


Рис. 20. Надтип Apicomrplexa, тип Sporozoae. Представитель класса Coccidiomorphina *Eimeria maxima* (жизненный цикл) (Grell, 1993):
Схизогония (*1–6*) и гамогония (*7–15*) протекают в кишечном эпителии курицы. Клетки хозяина со зрелым макрогамонтом (*14*) и делящимися микрогамонтами (*9, 10*) теряют связь с эпителием; *11* — увеличенная схема строения микрогаметы (ультрамикроскопическая картина); *15* — микрогамета проникает в клетку хозяина с макрогаметой; *16* — зигота; *17–20* — спорогония внутри ооцисты; *21* — зрелые споры с двумя спорозоитами

кишечника, давая начало новому поколению (генерации) мерозоитов. Этот процесс повторяется несколько раз, что приводит к усиленному самозаражению хозяина, резкому возрастанию общей численности паразитов в его кишечнике и может привести к его тяжелым поражениям и нарушениям нормального функционирования пищеварительного тракта. Наконец, после завершения одного из циклов шизогонии, мерозоиты меняют свои потенции, приобретают половую дифференцировку и, внедрившись в клетки хозяина, дают начало не шизонтам, а гамонтам. Начинается второй период триады — гаметогония.

Как упоминалось выше, для кокцидий характерна оогамия. Макрогамета уже на ранних стадиях своего формирования отличается своим непропорционально круп-

ным ядром. Она неподвижна и в итоге во много раз крупнее мелких подвижных микрогамет, снабженных жгутиками. Размеры макрогаметы колеблются от 10–15 до 35–90 мкм. Пределы ее роста в какой-то степени ограничены размерами клетки хозяина, вся цитоплазма которой в конце концов полностью вытесняется паразитом.

Микрогамонты на ранних стадиях плохо отличимы от молодых трофозоитов. Но они интенсивно растут, увеличиваясь в размерах в 80–400 раз. Рост сопровождается делением ядер, перемещающихся в поверхностный слой цитоплазмы; число их обычно во много раз больше, чем у многоядерного шизонта. Так, в микрогамонтах *Eimeria magna* образуется около 1000 ядер. Самый процесс формирования микрогамет осуществляется путем почкования. Каждое из ядер, вышедших на поверхность микрогамонта, представляет собой ядро будущей микрогаметы. Формирование ее начинается с развития кинетосомы, с которой связано образование жгутиков. Затем возле каждого ядра располагается крупная митохондрия. Само ядро очень сильно вытягивается в длину и в этом месте на поверхности микрогамонта появляется выпячивание (почка). Почти сформированные микрогаметы некоторое время остаются связанными с остаточным телом своими передними концами, а затем отрываются.

Размеры сформированной микрогаметы не превышают 5–8 мкм. Передний конец уплотнен и представляет собой перфораторий — приспособление, облегчающее процесс внедрения в макрогамету. В передней трети микрогаметы располагается крупная митохондрия и две кинетосомы, от которых отходят длинные направленные назад жгутики. Почти весь объем занят сильно вытянутым ядром, вокруг которого обособляется тонкий слой цитоплазмы.

После проникновения микрогаметы в цитоплазму макрогаметы, слияние ядер происходит не сразу. Ему предшествует образование оболочки спороцисты. Это признак перехода к последнему этапу триады — спорогонии. Она, как правило, происходит уже вне организма хозяина. Ооциста, представляет собой расселительную стадию, которая может длительное время существовать во внешней среде.

Первое деление зиготы — редукционное. Далее следуют митотические деления. Количество спор внутри ооцисты может быть разным. У представителей наиболее известного рода *Eimeria* их 4. Разным может быть и количество заключенных в спорах спорозоитов.

Кокцидии относятся к числу очень патогенных паразитов, вызывающих тяжелые, часто смертельные заболевания. В случаях сильного заражения хозяина нарушается нормальное функционирование кишечника, иногда возникают кровавые поносы. Больные животные теряют аппетит, худеют, слабеют, перестают двигаться. Через несколько дней после начала заболевания наступает смерть. Особенно сильно поражается молодняк, поголовное заражение которого и массовая гибель — довольно частое явление в кроличьих и птицеводческих хозяйствах, если в них не соблюдаются необходимые меры профилактики. Как выяснилось в последние годы, именно заражение некоторыми видами кокцидий легких человека становится непосредственной причиной гибели людей, заболевших СПИДом.

• Отряд Haemosporidia

К кровяным споровикам относятся представители типа Sporozoae, паразитирующие в кровеносном русле позвоночных животных. Жизненный цикл у этих споровиков осуществляется путем смены хозяев, которыми служат различные кровососущие насекомые из отряда Diptera, то есть он гетероксенный. Еще одним существенным признаком этой группы служит то, что для всех ее представителей характерен внеклеточный гаметогенез.

В состав отряда входят четыре семейства со сравнительно небольшим количеством видов: Plasmodiidae, Haemoproteidae, Garniidae и Leucocytozoidae. Наиболее из-

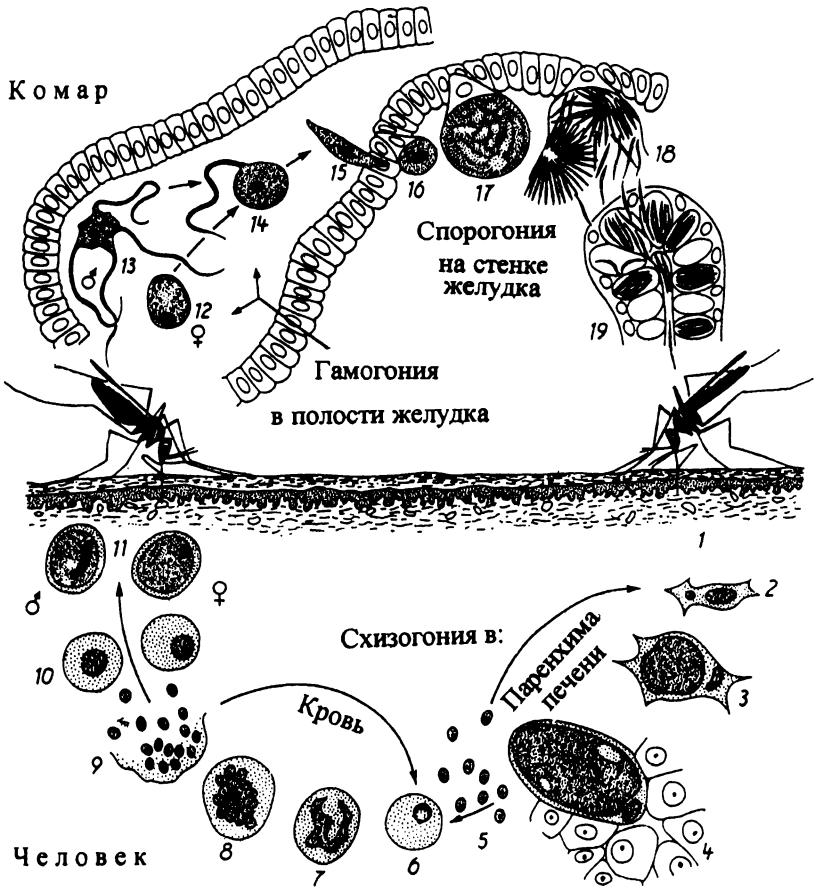


Рис. 21. Надтип Apicomplexa, тип Sporozoae. Представитель класса Coccidiomorphina *Plasmodium vivax* (Haemosporidia) (жизненный цикл) (Crell, 1993).
Схизогония в организме человека начинается в клетках паренхимы печени (*1–5*), затем в эритроцитах (*6–9*), *10*, *11* – гамонты (гаметоциты). Гамогония и спорогония протекают в комаре *Anopheles*: *12* – макрогамета; *13* – деление микрогамонта на 4 микрогаметы; *14* – копуляция; *15* – подвижная зигота (оокинета); *16–18* – рост и развитие ооцисты с спорозоитами; *19* – проникновение спорозоитов в слюнную железу комара

вестны представители первого семейства с единственным родом *Plasmodium*. В его состав входят около 100 видов, паразитирующих у млекопитающих, птиц и рептилий.

Четыре вида плазмодиев: *Plasmodium vivax*, *Pl. falciparum*, *Pl. malariae* и *Pl. ovale* встречаются у человека. Все они вызывают тяжелые заболевания, известные под общим названием малярия.

Жизненные циклы всех гемоспоридий облигатно-гетероксенные, то есть для их осуществления требуется обязательная смена хозяев. В процессе этого происходит смена нескольких поколений паразита, сильно различающихся по своему строению и функции. Позвоночные животные служат промежуточным хозяином, так как в них развиваются бесполые стадии жизненного цикла. Половой процесс приурочен к организму насекомого-переносчика, который, следовательно, является основным хозяином (рис. 21).

Жизненный цикл состоит из трех основных этапов: экзоэритроцитарной шизогонии — бесполого размножения в клетках внутренних органов позвоночного хозяина;

эндоэритроцитарной шизогонии — размножения в эритроцитах позвоночного хозяина и, наконец, развития паразита в переносчике. Эти три этапа не совсем совпадают с фазами знаменитой триады споровиков, поскольку первые два этапа соответствуют первой фазе — мерогонии, а третий — гамогонии и спорогонии.

Переносчики в процессе питания вносят в организм (инокулируют) в промежуточного хозяина спорозоиты. Первый этап паразитирования протекает внутри клеток внутренних органов. У птиц это ретикулоэндотелиальная ткань, то есть клетки, выстилающие внутренние стенки капилляров, составляющих основу кроветворных органов, и многие другие клетки, характеризующиеся высокой фагоцитарной активностью. У человека спорозоиты поражают клетки печени. Внутри клеток этих органов из спорозоита начинает развиваться трофозоит, называемый экзоэритроцитарным меронтом или криптозоитом (от греческого слова «криптос» — тайный). Их размножение внутри клеток представляет собой первичную экзоэритроцитарную шизогонию. Большая часть образовавшихся в результате нее мерозоитов внедряются уже в эритроциты, давая начало эндоэритроцитарным стадиям, но у многих видов часть из них опять внедряются в клетки тканей, где могут поддерживать свою численность в течение долгого времени. Они называются фанерозоитами. Периодически повторяющееся размножение фанерозоитов составляет так называемую вторичную экзоэритроцитарную шизогонию.

Спорозоиты и мерозоиты — расселительные стадии гемоспоридий — довольно схожи по своему строению. Спорозоиты представляют собой удлиненные веретеновидные тела, длина которых в среднем варьируется в пределах 7–16 мкм, а ширина составляет около 1 мкм. Их организация довольно консервативна и мало отличается у всех гемоспоридий. Органеллы спорозоитов и мерозоитов можно разделить на две группы: общего и специального назначения. К первой группе прежде всего относятся ядро, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум и рибосомы. Органеллы специального назначения (весь комплекс, связанный с покровами: тройная мембрана, субпелликулярные микротрубочки, микропоры, а также все органеллы апикального комплекса) способствуют внеклеточному существованию паразита, а также для проникновения его в клетку-хозяина. Одна из характерных особенностей тонкой организации спорозоитов и мерозоитов гемоспоридий — отсутствие коноида. Мерозоиты обычно имеют овальную или округлую форму. Их диаметр, как правило, не превышает 2 мкм.

Спорозоиты и мерозоиты, проникнув в клетку-хозяина, превращаются в трофозоита. Некоторые мерозоиты при этом дают начало гаметоцитам. Проникновение не сопровождается нарушением мембраны клетки. Она как бы вдавливается под нажимом мерозоита. На последней стадии проникновения мембрана эритроцита смыкается, а паразит оказывается заключен в паразитофорную вакуоль, выполняющую роль своеобразного буфера, создавая необходимые условия для развития меронтов, мерозоитов и гаметоцитов. Процесс трансформации спорозоитов и мерозоитов в трофозоиты включает быструю дегенерацию внутреннего мембранного комплекса, субпелликулярных микротрубочек, полярных колец, роптрий и микронем.

В кровяном русле позвоночного животного проходит еще несколько циклов эндоэритроцитарной шизогонии, что приводит к лавинообразному увеличению численности паразитов.

Превращение мерозоита в трофозоит сопровождается и существенными визуальными изменениями, заметными в световой микроскоп. Паразит округляется; его размеры составляют 1–2 мкм. Возле ядра появляется крупная вакуоль, которая быстро увеличивается в размерах. Ядро при этом смещается на периферию, а сама цитоплазма приобретает вид тонкого обода. Эта очень характерная фаза развития трофозоита получила название стадии кольца.

Питание трофозоитов осуществляется путем поглощения и переваривания содержимого цитоплазмы клетки-хозяина. Для эритроцитарных трофозоитов одним из основных компонентов питания служит гемоглобин. Побочным продуктом переваривания гемоглобина является так называемый «малярийный пигмент» (гемозоин). Он содержит железосодержащую часть гемоглобина, которую плазмодии переварить не могут. Пигмент упаковывается в вакуолях, окруженных мембраной. Количество, форма, расположение и цвет гранул имеют таксономическое значение.

Вслед за периодом активного роста трофозоиты претерпевают деление ядра, превращаясь в меронты. Деление ядра осуществляется путем закрытого внутриядерного плевромитоза. При этом сохраняется целостность оболочки ядра, а полуверетена дробления прикрепляются изнутри к ядерной оболочке.

Количество циклов бесполого размножения в тканях сильно варьируется у разных видов. У человека имеется только один цикл первичной шизогонии. Из криптозоитов плазмодиев образуются десятки тысяч мерозоитов.

В конце концов часть образующихся мерозоитов, внедряясь в эритроциты, дают начало микро- и макрогамонтам. Их количество должно быть очень большим, чтобы при любом случайном укусе комара была достаточна высока вероятность того, чтобы в выпитой капельке крови оказались как минимум один микро- и один макрогамонт, так как дальнейшее развитие гамонтов осуществляется в организме насекомого переносчика. Там в полости желудка образуются гаметы и происходит копуляция. Зигота сохраняет подвижность, из-за чего получила название оокинеты. Последние внедряются в стенку кишечника комара и на ее наружной поверхности превращаются в округлую ооцисту. Дополнительные защитные образования — споры — у гемоспоридий отсутствуют. Процесс спорогонии, начинающийся мейозом, происходит в полости ооцисты и завершается образованием огромного числа спорозоитов, которые через разрыв стенки ооцисты попадают в полость тела комара. Оттуда они мигрируют в клетки слюнных желез. При питании переносчика на теле позвоночного-хозяина спорозоиты вместе со слюной инокулируются в его кровь.

Сроки развития первичных экзоэритроцитарных шизонтов, соответствующих скрытому течению заболевания, различаются у разных видов, но для каждого вида они относительно постоянны. Появление первых мерозоитов в кровяном русле у *Pl. vivax* наблюдается через 8 дней после заражения, у *Pl. falciparum* через 5,5 дней.

Следующая форма существования, выделяющаяся морфологически, — гаметоциты и гамонты. Они лежат внутри паразитофорной вакуоли, почти вплотную прилегающей к пелликуле гаметоцита. Пелликула состоит из почти непрерывной плазмаллеммы и внутреннего мембранного комплекса, образованного двумя мембранами. Наличие внутреннего мембранного комплекса — характерная черта строения пелликулы гаметоцитов, отличающая их от трофозоитов и меронтов. У некоторых видов плазмодия обнаруживаются субпелликулярные трубочки. Микропоры имеются и функционируют. Ядра микрогаметоцитов заметно крупнее, чем макрогаметоцитов и не содержат ядрышка. Кроме того, у них отсутствует аппарат Гольджи.

Процесс гаметогенеза у гемоспоридий очень сложен. В течение нескольких секунд после стимуляции соответствующими веществами гаметоциты округляются и покидают зараженные клетки. Макрогаметоциты, освободившиеся от клетки хозяина, фактически становятся макрогаметами. Процесс формирования микрогамет значительно сложнее. В ядре округлившегося микрогаметоцита очень быстро появляется веретено дробления. Ядро делится дважды и формируется 8 ядер. Кинетосомы появляются в цитоплазме и дают начало аксонемам обычного строения (9+2). Собственно формирование микрогамет происходит путем вытягивания из тела гаметоцита в тех местах, где прерывается внутренний мембранный комплекс. Эта стадия получила название эксфлагелляция. Каждая аксонема вместе с кинетосомой выпячивается нару-

жу и одевается плазмалеммой микрогаметоцита. В образовавшийся вырост заходит вырост ядра. Сформированная микрогамета содержит одну аксонему и одно ядро. Других органелл нет. Микрогаметы очень активно передвигаются путем змеевидных изгибаний тела.

После копуляции и образования зиготы наблюдается краткий период покоя, после чего происходит превращение зиготы в оокинету — крайне узко специализированную стадию, ответственную за проникновение паразита из содержимого средней кишки переносчика через стенку кишечника к месту спорогонии под базальной мембраной стенки кишечника. Формирование оокинеты происходит после делений мейоза и сопровождается развитием апикального комплекса, в котором, в отличие от расселительных стадий, имеется и коноид. Сформированные оокинеты представляют собой удлиненные тела, длина которых у разных видов варьируется в пределах 7–30, а ширина — в пределах 2,5–7 мкм. Оокинета на своем пути через стенку кишечника проникает сквозь эпителиальные клетки, но паразитофорной мембраны вокруг нее не образуется. Возможно, для перфорации клеточных стенок и необходим коноид.

Оокинеты, достигнув места спорогонии вблизи базальной мембраны средней кишки переносчика, округляются, превращаясь в ооцисту. В это время в ней идет быстрая разборка апикального и внутреннего мембранного комплексов и субпелликулярных микротрубочек. Сформировавшаяся ооциста окружена только плазмалеммой бывшей оокинеты, а поверх нее — толстым слоем (до 1 мкм) аморфного материала, в состав которого входят полисахариды. Эта капсула формируется из материала беспозвоночного хозяина. После разборки механизмов проникновения и функционирования оокинеты начинается активное деление ядра и митохондрий. Ядра расходятся на периферию, распределяясь под плазмалеммой. В этих местах цитоплазма образует выступы-«почки», внутрь которых проникает ядро. Размеры спорозоитов увеличиваются, а остаточное тело внутри ооцисты уменьшается. Окончательное формирование спорозоитов завершается уже в слюнных железах, где у них появляется апикальный комплекс.

На этом жизненный цикл малярийного плазмодия завершается: он готов к заражению следующего промежуточного хозяина.

- **Отряд Piroplasmida**

Отряд Piroplasmida — очень своеобразная группа простейших, систематическое положение которых долгое время оставалось неясным. Лишь ультрамикроскопические исследования, обнаружившие у них апикальный комплекс, позволили окончательно убедиться в их принадлежности к надтипу Apicomplexa.

Все пироплазмиды — внутриклеточные паразиты. Они обладают гетероксенным жизненным циклом. В позвоночных животных паразиты поселяются в эритроцитах и клетках ретикулоэндотелиальной ткани. У переносчиков, которыми чаще всего бывают иксодовые или аргазовые клещи, они поражают клетки различных внутренних органов. У пироплазмид не обнаружен половой процесс. Инвазионным началом у них служат мелкие одноядерные тельца, которые инокулируются переносчиком-клещом в кровяное русло позвоночного хозяина. Их называют спорозоитами, хотя они образуются в результате шизогонии (то есть процесса бесполого размножения), а не спорогонии.

К отряду Piroplasmida относятся возбудители очень серьезных и опасных заболеваний домашних животных. Все эти заболевания наносят огромный ущерб животноводству. Особенно широко они распространены в районах с теплым климатом, приобретая характер опустошительных эпизоотий. Экономические потери обусловлены не только падежом скота, но и резким снижением его продуктивности. Например, у переболевших коров надои полностью уже не восстанавливаются.

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ПРОСТЕЙШИХ ИЗ НАДТИПА APICOMPLEXA

Простейшие из надтипа Apicomplexa — цельная и единая по своему происхождению группа. Для них характерна общность плана организации, которая легко прослеживается у всех представителей надтипа несмотря на то, что среди его представителей есть и свободноживущие активно нападающие хищники, и полостные, кишечные и внутриклеточные паразиты, а среди последних — гомо- и гетероксенные формы, демонстрирующие сложнейшие жизненные циклы со сменой хозяев и сложные комплексы приспособлений к их анатомии и биологии.

Все это многообразие имеет своей исходной морфогенетической базой монадный план организации активного хищника, специализированного для нападения на сравнимую с ним по размерам добычу. Для ее поедания у хищника развились специальные органеллы, необходимые для перфорации покровов жертвы, что давало доступ к ее цитоплазме. Эти органеллы образуют модуль (то есть совокупность морфоанатомических структур, объединенных выполнением определенных функций), названный апикальным комплексом. У свободноживущего хищника это приспособления, необходимые для перфорации покровов (рострум с коноидом), для лизиса (растворения) цитоплазмы жертвы (роптрии) и клеточный рот с мукрональными вакуолями, который необходим для потребления сразу большого количества пищи (относительно размеров хищника). Благодаря этому предок споровиков, видимо, очень похожий на современных *Spiromonas*, оказался преадаптирован (как бы заранее приспособлен) для перехода к паразитированию. Действительно, легко себе представить, как захваченный вместе с пищей и водой спиромонас попадает в желудок будущего хозяина и продолжает там атаковать клетки его пищеварительного тракта. Это и привело к возникновению внутриклеточного паразитизма, следы которого имеются во всех группах споровиков. У некоторых из них они сохранились в качестве рекапитуляции (как, например, у грегарин или малярийного плазмодия).

В пределах надтипа наблюдается большое разнообразие адаптаций, обеспечивающих реализацию жизненных циклов паразитов, среди которых выделяется комплекс, названный остроумно «триадой Sporozoa»: смена поколений, размножающихся половым или бесполым путем. Этот механизм позволяет свести к минимуму риск разрыва жизненного цикла с помощью лавинообразного наращивания численности расселительных стадий жизненного цикла как внутри данного хозяина, так и при заражении других особей. Это явление, будучи одной из разновидностей заботы о потомстве, в принципе характерно практически для всех паразитических животных. Оно называется «правилом большого числа». Однако у паразитических представителей Apicomplexa оно, возможно, выражено ярче, чем у других паразитических животных.

НАДТИП CHROMOPHYTA

Тип Slopalinata

Класс Opalinatea

Положение этой группы долгое время оставалось неясным. Наличие большого количества ундулиподий заставляло объединять их одно время с инфузориями (см. ниже), однако отсутствие у опалин ядерного дуализма , то есть разных по строению и функциям ядер, не позволяло это сделать. Лишь в последнее время ультрамикроскопические исследования позволили обнаружить в строении покровов клетки и жгутика (в частности, наличие в его переходной зоне двойной спирали) черты, сближающие опалин с хромофитовыми водорослями. Однако все представители класса — об-

лигатные паразиты, преимущественно амфибий, то есть гетеротрофные животные. Это и заставляет изучать их в рамках зоологии беспозвоночных. Наиболее известны представители рода *Opalina*, в огромных количествах встречающиеся в заднем отделе кишечника лягушек. Это очень крупные простейшие, достигающие 1 мм.

Строение тела и жизненный цикл опалин удобнее всего изучать на примере наиболее обычной в травяных лягушках средней полосы нашей страны *Opalina ranarum*. Она имеет плоское листовидное не вполне симметричное тело, которое косо срезано спереди и закруглено сзади. Поверхность тела покрыта многочисленными жгутиками. Их количество измеряется многими тысячами. Они расположены продольными и несколько S-образно изгибающимися рядами. Хорошо разграничены эндоплазма и эктоплазма. Последняя образует кортекс. Находящиеся в кортексе кинетосомы каждого жгутика связаны с лежащей впереди кинетосомой того же ряда (кинеты) двумя поперечно исчерченными филаментами — дериватами кинетосомы. Оба деривата, подходя к соседней кинетосоме ряда, истончаются и сливаются своими суженными концами. Между ресничными рядами поверхность тела опалины образует высокие гребни. В них проходят ряды микротрубочек, которые не имеют связи с кинетосомами. Эта конструкция образует своеобразный цитоскелет.

Все представители класса — полиэнергидные простейшие. Число ядер колеблется у одной особи от двух до десятков. У *O. ranarum* оно может достигать 100 и более. Как правило, все ядра диплоидные и имеют одинаковые размеры. Правда, имеются сведения, что в некоторых популяциях *O. ranarum* наряду с мелкими диплоидными простейшие имеют крупные полиплоидные ядра, то есть наблюдается некоторый гетероморфизм ядерного аппарата.

Опалины лишены цитостома и питаются всей поверхностью тела. На дне пелликулярных складок обнаруживаются пиноцитозные пузырьки.

Деление клетки у *Opalina* косое. Борозда деления совпадает с направлением пелликулярных борозд. У другого представителя опалинид — *Protopalina*, имеющего значительно более сложный цитоскелет, деление клетки поперечное.

Жизненный цикл опалин довольно сложен и в нем имеется еще ряд неясностей. Он приближается по типу к жизненному циклу с гаметической редукцией, хотя некоторыми своими чертами напоминает жизненный цикл с промежуточной редукцией (рис. 22).

В кишечнике взрослой лягушки обитают вегетативные особи — агамонты с диплоидными ядрами. Они многократно делятся монотомически, то есть после каждого деления претерпевают период роста и возвращения к облику взрослой особи. Раз в году, в период, предшествующий созреванию гонад у лягушек, и, как полагают, под влиянием ее половых гормонов, агамонты начинают делиться палинтомически, то есть без периода роста. В результате этого после каждого деления размеры дочерних особей уменьшаются. Это сопровождается редукцией генома — уменьшением числа ядер. На стадии трехъядерной особи происходит ее инцистирование и образовавшиеся гамонтоцисты выпадают из лягушки во время икрометания на дно водоема. Там они лежат до тех пор, пока не будут проглочены головастиками. В их кишечнике из цисты выходит трехъядерный гамонт. У него через некоторое время разрушаются два ядра, а оставшееся претерпевает мейоз. Образуются мужские и женские гаметы, отличающиеся по размерам (анизогамия). Они копулируют. Зиготы инцистируются и с фекалиями покидают кишечник головастика. Будучи съеденными взрослыми особями лягушки, они выходят из цист в задних отделах их пищеварительного тракта и развиваются в многоядерные агамонты. Следовательно, вегетативный период жизненного цикла опалины протекает во взрослой особи хозяина, а половой процесс — у личинки. Исходя из этого, можно считать именно головастика окончательным хозяином, а взрослую лягушку — промежуточным.

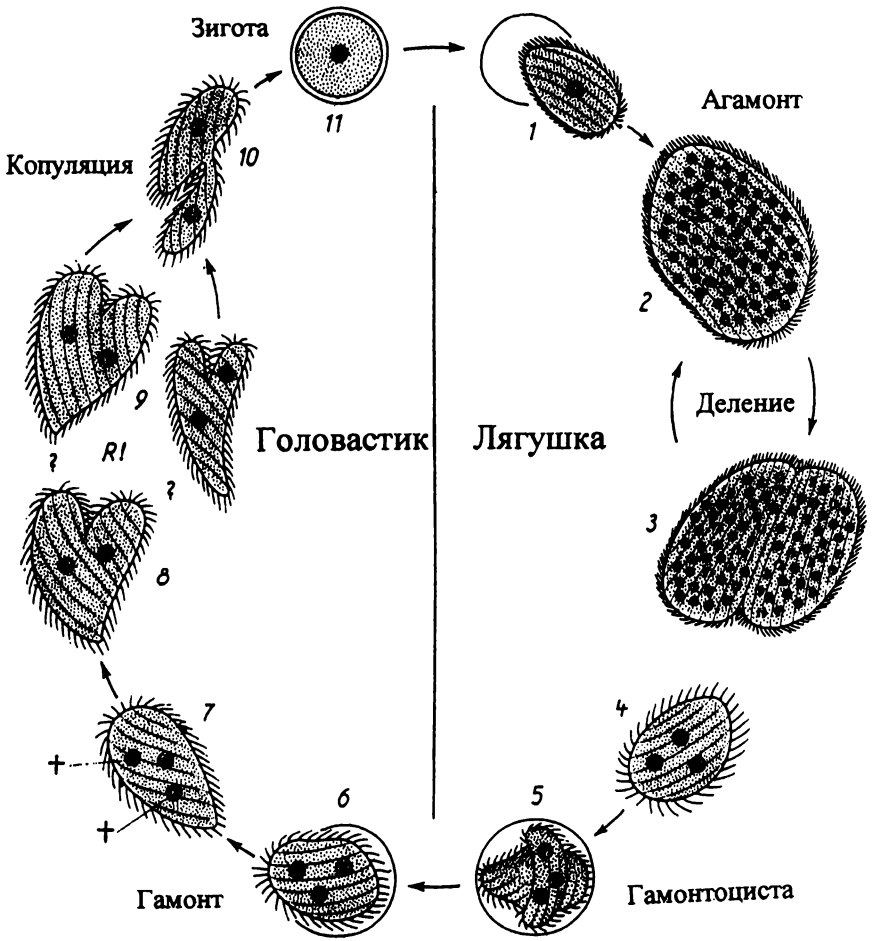


Рис. 22. Надтип Chromophyta, тип Slopalinata. Жизненный цикл *Opalina ranarum* (Grell, 1993). Развитие в лягушке (*1–5*) и в головастике (*6–11*). Пояснения в тексте

НАДТИП CILIOPHORA

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В состав надтипа входит единственный тип Ciliata, или инфузории. Вместе с амебами инфузории — наиболее известная широкому кругу людей группа простейших. Это связано с тем, что именно инфузории — первые простейшие, которые были обнаружены еще А. Левенгуком из-за их относительно крупных размеров. Но и вне связи с этим инфузории — одна из крупнейших групп среди простейших. По данным разных авторов она насчитывает от 5500 до 7500 исключительно гетеротрофных видов, среди которых представлены свободноживущие и паразитические, прикрепленные, свободноплавающие, взвешенные в толще воды, а также передвигающиеся по субстрату; одиночные и колониальные; пресноводные, солоноватоводные и морские.

Размеры тела инфузорий варьируются в очень широких пределах: от 30–40 мкм до 3 мм. Они, впрочем, не выходят за границы общей амплитуды размеров других

простейших, относящихся к монадному плану организации. Однако средние размеры инфузорий составляют примерно 123 мкм, что в два с половиной раза больше средних размеров прочих монадных простейших (46,8 мкм). Это следствие облигатной (обязательной) полиэнергидности инфузорий. Заметно превышают инфузории прочих жгутиконосцев по развиваемой ими скорости движения. Абсолютные скорости у них варьируются от 200 до 3740 мкм/мин (у прочих жгутиконосцев — 30–325), а относительные — 0,7–53 длин тела в секунду (у прочих жгутиконосцев 0,25–8,7). Такие скорости (самые высокие среди простейших) достигаются благодаря присущим только инфузориям локомоторным органеллам.

Форма тела инфузорий отличается постоянством и неизменностью, что как раз и обусловлено развитием мощного локомоторного аппарата, требующего наличия прочных покровов тела (см. выше), и варьируется в очень широких пределах внутри типа. Для большинства видов, даже прикрепленных, характерна бóльшая или меньшая диссиметрия. Это касается и формы самого тела, и расположения на его поверхности локомоторных и других органелл (цитостом и др.).

Как и большинство простейших, тело инфузорий прозрачно и его окраска, если она имеется, обусловлена окраской пищевых вакуолей. Особенно этим выделяется питающаяся цианобактериями инфузория *Nassula ornata*. В ее эндоплазме содержится большое количество разноцветных вакуолей. Их цвет в процессе переваривания изменяется от сине-зеленого до зеленого, оливкового и золотисто-желтого. Встречаются также темно-коричневые и фиолетовые тона.

ПОКРОВЫ

Покровы инфузорий всегда сложно устроены (рис. 23). Уже в световой микроскоп можно выделить периферический слой цитоплазмы, называемый кортексом. Электронный микроскоп позволяет обнаружить, что у инфузорий имеется четыре типа пелликул и два типа кутикул. Они всегда более или менее сложно устроены и состоят из одной или двух двойных мембран: внешней и внутренней, разделенных просветом, и лежащим под ними слоем плоских пузырьков (альвеол). Отличия между разными типами пелликул обусловлены появлением некоторых дополнительных мембран и степенью упорядоченности альвеол альвеолярного слоя. В дополнение к этому пелликула скульптурирована, то есть образует закономерно чередующиеся утолщения, образующие правильный рельеф на ее поверхности. У *Paramecium caudatum* — это правильно расположенные шестиугольники. Кутикулами у инфузорий называются покровы, обладающие особой механической прочностью. Они встречаются, как правило, у высших инфузорий и представляют собой, например, поверхностную мембрану с альвеолярным слоем (то есть собственно пелликулу), которую подстилает мощный слой видоизмененной цитоплазмы — эпиплазма. В других случаях эпиплазма может быть армирована двойным слоем упорядоченных микротрубочек, под которыми располагается мощный слой микрофиламентов.

К покровам приурочены специальные органеллы нападения и защиты — экструсомы. У инфузорий известны 12 типов экструсом разного строения, выполняющих разную функцию. Широко распространены мукоцисты — пузырьки, выделяющие наружу слизистый секрет. У хищных инфузорий встречаются токсицисты — ядовитые органеллы в виде трубок, телескопически вложенных друг в друга. Удлиняясь, они поражают жертву. Широко распространены трихоцисты, которые при выстреливании превращаются в длинную белковую нить. Встречаются книдоцисты — капсулы, выбрасывающие стрекательную нить. У некоторых инфузорий имеются несколько типов экструсом. Так, хищная инфузория *Didinium nasutum*, охотящаяся на инфузорию туфельку (*Paramecium caudatum*), уже на расстоянии 8 длин своего тела выстреливает в добычу токсицистой, поражая ее, а затем специальной экструсомой,

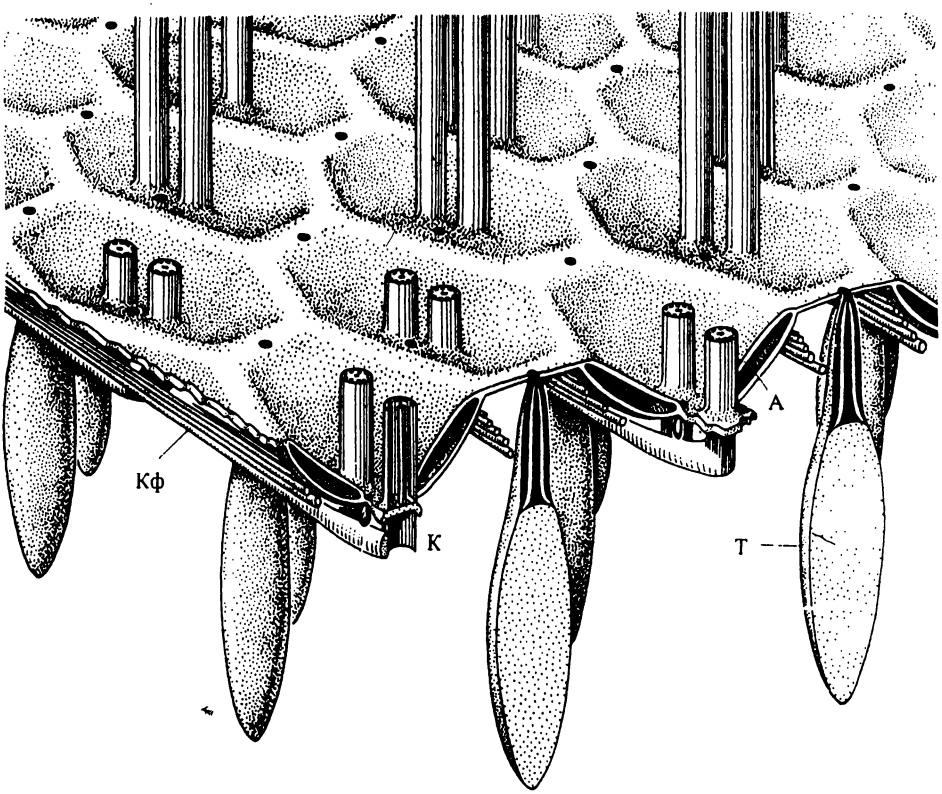


Рис. 23. Тип Ciliata. Схема строения пелликулы (Grell, 1993):
А — альвеолы; К — кинетосомы; Кф — кинетосомальные фибриллы; Т — трихоцисты

обнаруженной только у инфузорий этого рода (пексицистой), также на расстоянии ее заякоривает.

ЛОКОМОТОРНАЯ СИСТЕМА ИНФУЗОРИЙ

Локомоторный аппарат представлен ресничным покровом и всей совокупностью органелл, обеспечивающих работу ресничек (эктоплазматической фибриллярной системой). Этот сложнейший комплекс органелл вместе с ядерным аппаратом, о котором речь будет идти ниже — уникальный набор из двух морфологических систем, приведших инфузорий к процветанию и обеспечивших неповторимость этой группы среди других простейших. Поэтому можно дать следующее определение типу Ciliata: *инфузории — это группа простейших, обладающих ядерным дуализмом* (ядерный дуализм — см. ниже) *и во взрослом или личиночном состоянии имеющих реснички, связанные с эктоплазматической фибриллярной системой.*

Каждая из ресничек ресничного покрова представляет собой типичную ундулиподию монадных простейших, состоящую из флагеллоподии и кинетосомы. Реснички не разбросаны беспорядочно по всей поверхности тела инфузории. Они образуют ряды из одиночных или сдвоенных ундулиподий (см. рис. 23), которые называются кинетами. Вся совокупность кинет данной инфузории — кинетом. Кроме этого, отличием инфузорий от других простейших с монадным типом организации состоит в существовании у них в кортикальном слое цитоплазмы правильно построенной сети

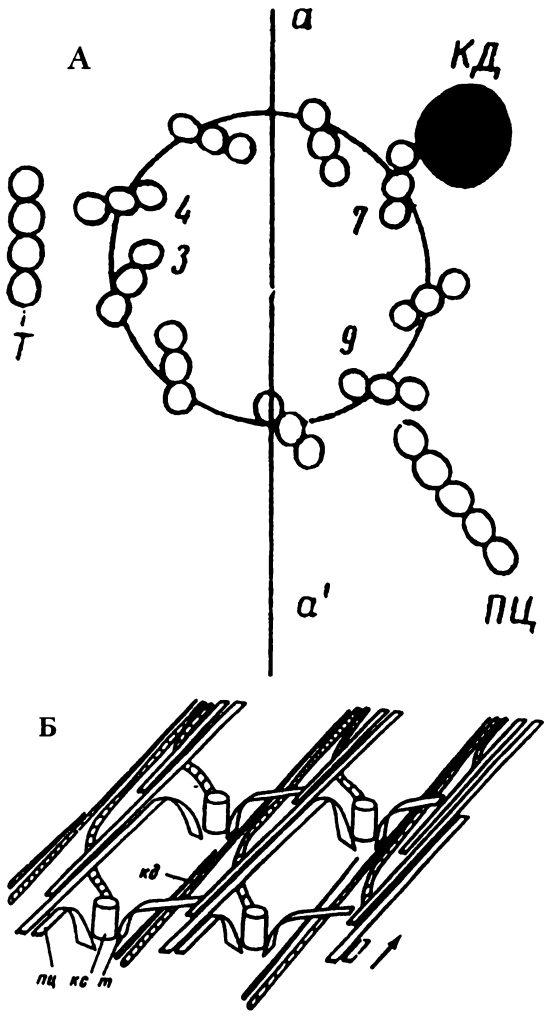


Рис. 24. Эктофибриллярная система инфузорий (ЭФС): А — схема строения кинетосомы инфузории с их стандартным набором дериватов (поперечный разрез; Герасимова и Серавин, 1976); Б — один из главных типов организации ЭФС у инфузорий, считающийся для них исходным (Герасимова, 1989); аа′ — продольная ось кинеты; ПЦ — постцилиарная фибрилла; Т — трансверсальная фибрилла; КД — кинетодесмальный филамент; цифрами обозначены номера триплетов кинетосомы; стрелка направлена к переднему концу тела

из микрофибрилл и микрофиламентов. Они объединяют кинетосомы отдельных ресничек и в конечном итоге весь кинетом данной инфузории в единый морфологический комплекс. Именно он называется эктоплазматической фибриллярной системой (ЭФС — рис. 24).

Все структурные элементы, входящие в ЭФС, прямо или косвенно связаны с кинетосомами ресничек и являются их дериватами (производными). Среди довольно многочисленных дериватов, к которым относятся, например и субпелликулярные трубочки, образующие цитоскелет жгутиконосцев, у инфузорий выделяется стандартный набор, который для них очень характерен. Он состоит из комплексов фибрилл и филаментов. Каждая фибрилла представляет ленту параллельно лежащих микротрубочек, тогда как филамент состоит из пучка тесно спаянных микрофиламентов (белковых нитевидных структур). В состав стандартного набора входят постцилиарная фибрилла (ПЦ-фибрилла), трансверсальная фибрилла (Т-фибрилла) и кинетодесмальный филамент (КД-филамент). У тех инфузорий, у которых кинетосомы данной кинеты объединяются в пары, сохраняется только один общий для них набор стандартных дериватов. Элементы этого набора распределяются всегда таким образом: Т-фибрилла принадлежит передней кинетосоме, а ПЦ-фибрилла и КД-филамент отходят от задней кинетосомы, входящей в состав пары.

Для того чтобы можно было точно определять исходные пункты на кинетосоме, от которых берут начало дериваты, французский протозоолог Грэн разработал систему нумерации триплетов кинетосомы. Он предложил обозначить № 1 триплет, находящийся в кинетосоме сзади и лежащий на продольной оси кинеты. Эта ось проходит через один задний триплет и между двумя передними. Далее триплеты нумеруются последовательно по часовой стрелке, если рассматривать кинетосому с проксимального (то есть ближайшего к основанию флагеллоподии) конца (рис. 24 А).

Благодаря применению этой системы отсчета было выяснено, что три основных деривата берут начало на кинетосоме всегда в зоне строго определенных триплетов, Так, ПЦ-фибрилла у всех изученных инфузорий отходит от кинетосом в зоне триплета *9*, с которым она обычно находится в прямом контакте. Образована эта фибрилла из 4–40 параллельно расположенных микротрубочек. Т-фибрилла берет начало в районе триплетов *3* и *4*; состоит она из немногих (4–8) микротрубочек. КД-филамент в типичном случае представляет собой электроннoплотный (то есть ярко окрашиваемый на микрофотографиях, сделанных с ультрамикроскопического изображения) тяж, обычно утончающийся по мере удаления от кинетосомы. Начинается он от триплета *7*, хотя у некоторых инфузорий он имеет широкое основание, охватывающее сектор кинетосомы от триплета *5* до триплета *7* включительно.

Важные ориентиры, позволяющие понять закономерности строения сложной локомоторной системы инфузорий, — кинетосомальная площадка и кинетосомальная территория. Они выделяются следующим образом.

Каждая кинетосома окружена восемью другими, которые называются ее сателлитами. Две из них принадлежат той же кинете и расположены так, что одна лежит спереди, а другая — сзади рассматриваемой кинетосомы. Из шести оставшихся три кинетосомы будут принадлежать левой, а три — правой соседним кинетам. Плоскость, ограниченная проксимальными концами сателлитов, и называется кинетосомальной площадкой. Призматический участок эктоплазмы, основанием которого служит кинетосомальная площадка рассматриваемой инфузории, а верхняя часть усечена изогнутой пелликулой, называется кинетосомальной территорией.

У разных видов инфузорий одни и те же дериваты кинетосом развиты не одинаково. В одних случаях они не выходят за пределы данной кинетосомальной территории (слабо развитые дериваты), в других, напротив, могут пересекать несколько таких территорий. У инфузорий из класса Hymenosomata сильно развитые КД-филаменты, отходящие от соседних кинетосом одной кинеты, объединяются в единую фибриллярную органеллу, которую называют кинетодесмой. Она нередко видна уже под световым микроскопом. Совокупность ПЦ-фибрилл одного ресничного ряда, образующая подобную органеллу, называется постцилиодесмой. КД-филамент и ПЦ-фибрилла, основания которых располагаются очень близко (рядом с триплетами *7* и *9*), по степени своего развития всегда антагонисты. Это позволило сформулировать так называемое «правило сближенных триплетов»: не могут существовать инфузории, у которых одновременно были бы сильно развиты и ПЦ-фибриллы и КД-филаменты. Соответственно этому у инфузорий выделяют четыре основных типа организации ЭФС: примитивный (или архаичный), образованный одиночными ресничками примерно с одинаково и слабо развитыми всеми тремя дериватами кинетосомы; постцилиарный тип ЭФС характеризуется сильно развитыми ПЦ-фибриллами, формирующими мощные постцилиодесмы; у инфузорий с кинетодесмальным типом ЭФС преимущественно развиваются КД-филаменты; наконец, в постцилиарно-трансверсальном типе одновременно развиты два деривата: ПЦ и Т-фибриллы (рис. 24 Б).

Такая система создала основу возникновения самых разных сочетаний стандартных дериватов кинетосомы, а значит, и много вариантов в строении ЭФС. Это и обеспечило широчайшие возможности для освоения инфузориями самых разных условий обитания, требующих своих особенностей передвижения. Однако этими типами строения кинетома, базирующимися преимущественно на одиночных или сдвоенных кинетосомах, инфузории не ограничены. У них наблюдается слияние кинетосом и их дериватов с образованием сложных комплексов. Среди них так называемые цирри — мощные опорные образования, формирующиеся за счет слияния большего или меньшего числа ресничек (от двух и более десятков) и их кинетосом со своими де-

риватами. Они служат уже не в качестве гребного аппарата, а для опоры на субстрат и передвижения по нему, как, например, у инфузории *Stylonichia mytilus*, которая с одинаковым успехом плавает в воде и передвигается по субстрату, опираясь и отталкиваясь от него циррями нижней поверхности тела.

У инфузорий имеются и другие производные локомоторной системы, которые выполняют иные функции. В первую очередь это ресничный околоротовой аппарат. Он располагается вблизи цитостома и формируется рядами отдельных ресничек или продуктами их слияния, образующими мембраноподобные структуры. К ним относятся, например, мембранеллы — очень тесно посаженные, но не связанные друг с другом реснички, которые под световым микроскопом производят впечатление маленьких пластинок. С их помощью создается ток воды, подгоняющий питательные частицы к ротовому аппарату. Кроме них встречаются ундулирующие мембраны, поликинеты, мембраноиды и т. п. Богатство разнообразия этих форм околоротового аппарата отражает многообразие способов добывания пищи и ее типов у инфузорий (рис. 27).

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА ИНФУЗОРИЙ

Всю совокупность органелл, в той или иной степени связанных с добыванием и переработкой пищи у инфузорий, иначе как пищеварительной системой (по аналогии с многоклеточными) и не назовешь. Она состоит из нескольких частей. Прежде всего это ловчий и (или) вододвигательный аппарат. К ним можно отнести, например, упоминавшиеся выше экструсомы инфузории *Didinium nasutum* (настоящий ловчий аппарат хищной инфузории) и совокупность мембранелл и ундулирующей мембраны, окружающих цитостом у *Tetrahymenun pyrum* или мембранелл у *Ophryoglena singularis* (рис. 26 В, Г). Работа мембранелл создает вихревые токи воды, заставляющие пищевые частицы попадать к участку тела инфузории, где располагается ее цитостом. У последнего вида цитостом образует воронкообразное углубление (вестибулюм), на дне которого начинается глотка, ведущая глубоко в цитоплазму. На дне глотки и образуется пищеварительная вакуоль, которая, отрываясь, затем совершает в цитоплазме инфузории свой путь по раз и навсегда установленной траектории (рис. 25). У инфузории *Paramecium bursaria* передвижение вакуоли совершается со скоростью 3 мкм в минуту, а весь процесс длится от 20 минут до нескольких часов. В течение этого времени происходит переваривание захваченных пищевых частиц и усвоение пищи. Поскольку инфузории питаются практически непрерывно, в их цитоплазме можно увидеть пищеварительные вакуоли на разных этапах переваривания пищи. Аналогия с пищеварительным аппаратом многоклеточных усиливается тем, что содержимое пищеварительной вакуоли сначала обнаруживает кислую реакцию, а затем — щелочную, как, например, в желудке и двенадцатиперстной кишке млекопитающих. Траектория пищеварительной вакуоли всегда заканчивается в одном и том же месте тела инфузории, где она и опорожняется, выбрасывая наружу непереваренные остатки. Причиной служит сложное строение кортекса инфузорий, который не может модифицироваться в любой данный момент в любом месте, как у других простейших. Поэтому и возникает специализированный участок покровов, имеющий вид гребневидного выступа. Это место называется порошицей, цитопроктом или цитопиге. Весь процесс от образования вакуоли до ее опорожнения называется циклозом пищеварительной вакуоли.

ЭКСКРЕТОРНАЯ И ОСМОРЕГУЛЯТОРНАЯ СИСТЕМА

Под экскрецией понимается выведение из организма продуктов обмена веществ, а осморегуляцией называется процесс поддержания концентрации солей в организме на постоянном уровне. Поскольку у пресноводных организмов их концентрация всегда выше, чем в окружающей среде, вода стремится проникнуть сквозь покровы

клетки, как бы стараясь разбавить, уравнять содержание солей по обе стороны поверхностной мембраны клетки. Это делает необходимым постоянное выкачивание наружу излишков жидкости. Для выполнения этих функций у простейших служат сократительные вакуоли (см. рис. 25; 26 А, Б, В).

Сократительные вакуоли имеются у всех пресноводных форм. Под световым микроскопом они выглядят как сравнительно прозрачные структуры, пульсирующие с определенной частотой. У инфузорий сократительные вакуоли вместе с относящимися к ним органеллами образуют единую экскреторную и осморегуляторную систему, называемую комплексом сократительной вакуоли. Его главным элементом служит собственно сократительная вакуоль со специальной порой, открывающейся на поверхности тела инфузории. Для того чтобы укрепить эту сложную структуру и придать всему комплексу фиксированное положение в теле инфузории, от стенок выделительной поры начинаются пучки микротрубочек, в свою очередь усиленные спирально расположенными микротрубочками. В сократительную вакуоль впадают звездообразно расположенные ампулы, каждая из которых представляет собой конец длинного и тонкого приводящего (собирательного, радиального) канала. Они также поддерживаются спиральными микротрубочками, служащими продолжением микротрубочек поры. Наконец, в состав комплекса входит так называемый спонгиом, представляющий собой постоянно присутствующие трубочки шириной около 60 нм. Трубочки прямо или косвенно связаны с сократительной вакуолью. Вся их совокупность фактически служит единой дренажной системой тела инфузории.

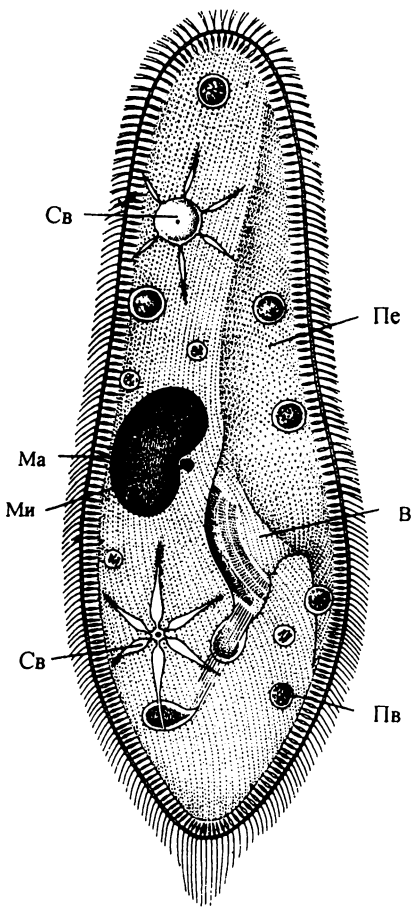


Рис. 25. Тип Ciliata. Схема строения инфузории туфельки (*Paramecium caudatum*) (Grell, 1993):
В — глотка (вестибулюм); Ма — макронуклеус; Ми — микронуклеус; Пв — пищеварительная вакуоль; Пе — перистом; Св — сократительная вакуоль

Сократительные вакуоли называют также «пульсирующими». Работу всего комплекса можно продемонстрировать на примере уже упоминавшейся инфузории туфельки. После систолы (сокращения) сократительная вакуоль более не видна. В это время наполняются ампулы (диастола или расширение ампул). Далее появляется сократительная вакуоль, в которую жидкость переливается из ампул (систола ампул и диастола вакуоли). Наконец, вакуоль (после предварительного принятия сферической формы) опорожняется наружу через экскреторную пору (систола сократительной вакуоли), причем в это время ампулы уже снова наполняются. По-видимому, приток жидкости через приводящие каналы идет постоянно, а ампулы представляют собой некие буферные элементы, за счет которых непрерывный процесс отделения воды от цитоплазмы совмещается с периодическим опорожнением сократительной вакуоли.

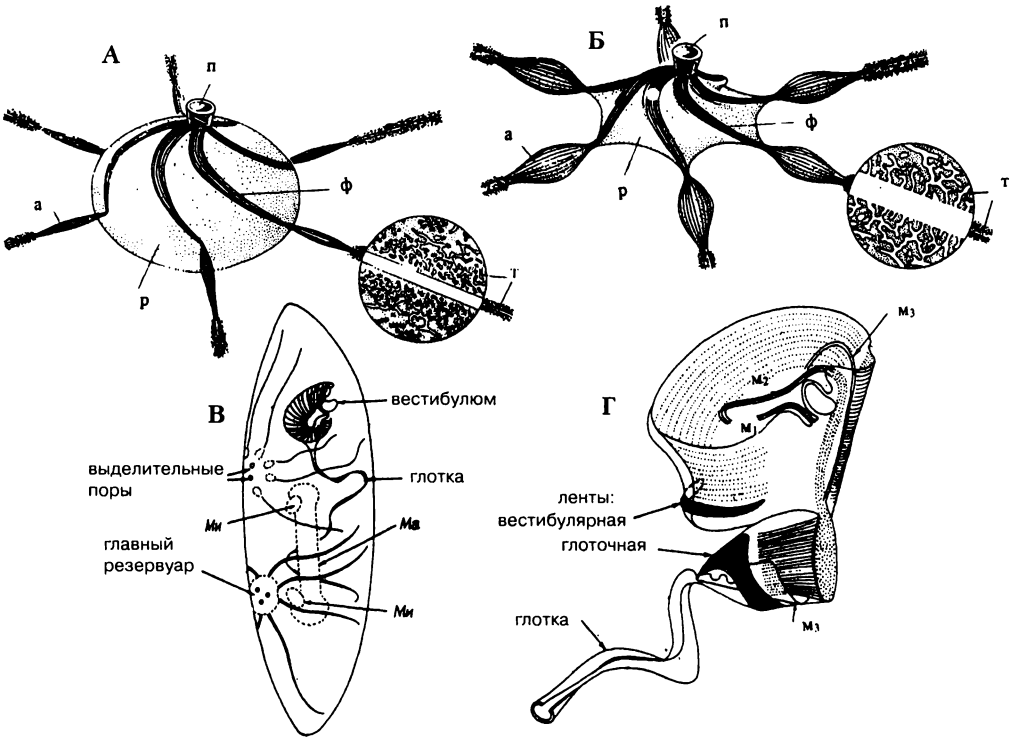


Рис. 26. Тип Ciliata:
А — сократительная вакуоль *Paramecium* на стадии систолы; Б — то же на стадии диастолы; в кружках каналы дренажной системы, пронизывающей цитоплазму и связанные с эндоплазматической сетью (Grell, 1993); В — инфузория *Ophryoglena singularis*, схема строения; Г — то же, строение ротового аппарата (Заренков, 1988); а — ампулы приводящих каналов; Ма — макронуклеус; Ми — микронуклеус; m_1, m_2, m_3 — мембранеллы; п — выделительный канал с порой; р — резервуар сократительной вакуоли; ф — миофибриллы; т — трубочки дренажной системы

ЯДЕРНЫЙ АППАРАТ

Инфузории — полиэнергидные простейшие. Количество ядер у них колеблется в очень широких пределах, у некоторых видов достигая сотен экземпляров. По крайней мере одно ядро среди них отлично от всех остальных. Оно называется макронуклеусом и отвечает за процессы метаболизма в клетке, тогда как все остальные — микронуклеусы. Они несут генетическую информацию, принимая участие в половом процессе и размножении инфузории. Это явление называется ядерным дуализмом или гетеронуклеарностью (рис. 28 А).

У инфузорий обнаружены два типа макронуклеусов. Макронуклеусы первого, так называемого первичного, типа имеют диплоидный набор хромосом и не способны к собственному воспроизводству. Однако при каждом клеточном делении они образуются вновь из потомков микронуклеусов, делящихся митотически. Внешне ядра обоих типов похожи, но макронуклеусы отличаются своеобразной рыхлой структурой кариоплазмы и центральным положением ядрышка. Количество таких макронуклеусов может быть значительным.

Макронуклеусы вторичного типа, характерные для подавляющего большинства инфузорий, как правило, присутствуют в клетке в единственном числе. Они полиплоидны и сохраняют способность к делению и называются также соматическими ядра-

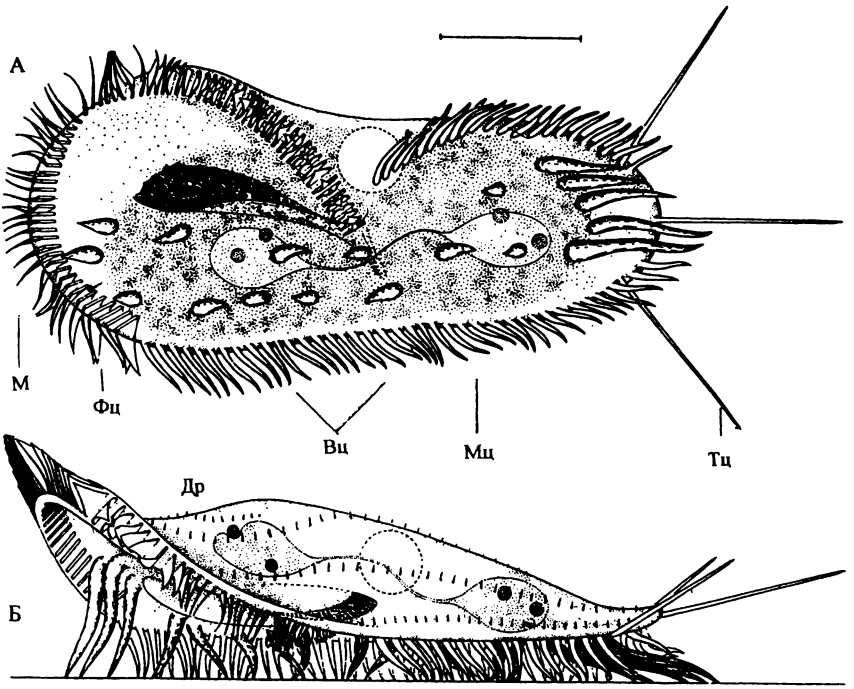


Рис. 27. Тип Ciliata. Инфузория *Stylonychia mytilus* (Grell, 1993):
А — вентральная сторона; Б — вид сбоку;
Др — дорзальные реснички; Вц, Кц, Мц, Тц, Фц — вентральные, каудальные, маргинальные, терминальные, фронтальные цирри; М — мембранеллы

ми, так как не принимают участие в половом процессе, разрушаясь перед его началом, и вновь образуясь после его завершения (см. ниже). Размеры такого макронуклеуса могут во много раз превышать размеры микронуклеуса. Известны случаи, когда в опыте инфузории с удаленным микронуклеусом сохраняли свою жизнеспособность довольно долгое время, претерпевая при этом сотни клеточных делений, тогда как при удалении макронуклеуса они неизменно погибали через короткий промежуток времени. Считают, что роль макронуклеусов в метаболизме клеток обеспечивается не только огромным количеством ДНК и РНК внутри него, но и его чрезвычайно большой суммарной поверхностью, через которую он взаимодействуют с цитоплазмой.

РАЗМНОЖЕНИЕ ИНФУЗОРИЙ

Для инфузорий характерны разнообразные способы бесполого и единственный весьма специфический способ полового размножения, называющийся конъюгацией.

Наиболее распространенным типом бесполого размножения служит простое поперечное деление. Считают, что оно возникло благодаря развитию у инфузорий сложной эктоплазматической фибриллярной системы. Это подтверждается тем, что у видов, утративших реснички и эту систему, чаще всего наблюдается возврат к продольному делению, как у обычных жгутиконосцев, или переход к почкованию (см. ниже). Поперечное деление сопровождается делением и микро-, и макронуклеуса. Микронуклеус делится митотически. Деление макронуклеусов нельзя считать достаточно изученным. Оно протекает своеобразно, варьируется у разных инфузорий. Наблюдаются случаи равного, неравного и множественного деления макронуклеуса.

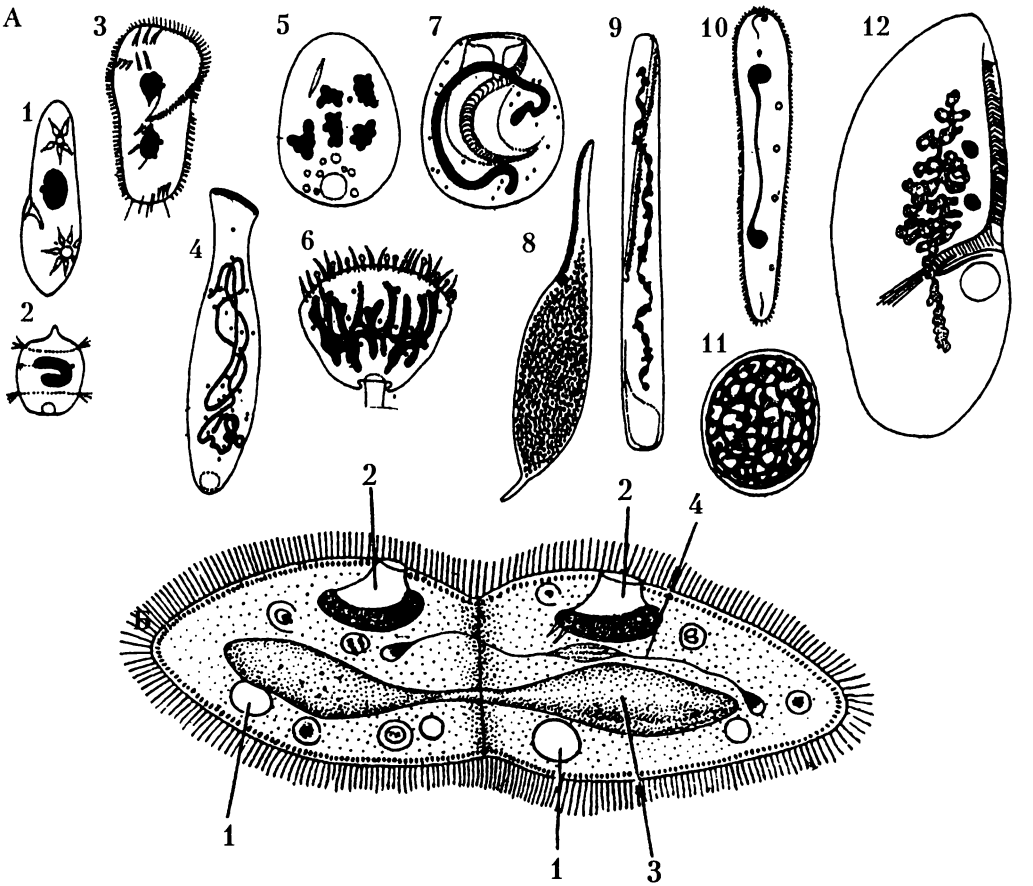


Рис. 28. А — ядерный аппарат инфузорий: *1–10* — макронуклеусы крупнее микронуклеусов, имеют сложную форму (зачернены); *11* — сетевидный макронуклеус *Metaphrya sagittae*; *12* — *Plagiotoma lumbrici* с двумя микронуклеусами (зачернены) и сложным макронуклеусом (Заренков, 1988);
Б — делящаяся инфузория туфелька (схематично; Догель, 1981): *1* — сократительная вакуоль; *2* — цитостом; *3* — делящийся макронуклеус; *4* — делящийся микронуклеус

После завершения деления хромосом внутри ядер (это явление называется эндомитоз) начинается процесс деления инфузории. Макронуклеус вытягивается и перешнуровывается. В процессе деления у инфузории происходит реорганизация большинства цитоплазматических органелл. Обычно у дочерних особей заново возникают ротовые аппараты и пр. (рис. 28 Б).

У многих инфузорий делению предшествует инцистирование и само деление происходит внутри цисты. Это называется стадией томонта и сопровождается дедифференцировкой ресничного аппарата. Само деление приобретает черты палинтомии, так как инфузории в цистах размножения делятся на четыре и большее число особей. Во время этих быстро следующих друг за другом делений роста не происходит. Из цист выходят инфузории гораздо меньших размеров (соответственно числу делений), чем материнская особь, — томиты. Затем следует период питания и роста.

Промежуток времени между двумя делениями бывает различен. При комнатной температуре инфузория туфелька делится 1–2 раза в сутки. При таких темпах за год

потомство одной инфузории (при условии, если все ее потомки будут размножаться без помех и с такой же скоростью) составило $75 \cdot 10^{108}$ особей. Их не смог бы вместить шар диаметром 170 млн км, то есть равный радиусу орбиты Земли.

У некоторых специализированных групп инфузорий наблюдаются своеобразные способы бесполого размножения. Например, у многих представителей класса Suctoria, лишенных во взрослом состоянии ресничек, существуют разные виды почкования: наружное, полувнутреннее и внутреннее. При наружном на теле инфузории образуется один или несколько бугорков, в которые затем входят по одному из образовавшихся в результате деления дочерних ядер. Так возникают личиночные формы змеевидной формы с ресничками или без них, тоже называемые томитами. Они отшнуровываются от материнского организма. Внутреннее почкование может происходить или путем выворачивания томита, или путем развития его в зародышевой камере, образующейся в результате глубокого кольцевого впячивания поверхности тела и последующего его отделения от внешней среды.

У сидячих форм бесполое размножение служит одной из форм расселения. В таких случаях одна из дочерних особей отрывается от субстрата, превращаясь в так называемую бродяжку или телотрох. У нее вместо околоротового ресничного аппарата развивается венчик двигательных ресничек и она уплывает в поисках подходящего субстрата, где оседает.

Половой процесс у инфузорий — конъюгация (рис. 29) — представляет собою временное соединение двух инфузорий, которые обмениваются частями своего ядерного аппарата, после чего расходятся. Полного слияния конъюгирующих особей (копуляции, сингамии) не происходит, поэтому их нельзя приравнять к гаметам других простейших. Во время конъюгации инфузории сходятся попарно и чаще всего соприкасаются между собой теми участками тела, где располагается цитостом. У некоторых видов на этом месте пелликула обоих особей как бы растворяется и между конъюгантами образуется более или менее широкий соединительный цитоплазматический мостик.

Ядерный аппарат во время конъюгации претерпевает очень серьезные изменения. Макронуклеус конъюгантов разрушается и постепенно резорбируется в цитоплазме. Микронуклеус делится мейотически, в результате чего образуются четыре ядра с гаплоидным набором хромосом. После этого три ядра из четырех разрушаются, а оставшееся ядро делится митотически. В результате каждый конъюгант обладает двумя ядрами, образовавшимися из микронуклеуса. Следовательно, для инфузорий фактически характерен жизненный цикл с гаметической редукцией, так как образовавшиеся половые ядра — пронуклеусы — гомологичны гаметам. Одно из них (мигрирующее, или мужское) покидает конъюгант и переходит в соседнюю особь, где и сливается с единственным оставшимся в нем стационарным (женским) ядром; то же происходит и с другим конъюгантом. Оба ядра (стационарное и мигрирующее) сливаются, и таким образом восстанавливается диплоидный набор хромосом. Гомология мигрирующих ядер мужским гаметам у некоторых инфузорий подчеркивается тем, что у них на одном конце появляется острый носик, а на другом — хвостообразный вырост и оно по строению начинает напоминать типичную мужскую гамету.

К концу конъюгации каждый конъюгант имеет по одному ядру двойственного происхождения, или синкарион. Примерно в это же время инфузории отделяются друг от друга. У разошедшихся особей, которые теперь называются эксконъюгантами, происходит процесс реконструкции нормального ядерного аппарата. Он довольно сложен и в деталях протекает неодинаково у разных видов инфузорий. Сущность его сводится к тому, что синкарион митотически делится один, два или более раз. Часть образовавшихся ядер становится микронуклеусами, другая преобразуется в макронуклеусы. В последнем случае внутри ядра происходит несколько эндомитозов, в ре-

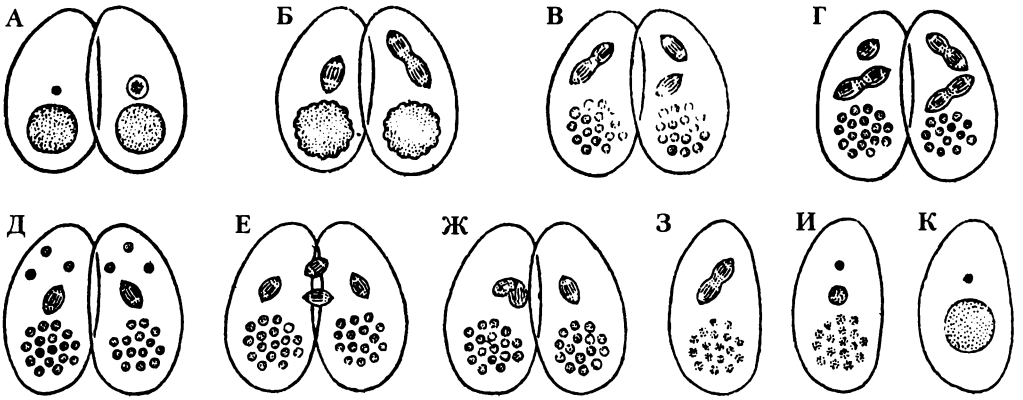


Рис. 29. Конъюгация инфузорий (Догель, 1981):
А — начало конъюгации, в левой особи ядерный аппарат без изменений, в правой микронуклеус вздут; Б — первое мейотическое деление микронуклеуса; в левой особи метафаза, в правой — анафаза, начало распада макронуклеуса; В — в левом конъюганте окончание первого деления микронуклеуса, в правом — начало второго деления микронуклеуса, распад макронуклеуса; Г — второе деление микронуклеуса; Д — один микронуклеус в каждой особи приступает к третьему (митотическому) делению, по *3* микронуклеуса в каждом конъюганте дегенерируют; Е — обмен мигрирующими пронуклеусами; Ж — слияние пронуклеусов, образование синкариона; З — деление синкариона в эксконъюганте; И — начало превращения одного из продуктов деления синкариона в макронуклеус; К — развитие ядерного аппарата закончено

зультате чего плоидность макронуклеуса возрастает. Кроме этого в нем появляется большое количество ядрышек, не наблюдающихся в микронуклеусах и синкарионе. Это говорит об активном процессе синтеза РНК. После завершения реконструкции ядерного аппарата инфузории опять приступают к бесполому размножению.

Описанный выше процесс называется изогамной конъюгацией, так как участвующие в ней особи ничем не отличимы друг от друга. У сидячих и колониальных (особенно у последних) инфузорий известна так называемая анизогамная конъюгация. В этом случае наблюдается диморфизм: одна из особей, макроконъюгант, ведет сидячий образ жизни, обладает более крупными размерами и может отличаться строением кинетома. Вторая особь — микроконъюгант — имеет строение бродяжки. Она активно отыскивает макроконъюганта.

Имеются и другие формы реорганизации ядерного аппарата. Наиболее распространенный среди них — автогамия. Она сходно с конъюгацией по характеру протекающих процессов. Отличие в том, что все они происходят в пределах одной особи. Возникающие в процессе третьего деления два пронуклеуса (стационарный и мигрирующий) сливаются и образуют синкарион. Автогамия — разновидность самооплодотворения.

Периоды бесполого размножения и конъюгации чередуются. Бесполое размножение может протекать неопределенно долгое время и сменяется конъюгацией в результате резкой смены условий среды, когда возникает необходимость в перераспределении наследственного материала внутри популяции, что создает более широкий выбор для естественного отбора.

КЛАССИФИКАЦИЯ

Классификация инфузорий еще находится в состоянии становления. Это связано с тем, что многочисленные электронно-микроскопические исследования дают огромный материал для выявления тонких деталей плана организации простейших и их сравнения между собой. Особенно это касается определения статуса высших

таксонов. Несмотря на то что систематика типа Ciliata всегда в той или иной степени базировалась на особенностях ресничного аппарата, изменилось само понимание роли и значения его отдельных частей. Долгое время принималась во внимание главным образом степень его развития и степень интеграции. Поэтому инфузории и делились на две крупные группы: класс ресничных инфузорий (Ciliata) — свободноживущие, паразитические, подвижные или сидячие формы, имеющие ресничный аппарат, и сосущих инфузорий (Suctoria) — сидячие формы, лишенные во взрослом состоянии ресничек, рта и глотки, зато снабженные щупальцами. Ресничные инфузории подразделялись уже в зависимости от количества ресничек, их распределения по телу инфузории и по особенностям интеграции ресничек в цирри, мембранеллы и мембраны. По этому признаку выделяли подтипы Kinetofragminophora — самый примитивный, для которого характерно равномерное распределение ресничек и отсутствие мембранелл в районе ротового отверстия. У подтипа Oligohymenophora уже имеется предротовой ресничный аппарат, состоящий из трех мембранелл, расположенных левее рта, и одной мембранеллы правее рта. Этот комплекс называется тетрахимениумом — по имени типичной обладающей ею инфузорий из рода Tetrahymena. Представители подтипа Polyhymenophora характеризуются спирально закрученной вправо зоной околоротовых мембранелл, которые представляют как бы дальнейшее умножение (полимеризацию) мембранелл тетрахимениума.

Обнаружение эктоплазматической фибриллярной системы (ЭФС) показало, что подразделение описанного выше типа далеко от естественного, так как часто строение ротового аппарата оказывалось сходным в группах с совершенно разными типами ЭФС. Это объяснялось сходными способами питания неродственных форм. В то же время все инфузории, у которых была исследована ЭФС, могут быть по особенностям ее строения разделены на подтипы Postcilidesmatophora, у которых мощно развиваются постцилиодесмальные фибриллы и постцилиодесмы, и Kinetodesmatophora, для которых характерно сильное увеличение кинетодесмальных филаментов и формирование кинетодесм. Изучение ЭФС у личинок примитивных представителей Suctoria, еще не лишенных ресничек, обнаружило, что она у них по своему строению близка к Gymnostomata, то есть суктории оказались в довольно тесном родстве с упоминавшимся ранее подтипом Kinetofragminophora, к которому пока относятся Gymnostomata. В составе типа в настоящее время выделяют 10 классов, однако инфузории изученны недостаточно полно для того, чтобы уверенно распределить эти классы по подтипам. Класс Suctoria, который ранее противопоставлялся ресничным инфузориям, теперь ставится в общем ряду других классов.

СТРОЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ОСНОВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ CILIOPHORA

Инфузории — обширная группа, представители которой демонстрируют богатейший спектр жизненных форм. Они играют заметную роль во всех водных сообществах. Огромное разнообразие свободноживущих и паразитических, комменсалов и хищников, активно подвижных на субстрате и над ним, взвешенных в толще воды и сидячих, одиночных и колониальных форм очень сильно затрудняет отбор примеров для иллюстрации. Наиболее известна широкому кругу людей еще со школы инфузория туфелька (инфузории из рода *Paramecium*). Это один из наиболее распространенных и массовых видов свободноживущих инфузорий. Она с легкостью разводится в настое травы или других остатков жизнедеятельности. Большая часть данных по строению, физиологии и экологии инфузорий получены именно при изучении туфелек и в той или иной форме изложены выше. Среди других черт ее биологии сравнительно мало известно, что у туфельки много различных симбионтов, и среди них есть бактерии, которые известны как каппа-, лямбда-, сигма-, пи- или мю-частицы. Размножение этих

бактерий находится под контролем ядерных генов хозяина. Обнаружено, что лямбда-частицы выделяют в цитоплазму инфузории фолиевую кислоту (известную также как витамин B9), без которой она была бы нежизнеспособна. Такие взаимоотношения свидетельствуют о том, что налицо мутуализм — взаимовыгодный симбиоз.

Туфельки неоднородны генетически, образуя отличающиеся друг от друга группы — штаммы. Некоторые из них известны как «штаммы-убийцы» (киллеры), в цитоплазме которых обнаружены каппа-частицы. С их помощью *Paramecium aurelia* способна убивать чувствительные к этим частицам особи своего же вида, у которых эти бактерии отсутствуют. Среди каппа-частиц имеются так называемые «блестящие» формы, которые содержат сильно преломляющее свет R-тело, представляющее собой свернутую в тугой рулон ленту. Она может взрывообразно развертываться наподобие разновидности экструсом — эжектосомы. «Блестящие» частицы выделяются киллер-штаммами в окружающую среду и могут фагоцитироваться чувствительными особями. В их пищевых вакуолях R-тело «выстреливает». Вследствие разрыва мембраны вакуоли пищеварительные ферменты попадают в цитоплазму, растворяя ее.

Наиболее изученной среди инфузорий считается *Tetrahymena pyriformis*, которой посвящено более 5000 работ. Это относительно мелкие инфузории с размерами в пределах 45–60 × 25–40 мкм. Они имеют грушевидное тело, суженное впереди и расширяющееся к экватору и в нижней половине. Ресничный аппарат состоит из 17–21 кинет.

Обычно эти инфузории ведут свободный образ жизни в водоемах самого разного типа, демонстрируя простой жизненный цикл. Но они способны и к паразитизму. *T. pyriformis* могут проникать в желточный мешок личинок рыб, а оттуда через кювьеровы протоки в кровеносную систему, где циркулируют вместе с кровью. Отсюда они могут через сонную и глазную артерию попасть в капилляры мозга и глаз. Здесь они размножаются, разрушают окружающие ткани и проникают в полость головного мозга и спинномозговой канал. Наводняя все тело и органы малька, они в некоторых случаях поедают его целиком, за исключением более плотных тканей — хорды, глазного яблока и т. п.

Не менее опасны, но уже в качестве облигатного паразита рыб, инфузории ихтиофтириусы — представители рода *Ichthyophtirius*. Для них характерен сложный жизненный цикл, в процессе которого на разных его этапах заметно меняется морфология особей. На рыбах паразитирует стадия, которую называют трофонтом. Он достигает очень крупных для простейших размеров (0,3–1 мм). Тело паразита круглое или овальное. Число меридионально расположенных кинет достигает нескольких сотен. Толстый колбасовидный макронуклеус находится посреди тела. Микронуклеус лежит в его выемке. Выросшие трофонты прекращают питание, прорывают стенку паразитарной камеры в теле хозяина и медленно плавают в поисках прочного субстрата. После оседания на него образуют цисту с тонкой студенистой оболочкой, которая превращается в новую стадию (томонта) и в пределах суток делится 10–11 раз, образуя около 1–2 тысяч мелких округлых инфузорий (томитов) размером 40–70 × 18–24 мкм. Томиты обладают макронуклеусом овальной формы и микронуклеусом, лежащим в передней части тела. Завершив последнее деление, овальные томиты приобретают вытянутую форму, прорывают оболочку и выходят во внешнюю среду, где превращаются в активно плавающих теронтов — разновидность «бродяжек». Они веретеновидные или грушевидные. Макронуклеусы крупные, плоские, овальные с крупным прилегающим микронуклеусом. Теронты очень быстро плавают по спирали. Передний конец их тела уплотнен и заострен. Это перфораторий для пробуравливания ходов в тканях рыб. Вне хозяина теронты живут не более 3 суток.

Среди огромного разнообразия форм, которые демонстрируют инфузории, по праву можно выделить представителей большого класса Peritricha, включающего

около 15% числа всех видов и 10% родов типа. В состав класса входит единственный отряд Peritrichida с двумя подотрядами: Sessilina (сидячие) и Mobilina. (подвижные). Первые большую часть жизни прикреплены к субстрату. Они имеют вытянутое тело, на верхнем, оральном (ротовом) полюсе располагается перистом, образованный широкой перистомальной впадиной, окруженной валиком. Сверху впадина прикрыта в виде крышечки перистомальным диском. При сокращении животного диск втягивается, а края перистома смыкаются над ним при помощи сфинктера — кольцевого пучка сократительных филаментов-мионем. По краю диска и перистома проходит адоральная спираль из двух параллельных рядов мембранелл, закручивающаяся влево и спускающаяся внутрь вестибулюма буккальной (глоточной) полости. Вход в вестибулюм лежит ассиметрично у края перистома. Вестибулюм спускается глубоко в тело животного, заканчиваясь воронковидной глоткой. Единственная сократительная вакуоль открывается в вестибулюм.

Тело покрыто пелликулой с кольцевидными утолщениями, придающими ей кольцевидную исчерченность. Поверхность тела лишена ресничного покрова, за исключением адоральной зоны мембранелл и узкой полоски (пояска) в центральной части тела. Реснички на пояске у прикрепленной стадии отсутствуют и развиваются перед началом превращения в подвижную стадию, у которой они — основной органоид движения.

Нижний (аборальный) полюс тела превращен в скопулу — подошву. У бесстебельчатых форм она служит органоидом прикрепления к субстрату. Стебель представляет собой пучок эластичных волокон, продукт секреции подошвы, покрытых снаружи прозрачной оболочкой. Без нее стебель не обладает сократимостью.

Ядер два: обычно колбасовидный, изогнутый макронуклеус и маленький округлый или палочковидный микронуклеус.

Размножение осуществляется продольным делением надвое. Дочерние особи у одиночных форм расходятся и прикрепляются недалеко друг от друга. У колониальных форм одновременно происходит ветвление стеблей и увеличение числа особей в колонии (иногда до нескольких десятков).

Расселение по субстрату и переход с хозяина на хозяина осуществляется специальной подвижной стадией — бродяжкой или телотрохом. При образовании бродяжки животное втягивает перистом в подошву, тело окружается венчиком двигательных ресничек, инфузория переходит к активному плаванию. При отыскании подходящего места для прикрепления животное опускается аборальным полюсом на субстрат, секретирует стебель и расправляет перистом.

Половой процесс осуществляется с помощью анизогамной конъюгации: прикрепленного макроконъюганта отыскивает свободноплавающий микроконъюгант, имеющий строение бродяжки. У колониальных форм микроконъюганты образуются на отдельных ветвях колонии группами по 4–8 особей.

Среди сидячих перитрих есть одиночные, колониальные, свободноживущие и эктопаразитические формы, но наиболее известными все же являются колониальные формы из рода *Zoothamnium* (рис. 30). Так, *Z. niveum* представляет собой гигантскую древовидную колонию с общим массивным стволом и многочисленными боковыми ветвями. На стволе образуются короткостебельчатые, почти сферические гигантские макрозооиды (макронты), на ветвях — колокольчатые микрозооиды (трофонты или микронты), типичные для перитрих. Макронты в составе колонии не делятся, но, отделяясь от нее, образуют новую колонию с массивным стволом — базостилем.

Зоотамниумы обитают преимущественно в морях, на прибрежном мелководье (сублиторали). Они поселяются на камнях, водорослях, раковинах, асцидиях, крабах и т. д.

Перитрихи из подотряда Mobilina — это подвижные, конические, цилиндрические или кубкообразные, иногда дисковидные (орально-аборально уплощенные)

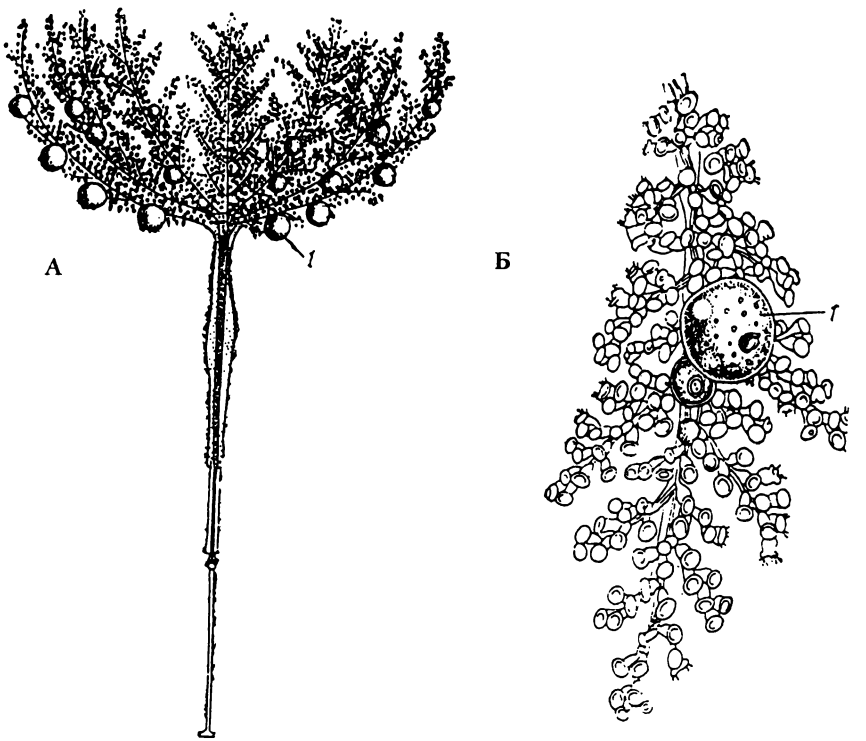


Рис. 30. Кругоресничная колониальная инфузория *Zoothamniun arbuscula* (Догель, 1981):
А — целая колония с сократимым стебельком, на ветвях сотни мелких вегетативных особей и несколько крупных шаровидных макрозооидов (*1*); Б — отдельная ветвь колонии с большим количеством мелких особей и тремя макрозооидами на разных стадиях роста (*1*) (из Догеля, *1981*)

формы. Реснички не покрывают у них все тело, а сгруппированы в нескольких поясах. Инфузории лишены стебелька. На заднем конце тела имеется сложно устроенная прикрепительная органелла — аборальный диск с особыми эктоплазматическими образованиями (зубчатое кольцо, исчерченные мионемы и т. д.), служащие приспособлением для прикрепления к субстрату (растениям) и животным-хозяевам. Все виды этого подотряда так или иначе связаны с другими организмами как с «хозяевами». Они поселяются на поверхности тела или на жабрах пресноводных и морских беспозвоночных, на других инфузориях; на амфибиях. У рыб их находят на поверхности тела, на жабрах, в пищеварительном и мочеполовом трактах. В малых количествах триходины ведут себя как комменсалы, но, когда их численность возрастает, могут оказаться патогенными. Особенно они опасны при рыборазведении, в условиях, когда в водоемах наблюдается высокая плотность заселения рыбой (рис. 31).

ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ИНФУЗОРИЙ

Инфузории по своему строению, вне всякого сомнения, могут считаться наиболее высокоразвитыми животными, находящимися на клеточном уровне организации. Если у представителей других типов (неважно — с монадным или саркодовым планом строения), как правило, имеющих эндопаразитический образ жизни, наблюдается усложнение лишь отдельных органелл или их комплексов (например, цитоскелет

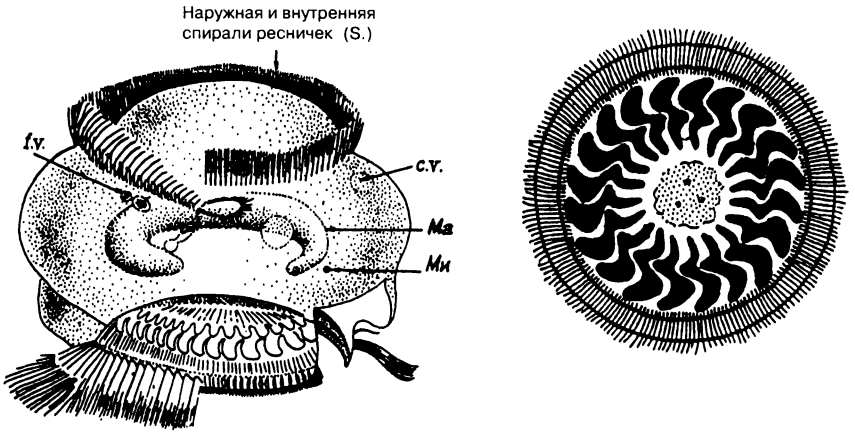


Рис. 31. Инфузория *Trichodina mycola*:
А – общий вид (Заренков, 1988); Б – прикрепительный диск (Догель, 1981); f.v. – пищеварительная вакуоль; c.v. – сократительная вакуоль; Ма – макронуклеус; Ми – микронуклеус

и комплекс проникновения внутрь клетки у простейших, относящихся к надтипу Apicomplexa), то у инфузорий все органеллы достигли такого уровня специализации и связанного с этим усложнения, что они сравнимы с органами гетероклеточных животных. Все это вместе взятое и позволяет считать тип Ciliata вершиной эволюции клеточного уровня развития животного мира.

Для объяснения путей формирования этого уровня Л. Н. Серавин предложил так называемую эндосимбионтную гипотезу происхождения инфузорий. Она отталкивается от давно известного наблюдения, что, в отличие от настоящих гетероклеточных животных (подцарство Eumetazoa), у которых паразитирование часто ведет к редукции целого ряда органов, эндопаразитические простейшие (за исключением внутриклеточных паразитов) чаще всего в процессе эволюции претерпевают усложнение своего строения. Действительно, среди протистов это наблюдается у таких эндопаразитических или эндобионтных видов, как, например, *Hypermastigida*, *Opalinata*. У них, так же как и у инфузорий, налицо полимеризация жгутиков и их комплексов, в кортексе возникает некий аналог эктоплазматической фибриллярной системы и, как следствие, они теряют способность к продольному делению. У некоторых из них возникают разновидности полового процесса, подобные конъюгации инфузорий.

Это позволило Л. Н. Серавину предположить, что жгутиконосцы, бывшие предками инфузорий, в свое время перешли к паразитированию внутри гастральной полости древних морских кишечнополостных или каких-то других низших Eumetazoa. В результате этого они оказались в среде, обогащенной органическими веществами, к тому же частично уже обработанной пищеварительными ферментами. В то же время по ионному составу эта среда мало чем отличалась от морской воды. Подобные условия благоприятствовали прогрессивной эволюции этих предковых жгутиконосцев. Кинетосомы протоцилиат должны были обладать набором типичных дериват в виде поперечно-исчерченного филамента и двух лент микротрубочек, от которых ведет свое начало эктоплазматическая фибриллярная сеть современных инфузорий. Ее появление привело к тому, что копуляция (сингамия) стала невозможной, и у инфузорий возник половой процесс на основе временной конъюгации особей. Еще одним обязательным условием его появления было наличие хотя бы двух ядер и ядерного диморфизма, которые привели в дальнейшем к дифференциации их на вегетативный и генеративный микронуклеусы.

Протоцилиаты питались в гастральной полости организма хозяина не только растворенными там питательными веществами, но также бактериями или другими доступными им живыми организмами, попадающими туда из внешней среды. Это позволило им сохранять образ жизни активного хищника. В результате часть протоцилиат смогла выйти из гастральной полости во внешнюю среду и перейти к питанию обитающими в ней живыми объектами (бактериями и жгутиконосцами).

Раковинки инфузорий тинтиннид из отряда Oligotricha, которых относят к высшим инфузориям, найдены в горных породах кембрийского периода. Следовательно, их предки должны были существовать еще в докембрии. Это дало основание предполагать, что возникновение протоцилиат из эндосимбионтных жгутиконосцев могло произойти в венде, то есть в позднем протерозое, когда наблюдалось массовое развитие низших Eumetazoa. Многочисленные палеонтологические данные показывают, что в это докембрийское время господствовали беспозвоночные, которые по своей организации чем-то напоминают Cnidaria или были ими. Не исключено, что предки цилиат возникли из жгутиконосцев, которые обитали в гастральной полости этих примитивных многоклеточных. В конце венда численность гипотетических хозяев резко сократилась из-за появления таких хищников, которым они стали доступны. В то время, по-видимому, и произошел выход во внешнюю среду инфузорий, давших начало типичным цилиатам.

Подтверждением эндосимбионтной гипотезы могут служить многие из современных форм, сохранивших свою способность с легкостью переходить к эндопаразитическому образу жизни. Выше была описана свободноживущая *Tetrahymena pyriformis*, которая в условиях эксперимента может неограниченное время жить и размножаться как эндопаразит не только в теле рыб, но и в моллюсках, многоножках, насекомых и даже эмбрионах цыплят.

Молекулярно-биологические данные свидетельствуют в пользу того, что Ciliophora произошли, скорее всего, от общего предка с Dinophyta и Apicomplexa.

САРКОДОВЫЙ ТИП ОРГАНИЗАЦИИ

Саркодовый тип организации, так же как и монадный, в первую очередь определяется способом движения относящихся к этому типу простейших. Им служит так называемое амебоидное передвижение, связанное с токами цитоплазмы. Движение протоплазмы наблюдается и у многих других протистов, однако они не обязательно приводят к передвижению всей клетки (например, при циклозе пищеварительной вакуоли).

Амебоидное движение предполагает отсутствие плотных покровов, слабую обособленность эктоплазмы от эндоплазмы. Однако «текучесть» тела амебоидных организмов не приводит к его перебалтыванию. У обладателей амебоидного типа организации тоже имеется система микротрубочек и микрофиламентов, принимающих участие в передвижении саркодовых. Их уровень сложности в разных таксонах меняется от очень низкого (амебы) до образования аксонем с причудливой трехмерной структурой микротрубочек и микрофиламентов. Их разнообразие значительно больше, чем обнаруживаемое при изучении жгутиков.

Механизм амебоидного способа локомоции еще не выяснен. У наиболее изученных в этом отношении представителей саркодовых простейших — безраковинных амеб из типа Lobosea — выделены белки актин и миозин, которые генерируют усилие в мышцах многоклеточных животных. Нет сомнения, что и у амеб эти белки входят в аналогичные по функции структуры, и что благодаря их активности возникают токи цитоплазмы, обеспечивающие амебоидное передвижение. Однако представления о том, как это происходит, противоречивы. Несомненно также, что амебоидное передвижение — приспособление к жизни на поверхности субстрата. Некоторые ученые считают, что этот тип организации возник независимо еще на прокариотном уров-

не жизни, или же что это — результат обитания в более упрощенной среде (паразитические формы или формы, обитающие в водоемах, очень богатых органическим веществом в форме детрита). Вероятнее все же, что амебоидные формы возникали неоднократно при переходе к обитанию на субстрате, позволившем в одних случаях использовать его ресурсы органического вещества, а в других — одновременно уйти из-под пресса хищных жгутиконосцев толщи воды или ее придонных слоев. Анализ организации и состава крупнейших групп саркодовых подтверждает данное предположение, так как там встречаются или только донные, или планктонные организмы, лишь вторично перешедшие к этому образу жизни.

Сама способность хотя бы к частичному изменению формы тела возникает еще у жгутиконосцев. Выше упоминались жгутиконосцы из рода *Cryothecomonas* с тесно прилегающей к поверхности клетки многослойной раковиной, у которых захват пищи происходит с помощью выходящих из цитостома псевдоподий. Однако использование амебоидного изменения формы тела в качестве локомоторной системы применимо лишь в процессе контакта простейшего именно с субстратом.

Средние размеры тела у простейших с саркодовым типом организации 199,5 мкм — в 4 раза больше, чем у монадных простейших. Зато средняя абсолютная скорость передвижения в 100–150 раз меньше. Увеличение размеров саркодовых по сравнению с монадными простейшими связано с широким использованием ими полиэнергидности.

Органы передвижения саркодовых называются псевдоподиями или ложноножками. Псевдоподии отличаются своим временным характером и непостоянством своего числа и места образования. Благодаря этому саркодовые обладают непостоянной формой тела. Это, однако, не означает ее неопределенности. Для них характерна полярность клетки, которая обнаруживается в процессе движения. Имеется у них и физиологически задний конец тела (**уроид**), который у разных групп различается морфологически. Форма тела меняется, но в некоторых границах, характерных для каждой таксономической группы, а число, строение и общая форма псевдоподий служат таксономическим признаком, так как для каждой крупной таксономической группы характерно преобладание псевдоподий определенного типа. Наиболее широко известны следующие из них.

Лобоподии или лопастные пальцевидные псевдоподии — в виде относительно широких, обычно закругленных на своем дистальном конце лопастей, никогда не образующие между собой мостиков-анастомозов (рис. 32; 34 В).

Филлоподии или нитчатые ложноножки — псевдоподии нитчатой формы. Они не разветвляются и не образуют между собой анастомозов. Встречаются обычно у некоторых раковинных амеб, выходя из устья раковины целыми пучками (рис. 34 А, Б).

Ризоподии (или ретикулоподии) — тонкие, разветвляющиеся псевдоподии, которые могут сливаться между собой на некотором расстоянии от тела простейшего и даже образовывать вокруг него сетчатую структуру — ретикулюм (рис. 35 О).

Аксоподии — неветвящиеся псевдоподии, несущие внутри осевой стержень — аксонему, состоящую из соединенных между собой микротрубочек (подробнее — в соответствующем разделе).

Таксономическая структура ризопод еще не установлена полностью и у разных специалистов выглядит по-разному. В данной книге мы взяли за основу систему протистов С. А. Карпова.

НАДТИП RHIZOPODA

В состав надтипа входят моноэнергидные или плазмодиальные простейшие с лобоподиями, филлоподиями или ризоподиями. Жгутиковые стадии жизненного цикла если встречаются, то кратковременны. Многие имеют домик или раковину. В со-

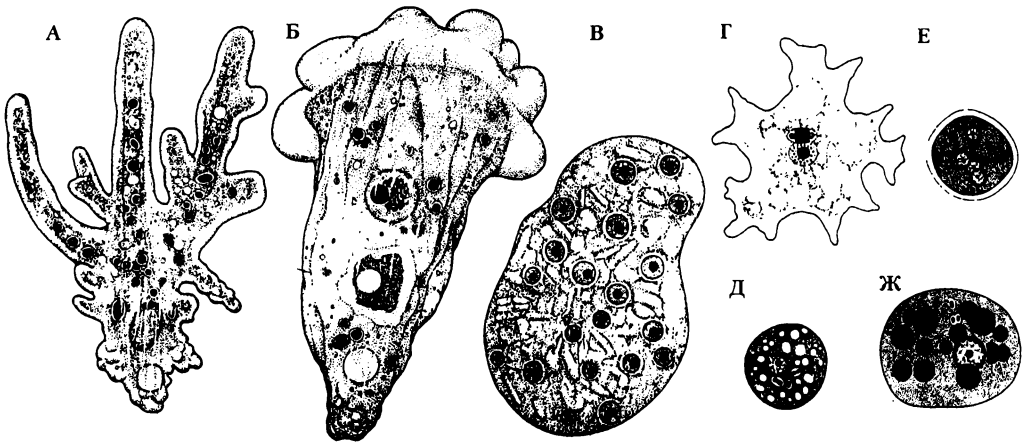


Рис. 32. Надтип Rhizopoda. «Голые» амебы (Grell, 1993):
А — *Amoeba proteus* (×170); Б — *Thecamoeba verrucosa* (×900); В — *Pelomyxa palustris* (×80); Г — *Paramoeba eilhardi* (×830); Д—Ж — *Entamoeba hystolitica*; Д — мелкая форма; Е — четырехядерная циста; Ж — крупная форма со съеденными эритроцитами в цитоплазме

став надтипа входят четыре типа: Lobosea, Heterolobosea, Filosea и Granuloreticulosea. Представители этих типов очень разнообразны. Они обитают в море, пресных водах, влажной лесной подстилке. Таксономическая структура надтипа достаточно сложна и не разработана до конца. Поэтому мы приведем описание лишь наиболее интересных представителей из разных типов.

К типу Lobosea относят простейших с обозными псевдоподиями. Если имеются филозные, то они образуются из более широкой лобоподии. Псевдоподии могут быть в единственном или множественном числе (моноподиальные или соответственно полиподиальные формы). Представители этого типа никогда не образуют плодовых тел (см. ниже). Те из них, что входят в состав класса Gymnamoebea (голые амебы), наиболее известны широкому кругу неспециалистов еще со школы. Это амебы с простым жизненным циклом без жгутиковой стадии. Большая часть пресноводных амеб, в том числе знаменитая *Amoeba proteus*, принадлежат к этой группе. Некоторые формы могут в известных условиях становиться патогенными для человека, как, например, *Entamoeba hystolitica* — возбудитель амебной дизентерии. Она очень широко распространена, обнаруживаясь у большинства населения преимущественно тропических стран. Ее безвредная форма обитает в толстой кишке человека, но может превращаться в патогенную, которая внедряется в ткани кишечника, вызывая там язвы. Заражение происходит цистами, которые проглатываются с загрязненной пищей (см. рис. 32).

Особое место среди «голых» амеб занимают представители классов Acrasidea (тип Heterolobosea) и Dictyosteliida (предположительно относимые к типу Filosea). Для них характерен сложный жизненный цикл, в котором чередуются моно- и полиэнергидные поколения, а также специфические стадии, называемые плодовыми телами по аналогии с плодовыми телами грибов, к которым их одно время относили.

Их жизненный цикл можно описать на примере амебы *Dyctyostelium discoideum* (рис. 33). Расселительной стадией диктиостелиума служат споры. Вышедшая из споры амеба активно питается, время от времени делясь. Это фаза размножения. После некоторого периода накопления питательных веществ каждой особью мириады амеб начинают стягиваться к определенному центру, концентрируясь там (фаза аггрегации). Она протекает без слияния отдельных амеб в единый плазмодиальный

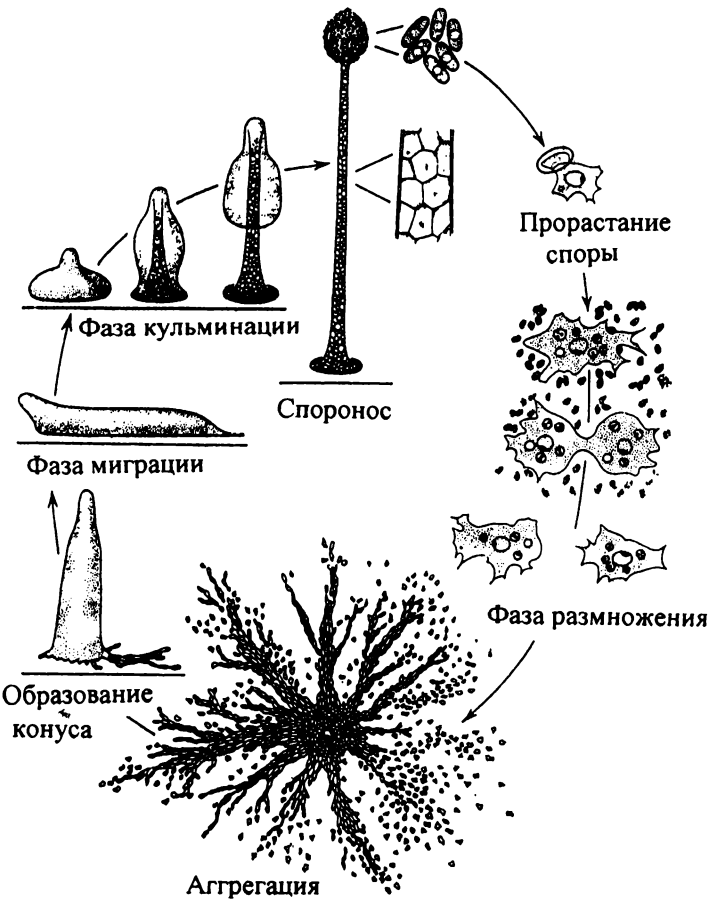


Рис. 33. Надтип Rhizopoda. «Голые» амебы. Жизненный цикл *Dictyostelium discoideum* (Grell, 1993). Важнейшие этапы жизненного цикла амебы, изображенные в правой части рисунка, увеличены значительно сильнее, чем таковые в левой его части и посередине. Пояснения в тексте

организм, образуя в конечном итоге «псевдоплазмодий» примерно конической формы, который растет в высоту, но через некоторое время ложится на одну из боковых сторон и передвигается наподобие слизняка (фаза миграции). Как только «псевдоплазмодий» прекращает передвижение, он опять начинает расти в высоту, вступая в фазу кульминации. Она завершается образованием плодового тела — спороноса. Уже перед этим амебы, из которых сложено тело псевдоплазмодия, подразделяются на две группы. Часть амеб образует стебель спороноса, а часть, собирающаяся на вершине этого стебля, преобразуется в споры. Клетки стебля (соматические) позднее погибают, а споронесущие клетки служат для распространения дочернего поколения (генеративные клетки).

Амебы, несущие на своей поверхности домик или раковинку, встречаются во всех типах ризопод. Преимущественно пресноводные формы известны в пределах типа Lobosea (это Testacealobosea с отрядом Arcellinida) и в типе Filosea — Testaceafilosea (отряд Gromiida, в котором наиболее известны амебы из рода *Euglypha*). Амебы этих двух классов отличаются строением псевдоподий (лобоподий у представителей типа Lobosea и ветвящихся и способных анастомозировать филоподий у Filosea), а также

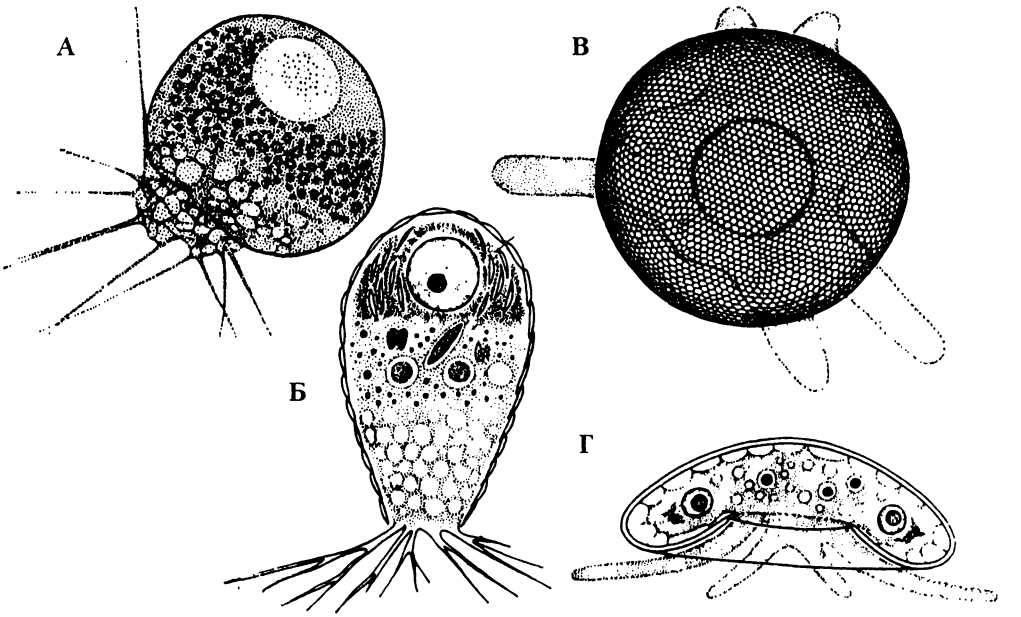


Рис. 34. Надтип Rhizopoda. Раковинные амебы (Grell, 1993):
А — *Pamphagus hyalinus* с филозными псевдоподиями (×550); Б — *Euglypha alveolata* также с филозными псевдоподиями (×430); В — *Arcella vulgaris* с лобозными псевдоподиями, вид сверху (×200); Г — то же, оптический срез при виде сбоку

строением раковинок. Раковинки по своему составу бывают чисто органическими или же с помощью органического вещества склеивается домик из песчинок (представители типа Lobosea). Некоторые виды поглощают из воды растворимый кремнезем, а потом выделяют его в виде стекловидных чешуек в специальных вакуолях. Позже эти чешуйки располагаются на поверхности тела в черепичной форме и образуют раковинку (как у *Euglypha alveolata* из типа Filosea). Раковинные амебы очень тонко реагируют на особенности среды обитания, и в каждом биотопе даже относительно небольшого водоема имеются свои виды. С другой стороны, благодаря способности к инцистированию они легко переживают неблагоприятные условия и разносятся ветром по всему земному шару. В результате все раковинные амебы есть на всех континентах, но каждый вид в своем характерном местообитании (рис. 34).

Биология, жизненный цикл и особенности репродукции у раковинных амеб изучены очень фрагментарно. Не так давно считалось что у них отсутствует половой процесс, то есть они — агамные простейшие. Лишь несколько лет назад появились описания результатов наблюдений за их биологией в естественной среде и в культуре. Наиболее полно описан жизненный цикл у раковинной амебы *Corythion delamarei* (Bonnet, Thomas, 1960) из типа Filosea. Это очень характерный представитель филозей. Она обладает широким всесветным распространением, населяет почвы лесов, сфагновые болота, луга и окультуренные земли. Подобно другим раковинным амебам, *C. delamarei* — облигатный гетеротроф, питающийся с помощью фагоцитоза. Объектами ее питания служат бактерии, диатомовые водоросли, мелкие частицы органики (детрита) из лесной подстилки, мелкие простейшие. В свою очередь и сама *C. delamarei* служит пищей мелким обитателям почвы.

Раковинка амебы прозрачная, бесцветная, удлиненно-яйцевидной формы, 35–40 мкм в длину. Она билатерально симметричная, с одной стороны («дорсальной»)

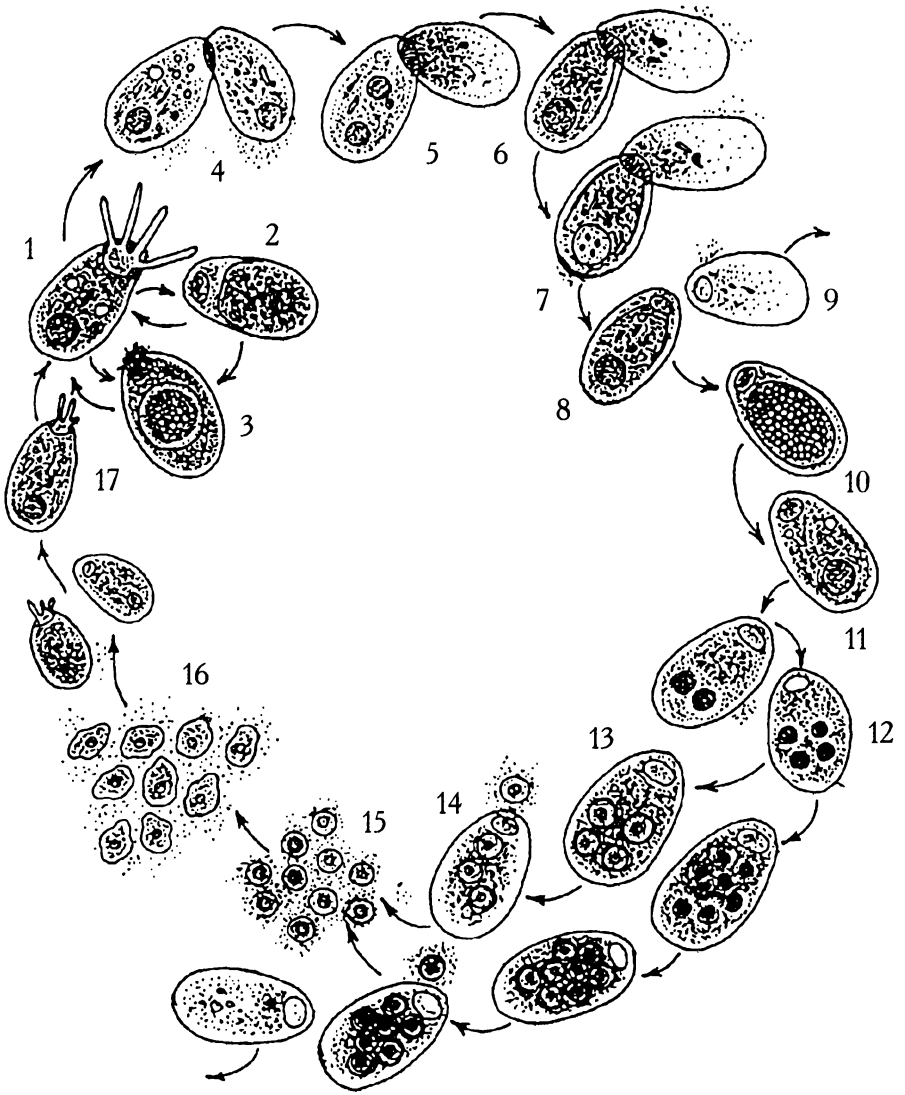


Рис. 35. Схема жизненного цикла *Corythion delamarei*:
1 – зрелый трофозоит; *2* – предциста; *3* – циста покоя; *4–6* –процесс копуляции трофозоитов и формирования синкариона; *7* – синкарион; *8* – формирование цистозиготы; *9* – пустая раковинка; *10* – цистозигота; *11* – особь, вышедшая из цисты; *12* – метагамные деления; *13* – споры в материнской раковинке; *14* – выход спор во внешнюю среду; *15* – споры во внешней среде; *16, 17* – молодые трофозоиты в процессе их роста и развития (*1–8* – диплоидная фаза жизненного цикла; *7–12* – процесс редукционного деления; *12–17* – гаплоидная фаза жизненного цикла)

слегка выпуклая, с другой («вентральной») чуть уплощена. Стенка раковинки образована мелкими кремнеземными пластинками (идиосомами) эллипсоидной формы. Их размер 1–2 мкм и они плотно прилегают друг к другу. Вершина раковины (фундус) слегка расширена, а противоположный ей передний конец сужен. Там на «вентральной» стороне, под углом 45° к продольной оси раковины, расположено устье, или эпистом. Он окружен хитиновыми зубчиками. Органеллы движения и захвата

пищи — 3–5 тонких не анастомозирующих филоподий. В цитоплазме ближе к вершине раковины располагается крупное сферическое ядро и типичный набор органелл, в том числе две сократительные вакуоли. Они лежат одна в правой, другая — в левой половине клетки, в средней ее части.

Длительность жизненного цикла *C. delamarei* в культуре при температуре 24 °С составляет менее месяца, большую часть его (около 17 суток) составляет репродуктивный период. Остальное время амебы находятся в стадии трофозоита, переживая период монотомического роста. Трофозоит может находиться в трех разных состояниях: активная амеба, предциста и инцистированная особь. Последние две формы существования вызваны необходимостью переживания неблагоприятных условий. Предциста — временная стадия между нормальным функционированием и превращением прямо внутри раковинки в цисту покоя, которая может существовать длительное время — до наступления благоприятных условий.

В репродуктивном цикле (см. рис. 35) участвуют только зрелые трофозоиты, сходные по размерам. Оба трофозоита совершенно ничем морфологически не отличаются друг от друга, выполняя в этом процессе функции гамет. Налицо разновидность изогамии. Имеется лишь одно «но»: одна из этих особей-гамет стационарна, тогда как другая — подвижна. Напрашивается желание назвать первую женской, а вторую — мужской особью. Подвижная особь филоподий не образует. Достигнув неподвижной, она укрепляется на ней с помощью слизи, выделяемой из устья. Оба трофозоита соединяются устье к устью и между ними образуется цитоплазматический мостик, что напоминает конъюгацию инфузорий. Этот процесс занимает около часа. Затем у подвижной особи начинаются активные движения цитоплазмы по направлению к цитоплазматическому мостику. Она начинает переливаться в раковинку пассивной особи, увлекая за собой ядро. Затем активное и пассивное ядра копулируют. Образуется синкарион и совершенно своеобразная морфоанатомическая структура, состоящая из цитоплазм обоих конъюгантов. Содержимое раковины одевается плотной оболочкой, образуя цистозиготу. Процесс ее формирования продолжается около суток. Вторая раковинка остается пустой. В цистозиготе хорошо заметно крупное ядро. Сократительные вакуоли не функционируют. Цитоплазма заполнена большим количеством питательных веществ. Так завершается сингамный период жизненного цикла. После этого начинается метагамный период. Происходит мейоз в виде двух последовательных метагамных делений. Внутри раковины образуются 4 одноядерные клетки, которые (уже митотически) могут поделиться еще раз. Это разновидность палинтомического деления, так как размер образовавшихся клеток (спор) равен примерно 7–9 мкм и немедленного роста не наблюдается. Далее происходит пассивное выведение (вплоть до случайных механических воздействий) спор из раковины. Они прорастают: из оболочки выходят амебоидные протрофозоиты размерами 5,5–6 мкм, имеющие псевдоподии, способные двигаться по субстрату и питаться. Начинается период монотомического роста. По его завершении взрослый трофозоит готов немедленно вступить в очередной репродуктивный период. Других разновидностей деления у *C. delamarei* не обнаружено.

Можно заключить, что для *C. delamarei* характерен жизненный цикл с зиготической редукцией, осложненный наличием раковины у амебы. В результате этого в репродуктивном процессе этого вида сочетаются изогамия с конъюгацией.

Отдельно следует остановиться на морских раковинных амебах из типа Granuloreticulosea, относимых к классу Foraminifera. К этому классу (лат. foramen, родительный падеж foraminis — отверстие, дыра, fero — носить) относится большая группа саркодовых простейших, насчитывающая, по разным источникам, от 20 до 30 тысяч современных и ископаемых видов, цитоплазма которых заключена в склеенную из песчинок (агглютинированную) или известковую раковину.

Цитоплазма фораминифер обычно бесцветная, иногда окрашена в розовый, желтый или оранжевый цвета. Она подразделяется на эктоплазму, довольно однородную по своей структуре, и эндоплазму. Эктоплазма служит местом образования псевдоподий. Псевдоподии фораминифер — ризоподии — представляют собой тонкие, разветвленные, корневидные, анастомозирующие ложноножки. Под электронным микроскопом они выглядят как пучок волоконец разного диаметра. Каждое волоконце окружено оболочкой. Разветвляются и анастомозируют те псевдоподии, что не связаны с субстратом. Они образуют своеобразную ловчую сеть, в которую попадают различные микроорганизмы и органический детрит. Переваривание нередко происходит вне раковины. Сливаясь между собой, ризоподии образуют сплошной слой цитоплазмы вокруг раковины, превращая ее во внутренний скелет простейшего (рис. 36 О).

Эндоплазма заполняет внутреннюю полость раковины и отличается более темной окраской и менее однородной структурой. Она содержит ядро (или ядра), органеллы, а также различные включения, среди которых паразитические микроорганизмы и микроскопические симбиотические водоросли — зооксантеллы (Dynophlagellata), которые поглощают углекислый газ, вырабатываемый фораминиферами в процессе обмена веществ, и выделяют кислород, необходимый последним для дыхания.

Раковина служит характернейшей чертой строения фораминифер. Именно ее форма у этих саркодовых обусловливает их своеобразие и колоссальное разнообразие. Размеры раковины колеблются от 0,02 мм до 11–12 и даже до 16 см (у ископаемых *Nummulites*). Строение раковины может быть относительно простым или достигать большой сложности (рис. 36).

Стенка раковины может быть склеена из мельчайших обломков (агглютинированной) или известковой. У первых стенка раковины имеет органическую основу из углеводно-протеинового комплекса (тектина), в который включены посторонние частицы разного минерального состава: зерна кварца, различных тяжелых минералов, пластинки слюды, карбонатов, скелетные иглы губок (спикулы), а также различный обломочный материал биологического происхождения (обломки спикул, раковинки других фораминифер, обломки раковин моллюсков и другой «строительный материал»). Фораминиферы так же, как и раковинные амебы, «заглатывают» во внутрь этот материал. Через некоторое время протоплазма разбухает и захваченные частицы выталкиваются на поверхность, где цементируются тектином, карбонатом кальция, окислами или карбонатом железа.

Большинство фораминифер имеют так называемую секреционную известковую раковину, стенка которой состоит из тектиновой основы, пропитанной минеральными солями, важнейшую роль среди которых имеет углекислый кальций в виде минералов кальцита или арагонита с различными количествами примеси углекислого магния и фосфата кальция и магния. Стенка известковых фораминифер по своему строению очень разнообразна. Различают несколько типов микроструктур раковины, а также типов ее образования в процессе роста фораминиферы.

У многих фораминифер стенка раковинки пористая. Поры могут быть простыми и сложными. У некоторых ископаемых форм стенка имеет альвеолярное (ячеистое) строение. Раковина может быть одно-, двух- и многокамерной. Возникновение многокамерности у фораминифер связано периодичностью роста цитоплазмы и раковины. Периоды усиленного роста чередуются с периодами покоя. Каждому периоду роста отвечает образование новой камеры, которая, как правило, бывает больше предыдущей. Форма и расположение камер относительно друг друга, расположение новой камеры и так называемой апертурной септы — перегородки, отделяющей новообразованную камеру от внешней среды, очень разнообразны и зависят от сложного комплекса внутренних и внешних факторов. Отверстие, при помощи

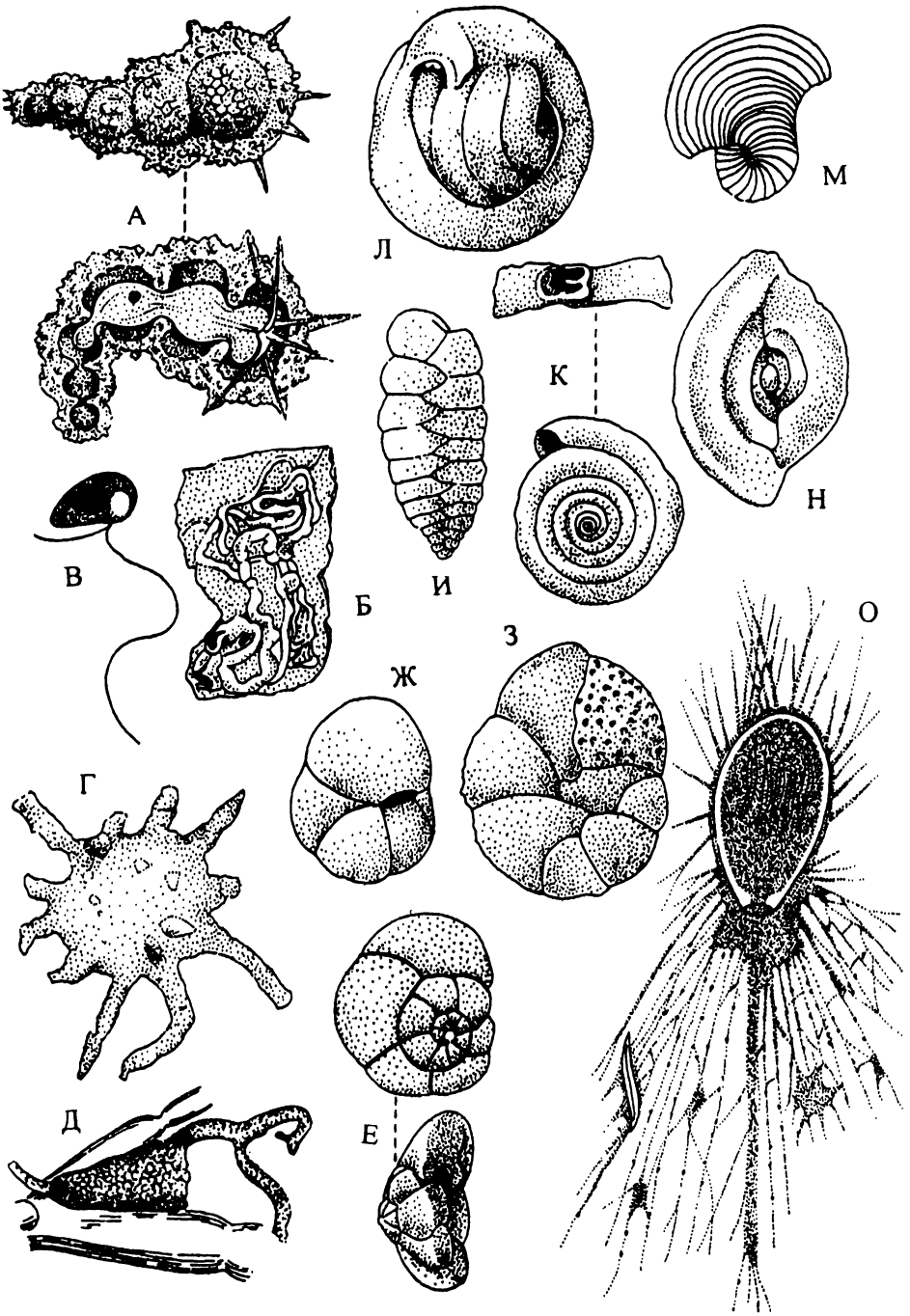


Рис. 36. Тип Granuloreticulosa, класс Foraminifera (Заренков, 1988):
А — *India serialis*, сверху и снизу; Б — обрастающая *Tolypammina*; В — двужгутиковая гамета фораминиферы *Iridia lucida*; Г — *Astrorhiza*; Д — прикрепленная *Saccodendrion*; Е — *Rosalina*; Ж, З — *Baggina*; И — *Textularia*; К — *Glonospira*; Л — *Spirillina*; М — *Peneroplis*; Н — *Spiriloculina*; О — псевдоподиальная сеть *Allogromia ovoidea*, захватившей диатомовых водорослей

которого цитоплазма сообщается с внешней средой, расположенное в конце однокамерной или в последней перегородке многокамерной раковины, носит название устья или апертуры.

Наиболее простой формой многокамерной раковины можно считать одноосную или однорядную, когда каждая последующая камера, имея форму шара как наиболее выгодную, обладающую наибольшим объемом при наименьшей поверхности, наращивается над предыдущей. Но у таких однорядных форм довольно велика опасность излома, особенно в местах пережимов. Эволюция формы раковины шла по пути, с одной стороны как бы охватывания новой, более крупной камерой, предыдущей или предыдущих, с другой — по пути закручивания в спираль. Форма таких спирально завитых раковин варьируется в очень широких пределах — от беспорядочно навивающихся в нескольких направлениях до плоских или улитковидных раковин.

Фораминиферы имеют жизненный цикл с промежуточной редукцией. Для каждого из двух равноправных поколений — диплоидного и гаплоидного — характерны некоторые особенности морфологии и анатомии. Это относится как к строению ядерного аппарата, так и к строению раковин обоих поколений.

Строение ядерного аппарата в пределах класса изучено недостаточно, но и несмотря на это обращает внимание его сильная вариабельность. Он неодинаков как у разных видов фораминифер, так и у диплоидного (агамонта) и гаплоидного (гамонта) поколений. Для агамонтов наиболее характерен ядерный дуализм. Он выражается в том, что после образования зиготы ее ядро претерпевает одно-два или более делений (диплоидный митоз), в результате чего образуются 2, 4 или более (до 20) диплоидных ядер. Часть нередко дегенерирует. Одно из ядер, образующихся после первых делений, увеличивается в размерах, в нем образуются ядрышки, и оно превращается в макронуклеус, т. е. в соматическое ядро. Макронуклеус может превышать объем мелких генеративных ядер в 2,5–10, а иногда в тысячи раз. Остальные ядра сохраняют свои первоначальную форму и размеры. Это генеративные ядра или микронуклеусы. Соматические ядра содержат в три раза больше РНК и протеина, чем генеративные, а количество ДНК в тех и других одинаково. Имеются различные отклонения от этого образца. Так, известны фораминиферы с полиплоидными соматическими ядрами или имеющие несколько макронуклеусов.

У гаплоидных гамонтов ядерный дуализм, как правило, отсутствует. В этом случае имеется лишь единственное ядро.

Соматическое ядро управляет текущим обменом веществ, а генеративные сохраняют и передают наследственную информацию следующему поколению. Если в многоядерной фораминифере убить соматическое ядро, оно образуется заново из генеративных ядер. Если же убить генеративные ядра, клетка живет нормально, но потом погибает, не оставив потомства. Следовательно, ядерная дифференцировка необратима.

Жизненный цикл протекает следующим образом (рис. 37). Из зиготы развивается диплоидный агамонт. Его рост и развитие сопровождается формированием ядерного аппарата в результате того, что ядро зиготы претерпевает так называемые метагамные митотические деления. Первая камера диплоидной особи всегда меньше, чем гаплоидной. Поэтому агамонты называются также микросферическими фораминиферами. После завершения формирования взрослого агамонта происходит мейоз. В нем участвуют только генеративные ядра. Макронуклеусы дегенерируют. Поскольку генеративных ядер много, мейозы в них идут асинхронно и в одной особи в каждый данный момент могут присутствовать и гаплоидные, и диплоидные ядра. Из-за этого весь процесс агамогонии — образования гаплоидных агамонтов — растянут во времени. Одновременно с мейозами уже имеющиеся гаплоидные ядра могут делиться митотически. В результате, например, у *Cibicides lobatulus* могут образовать-

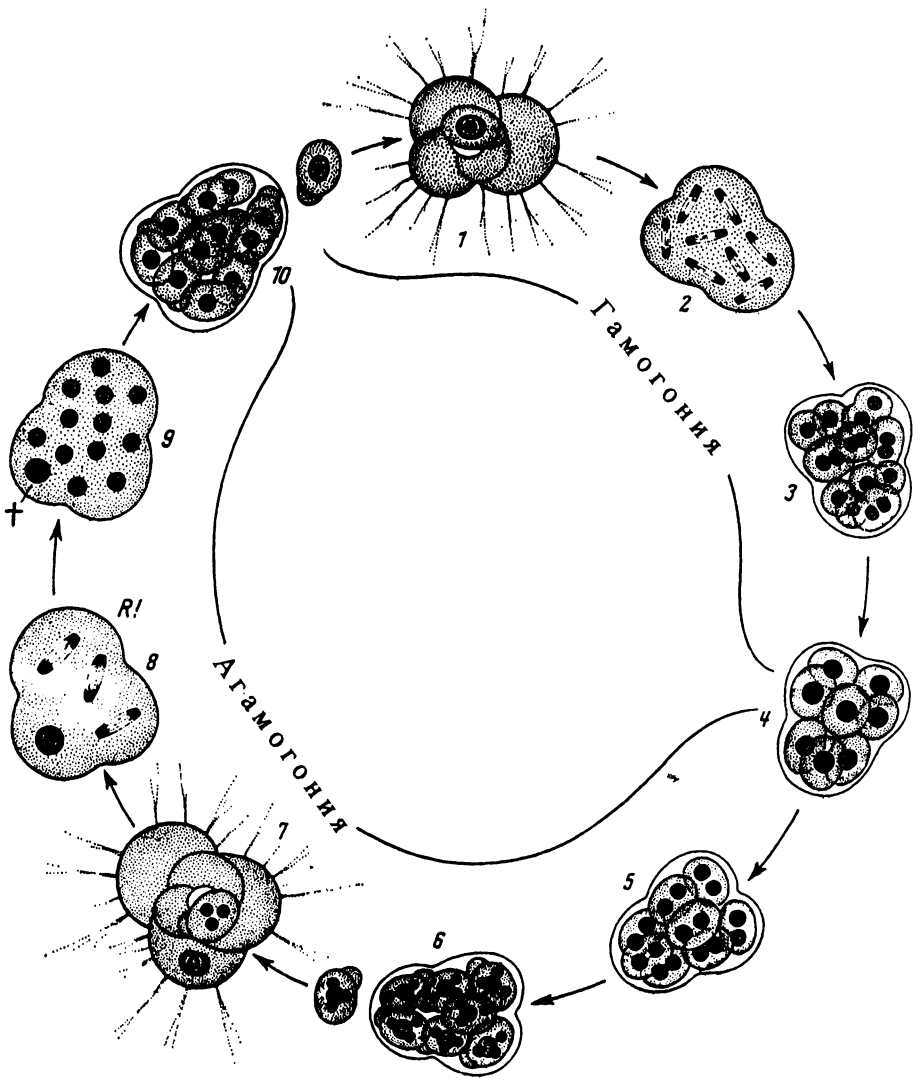


Рис. 37. Тип Granuloreticulosa, класс Foraminifera. Жизненный цикл *Rotaliella heterocaryotica* (Grell, 1993): *1* — взрослый одноядерный гамонт; *2* — митозы периода гамогонии; *3* — автогамная копуляция гамет; *4* — зиготы; *5* — двуядерные агамонты; *6* — четырехядерные агамонты; *7* — взрослый агамонт; *8* — первое мейотическое деление; *9* — конец второго мейотического деления; *10* — агаметы (молодые гамонты) († — дегенерирующее соматическое ядро)

ся 2–3 тысячи генеративных ядер, из которых, правда, разовьются лишь около тысячи молодых гамонтов.

Агамета отделяется от материнской особи, образуя одновременно вокруг себя первую камеру раковины, заметно более крупную, чем у агамонта. Поэтому развивающиеся из агаметы гамонты называют также мегалосферическими особями.

Гамонт растет, завершает свое развитие и приступает к гаметогенезу. Ядра делятся митотически. После завершения митозов вся раковина заполнена ядрами будущих гамет. Вокруг них обособляется цитоплазма и формируются два жгутика. Этот

процесс напоминает шизогонию. Гаметы выходят обычно через устье раковины или через отверстия в стенках разрушающегося гамонта.

Далее следует копуляция гамет. Цикл завершается.

У фораминифер, обитающих в зонах с умеренным климатом, жизненный цикл чаще всего годичен, стадии его сезонны. Диплоидные формы живут зимой, весной и летом (период агамогонии). В это время из агамет развиваются гаплоидные гамонты. Гамогония у большинства изученных видов начинается осенью, с понижением температуры, но может встречаться и летом. Ее длительность — 24–30 часов.

У *Rotaliella elatiana* — мелкой тропической фораминиферы из северной части Красного моря — описанный выше классический гетерофазный жизненный цикл длится всего 6–7 суток. Стадия гамонта занимает в нем 24 часа.

Фораминиферы исключительно морские животные. Большая часть из них живет в нормально соленых бассейнах и не переносит колебаний солености. Некоторые виды приспособились к жизни в Красном море с его повышенной соленостью и, напротив, в Черном и Каспийском морях, соленость воды в которых понижена. Обнаружены несколько видов фораминифер в грунтовых водах некоторых районов Средней Азии. Считается, что это реликты так называемого акчагыльского бассейна, существовавшего когда-то на территории нынешней пустыни Каракумы.

Среди фораминифер абсолютно преобладают свободноживущие, хотя известны эктопаразитические виды (например, *Oolina marginata*), поселяющиеся на других фораминиферах. Большая часть фораминифер — донные формы. Они возникли и сложились как раз в результате перехода к жизни на дне и полупассивному добыванию пищи. В результате этого и возник их скелет, как орган пассивной защиты, а затем и опора заметно более крупного тела, чем у жгутиконосцев. Это и сделало их недосягаемыми для монадных хищников.

Позднее некоторые фораминиферы перешли к обитанию в толще воды. Это характерно для представителей отряда Globigerinida. Представители отряда имеют раковину, состоящую из серии сферических камер с легкой, пористой стенкой. Молодые глобигерины ведут донный образ жизни и имеют типичные, гибкие анастомозирующие псевдоподии. Затем внутрь псевдоподии начинает врастать от раковинки известковая игла, которая постепенно удлиняется в течение онтогенеза. Псевдоподии сильно вытягиваются (длина их во много раз превышает диаметр раковинки) и почти перестают анастомозировать. Они жесткие, закреплены неподвижно. Это помогает глобигерине пассивно удерживаться в верхнем двухсотметровом слое воды, не опускаясь ниже этой границы и в ночное время. Днем они подымаются ближе к поверхности воды, по-видимому, с помощью специального так называемого флотирующего механизма, который видимо, запускается светом. В период агамо- или гамогонии раковинки теряют иглы и опускаются на дно.

Как уже упоминалось, в настоящее время известно около 30 тысяч видов фораминифер, подразделяемых на 750 семейств. Две трети их — ископаемые. Последние относятся к важнейшим породообразующим ископаемым животным. Например, весь северный Египет расположен на известковом массиве, состоящем из так называемых нуммулитовых известняков. *Nummulithes* — ископаемые фораминиферы, диаметр которых достигал 16 см. Именно из них построены все египетские пирамиды. Наполеон Бонапарт, получивший прекрасное математическое образование, будучи в Египте, подсчитал, что каменных блоков, пошедших на постройку трех самых высоких пирамид из окрестностей города Гизы: Хеопса, его сына Хафра и его внука Менекаура, хватило бы на то, чтобы опоясать всю Францию стеной высотой 3 м и толщиной 30 см.

Из фораминиферных известняков построены белостенные храмы и дворцы Владимиро-Суздальской Руси, старой Москвы, дома Севастополя, многочисленные старинные дома Парижа, Рима, Вены и других городов. Из таких известняков состо-

ят Пиренеи и Альпы, горы и нагорья Северной Африки, пояса гор, тянущихся через Кавказ в Среднюю Азию, включая в себя Гималаи. Сам Эверест состоит из мириадов раковинок фораминифер.

Миллионолетний процесс образования пород, содержащих раковины фораминифер, не прервался и сегодня. Мириады фораминифер заселяют дно и толщу Мирового океана, захораниваясь после смерти в донных отложениях. Гигантские пространства его дна в умеренном и тропическом поясах, особенно на глубинах до 4000 м, выстланы многометровыми пластами так называемых глобигериновых илов. Само название говорит о том, что в этих осадках преобладают раковинки маленьких планктонных глобигерин, усеивающих дно океана.

Надтип ACTINOPODA

В состав надтипа входят в основном полиэнергидные, большей частью одиночные, реже колониальные свободноживущие простейшие. Современные формы преимущественно живут в планктоне. Встречаются, правда и прикрепленные к субстрату виды. Все представители надтипа имеют вегетативные жгутиковые формы.

Входящие в надтип простейшие объединены наличием особой разновидности псевдоподий — аксоподий (также см. выше). Ранее этот признак считали очень важным для характеристики группы. Однако в настоящее время обнаружены инфузории (представители класса Suctoria), ловчие щупальца которых также содержат аксоподии, состоящие из серий причудливым образом, но закономерно соединяющихся микротрубочек. Комплексы микротрубочек, но соединяющихся случайным образом, обнаруживаются и в ретикулоподиях тех видов фораминифер, которые приспособились к парению в толще воды. Это заставляет предположить, что актиноподные саркодовые — сборная гетерогенная группа, представляющая собой так называемую жизненную форму, то есть совокупность видов, не связанных родством, но характеризующихся сходством адаптаций благодаря обитанию в одной адаптивной зоне. Особенно проблематичны с этой точки зрения формы, объединяемые в тип Heliozoa. Из-за этого в данном учебнике они не рассматриваются.

Тип Radiolaria

По строению цитоплазмы, аксоподий, ядерного аппарата, а также скелета и его составу тип подразделяется на два подтипа: Acantharia и Euradiolaria. Некоторые авторы считают их даже двумя отдельными типами. Из Euradiolaria в качестве отдельного подтипа Taxopoda выделяют также вид *Sticholonche zanclea*, обитающий в Средиземном море.

Подтип Acantharia

Акантарии — сравнительно крупные простейшие (от 0,16 до 2,5 мм, но преобладающие размеры 0,2–0,7 мм), ведущие планктонный образ жизни в поверхностных слоях океанов и морей. Объем группы невелик. В нее входят всего 142 вида. Значительная их часть имеет циркумтропическое распространение, то есть они встречаются в тропической зоне всех трех океанов — Атлантического, Индийского и Тихого. Их замечательно описал крупнейший исследователь этой группы В. Т. Шевяков: «Только под микроскопом при малом увеличении полностью проявляется великолепие этих одноклеточных организмов. Обнаруживаются округлые, эллипсоидальные или веретеновидные, прозрачные или окрашенные — смарагдово-зеленые, от рубиново до вишнево-красного, золотисто-желтые, фиолетовые или коричневые плазматические тела, из центра которых лучеобразно расходится в виде игольчатой звезды скелет из прозрачной гомогенной стекловидной субстанции».

Форма тела акантарий определяется игольчатым скелетом, построенным по радиальному типу, и располагающейся вокруг него цитоплазмой. Распределение игл и связанных с ним конусовидных выступов цитоплазматического тела не случайно. Если на конце каждой иглы акантарии построить перпендикулярную к ней плоскость, то тело окажется заключенным в 20-гранный многогранник. Лишь представители отряда Holacantha обладают способностью амебоидно изменять форму тела. У остальных акантарий форма тела постоянна и зависит от формы и размеров скелетных игл. Если все иглы одинакового размера, то форма тела акантарий приближается к условно-шаровидной (вернее правильно-звездчатой) форме. Если две или четыре иглы резко выделяются среди остальных большими размерами, тело приобретает эллипсоидальную, веретеновидную, ромбическую или даже пластинчатую форму.

Число игл скелета у акантарий не только постоянно (10 диаметральных или 20 радиальных), но и располагается так геометрически правильно, что эта закономерность была названа Э. Геккелем «законом Мюллера» (по имени немецкого исследователя, впервые описавшего эту закономерность). У большинства акантарий (92 % видов) скелет образован 20 радиальными иглами, сходящимися в центре и соединяющимися там разными способами. У небольшого количества видов имеется 10 игл, пронзающих цитоплазматическое тело насквозь, также взаимодействуя между собой в месте пересечения ими центральной части тела различным способом — от простого соприкосновения до образования звезды с расходящимися от единого центра лучами (рис. 38 Б, Г; 39 Г).

Концы игл выступают в строго определенных местах шаровидного тела Acantharia. Они размещены вдоль пяти параллельных окружностей («параллелей»), расположенных соответственно широтам 0,30 и 60°. По аналогии с очертанием земной сферы эти окружности получили название экваториальной (одна) — ей соответствуют четыре экваториальные радиальные иглы; тропических (две) — им соответствуют восемь тропических радиальных игл по четыре в каждом полушарии, и полярных (две) — им соответствуют восемь полярных радиальных игл по четыре в каждом полушарии.

При условии строгого соблюдения пространственной структуры скелета строение самих игл очень сильно варьируется. У разных акантарий они отличаются по длине, толщине, поперечному сечению. Почти у половины видов акантарий образуется дополнительный скелет в виде панциря или решетчатой раковинки, обеспечивающих более надежную защиту цитоплазматического тела и всех органоидов. Такой панцирь образуется за счет срастания боковых отростков радиальных игл. Эти отростки называются апофизами. Форма и степень развития апофизов очень разнообразны.

По внешнему виду и по способу образования различают два типа панцирей: ажурные, очень тонкие решетчатые раковинки и массивные, толстостенные.

Скелет акантарий состоит из сульфата стронция в виде минерала целестина. Рентгенографические исследования показали, что каждая игла представляет собой монокристалл целестина. Кроме сульфата стронция в состав скелета некоторых акантарий входит сульфат бария. И сульфат бария, и сульфат стронция имеют удельный вес заметно больший, чем углекислый кальций или окись кремния, столь обычные в скелетах других простейших. Это принципиально важно значение для функционирования гидростатического аппарата акантарий.

В ископаемом состоянии, как и в современных осадках океанов, скелеты акантарий не обнаружены из-за высокой растворимости сульфата стронция в морской воде.

Цитоплазма акантарий состоит из двух основных частей — эндоплазмы и эктоплазмы, которые отличаются между собой и обнаруживают сложную внутреннюю структуру.

Эндоплазма — внутренняя, тонкозернистая, часто сильно пигментированная часть цитоплазмы, в которой располагаются многочисленные ядра, аппарат Гольджи,

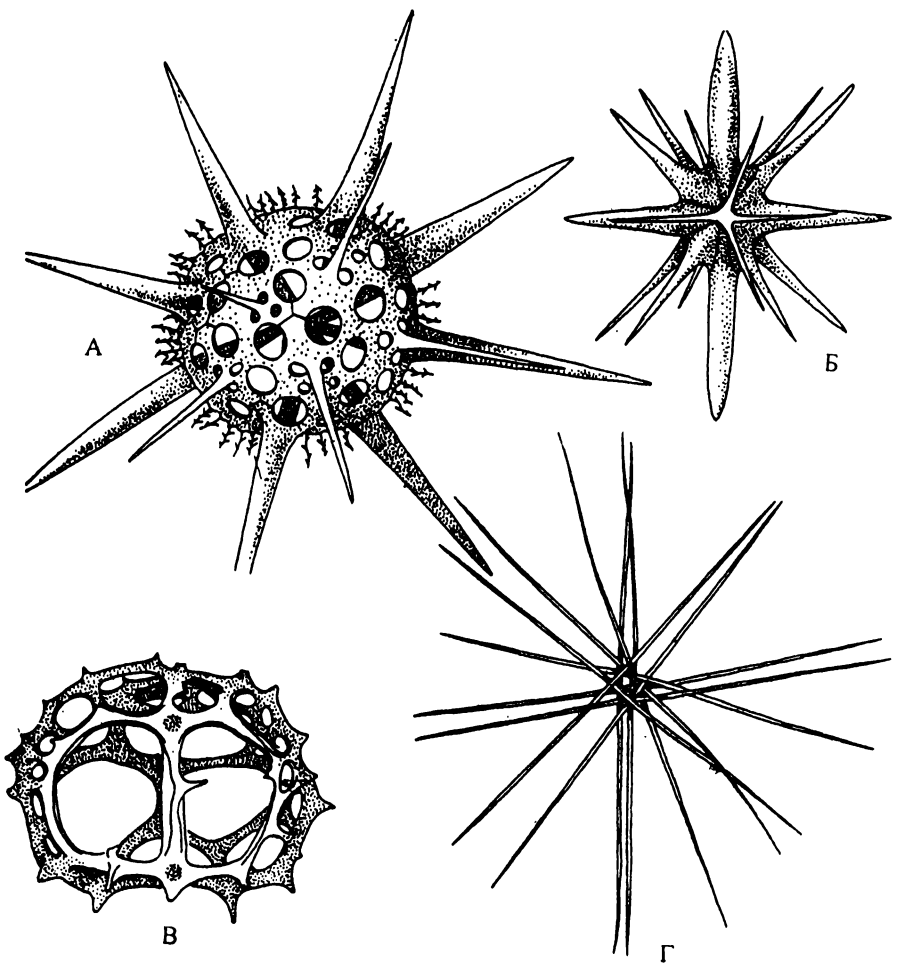


Рис. 38. Тип Radiolaria (Заренков, 1988):
А — радиолярия *Lychnaspis polyancistrata*; Б — акантария *Lonchostaurus rhombicus*; В — радиолярия *Nephrospyrys pervia*; Г — акантария — *Acanthochiasma fusiformis*

митохондрии, пищеварительные вакуоли и центральный аппарат аксоподиальной системы — аксопласт. Там же имеются постоянные (жировые капли) и временные включения (зерна пигмента и т. п.), а также симбиотические водоросли — зооксантеллы.

Количество ядер в онтогенезе акантарий колеблется от одного до, возможно, нескольких тысяч. Меняются и их размеры (подробнее — ниже). Ядерный дуализм отсутствует. Аксопласт — сферический, довольно массивный органоид, лежит в центре эндоплазмы. Он окружает основание радиальных игл и от него радиально отходят центральные части аксоподий — аксонемы. Их дистальная часть входит уже в состав эктоплазмы.

Эктоплазма у большинства акантарий очень четко отделяется от эндоплазмы и может быть подразделена на собственно эктоплазму и лежащую снаружи от нее калимму.

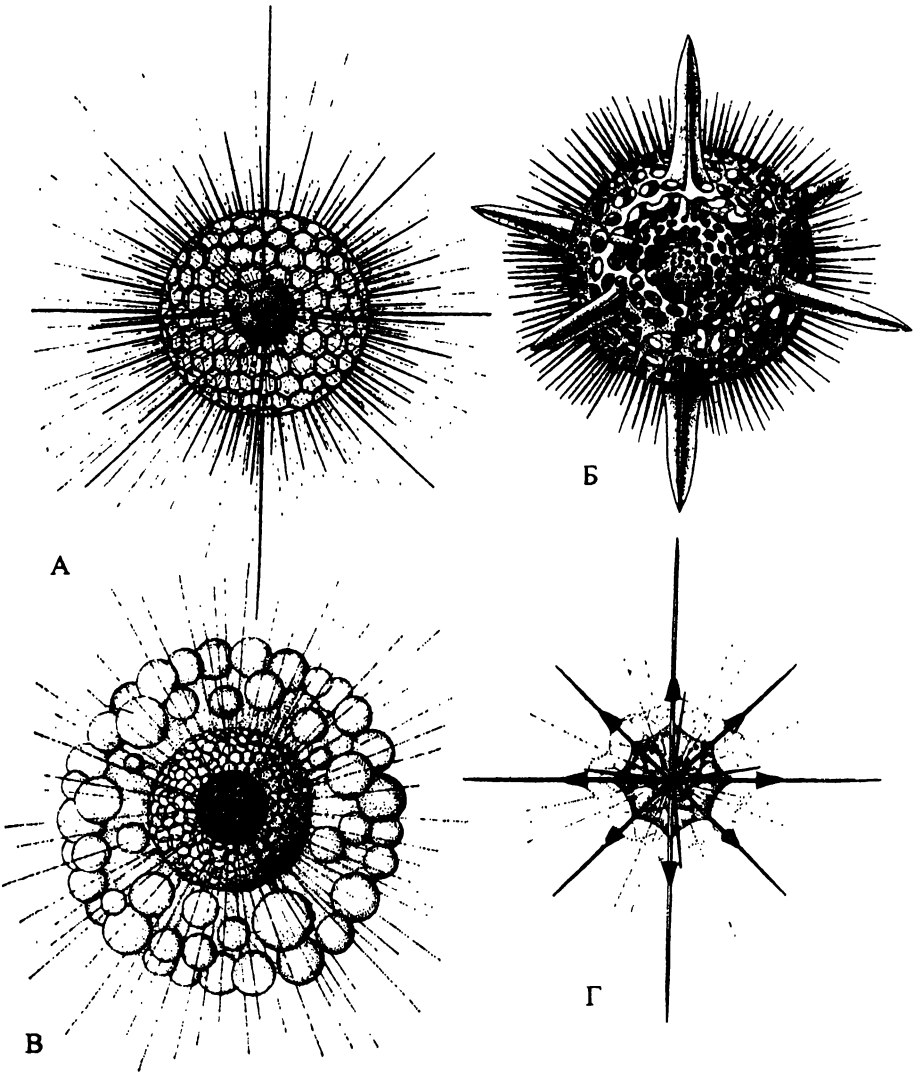


Рис. 39. Тип Radiolaria (Grell, 1993):
А — *Heliosphaera actinota*; Б — *Hexacontium asteracanthion*; В — *Thalassicola nucleata*; Г — *Acanthometra elastica*

Собственно эктоплазма представляет собой более плотный по сравнению с эндоплазмой мелкозернистый срединный слой, однородный и прозрачный только на тонких участках филлоподий. Последние отходят радиально в виде мощных многократно разветвленных тяжей или отдельных тонких нитей, придавая всему телу акантарии зведчатую лучистую форму. У наиболее специализированных представителей акантарий внутренняя часть эктоплазмы имеет ячеистую структуру, образуя так называемый альвеолярный слой, наружная поверхность которого служит мембраной центральной капсулы. Через отверстия, имеющиеся в ней, проходят радиальные иглы. Часть заключенной внутри этой капсулы эктоплазмы называется саркоматриксом. Именно от него отходят филлоподии. Последние пронизывают лежащую кнаружи

от эктоплазмы калимму — всегда четко выраженный прозрачный студенистый слой периферической цитоплазмы.

Как уже упоминалось выше, акантариям присущи псевдоподии двух видов — филлоподии и аксоподии. Филлоподии образуют в студенистой калимме сложную эктоплазматическую сеть, пронизывающую ее насквозь и за ее пределами заканчивающуюся тончайшими разветвлениями. Их основная функция — захват и перемещение пищи в эктоплазму, а также удаление переваренных остатков.

Аксоподии обнаружены у акантарий еще в прошлом веке и в настоящее время хорошо изучены не только на световом, но и на субмикроскопическом уровне. В световом микроскопе они выглядят, как прямые, неветвящиеся и неанастомозирующие псевдоподии, способные к сокращению. По всей длине аксоподий на их поверхности образуются небольшие утолщения, хорошо видимые при их сокращении. Электронная микроскопия позволила обнаружить, что аксоподии состоят из двух частей — более плотной внутренней, аксонемы и одевающей аксонему снаружи подвижной жидкой цитоплазмы эктоплазматического происхождения — реоплазмы.

Аксонема представляет собой сложно устроенную объемную структуру из очень большого количества микротрубочек, отходящих от аксопласта. Микротрубочки построены из большего или меньшего количества миофибрилл, составляющих их стенку. Отдельные микротрубочки соединяются фибриллами, образующими так называемые «мостики связи». Количество этих мостиков может сильно варьироваться. На поперечном срезе видно, что совокупность соединяющихся между собой микротрубочек формирует сложные, причудливые, но правильные фигуры. В результате возникает огромное разнообразие аксонем. Несмотря на это, строение аксонемы у различных форм достаточно постоянно и имеет таксономическое значение.

Считают, что главная функция аксоподий — обеспечение плавучести животного, парящего в воде, ведущего так называемый флотирующий образ жизни. Втягивание и вытягивание аксоподий приводит к изменению общей площади поверхности тела. Это позволяет регулировать плавучесть животного.

Такой механизм, присущий всем Actinopoda, у акантарий дополняется уникальным аппаратом для вертикальных перемещений — калиммой с ее дериватами. Важнейший из них — эктоплазматический кортекс, представляющий собой периферический фибриллярный слой калиммы. Фибриллы кортекса размещены в определенном порядке, который отличен у представителей разных таксономических групп акантарий. Различают два типа фибрилл — кольцевые и радиальные. Радиальные расходятся от вершины конусовидных выступов калиммы, образующихся в местах ее соединения с пронизывающими калимму радиальными иглами скелета. Они тянутся к основанию выступа, где соприкасаются с более ясно выраженными кольцевыми фибриллами. Число радиальных фибрилл, как правило, достигает 18–24. Кольцевые фибриллы окружают каждую радиальную иглу в виде правильных, вложенных друг в друга шестиугольников. В результате вся поверхность калиммы представляет собой сложный комплекс из 20 конусовидных выступов с шестиугольными основаниями, касающимися друг друга. Эктоплазматический кортекс — упругая сеть, одевающая тело акантарии, соединен с апикальной частью иглы специальными органеллами цилиндрической формы, видными и в световой микроскоп — мионемами. Число мионем у каждой иглы варьируется от вида к виду. Они способны к сокращению, укорачиваясь при этом в 5–8 раз.

Опыты показали, что сокращение мионем приводит к растягиванию калиммы, увеличению поверхности тела и всплыванию животного. Расслабление и растягивание их, напротив, приводит к «проваливанию», так как погружение происходит с заметно большей скоростью, чем подъем. Это объясняется наличием у акантарий тяжелого стронциево-бариевого скелета.

Жизненный цикл акантарий изучен плохо. Известно, что половой процесс у них существует и происходит путем слияния гамет. Образующаяся зигота имеет 4 жгутика, которые затем утрачиваются. Считается, что, утратив жгутики, зигота опускается на дно, на илистые грунты на глубинах 100–400 м. Самые молодые пойманные акантарии имели размеры 0,006–0,012 мм. Они обладали одним (первичным) ядром, окруженным гомогенной цитоплазмой, на поверхности которой уже заметна калимма. Внутри ядра имеется скелет в виде единого образования — 20-лучевой звезды. Концы лучей достигают калиммы.

По мере роста и развития скелета первичное ядро акантарии многократно делится, в результате чего образуются крупные вторичные ядра диаметром 0,012–0,015 мм. При дальнейшем их делении происходит увеличение числа ядер, сначала располагающихся в два, а затем в три ряда. Размеры их достигают 0,06–0,08 мм. У взрослых форм число ядер в эндоплазме превышает 100. При дальнейших делениях ядра уменьшаются в размерах до 0,03–0,04 мм. Однако деление ядер на этом не заканчивается, число их в дальнейшем превышает тысячу и более. Этот процесс продолжается в течение всей жизни акантарий и в конечном итоге приводит к образованию бесчисленных мелких (0,002 мм) ядер, заполняющих всю цитоплазму и принимающих участие в образовании одноклеточных гамет. Наблюдаются и морфологические изменения. Цитоплазма становится однородной и непрозрачной, все псевдоподии (и филлоподии, и аксоподии) втягиваются, из цитоплазмы выбрасываются все включения. Примерно в это время происходит половой процесс у симбионтных зооксантелл, живущих в цитоплазме акантарий. Каждая из них образует по 40 зооспор, покидающих хозяина. Так заканчивается жизненный цикл акантарий. В Средиземном море гаметы образуются раз в году, чаще всего зимой или ранней весной.

— *Подтип Euradiolaria* —

Собственно радиолярии первоначально были известны как ископаемые микроорганизмы. Долгое время находили только остатки их кремневых скелетов, которые представляли собой простые или сложные пористые шары. Из-за этого они получили вначале название Polycystinae (многодырчатые). Лишь обнаружение современных радиолярий в планктоне, в частности, Средиземного моря, позволило придти к выводу, что главным отличительным признаком их служит не столько скелет, сколько строение цитоплазматического тела и, прежде всего, радиально направленные псевдоподии. Отсюда и ведет происхождение современное название: радиолярии (Radiolaria) или лучевики.

Ныне живущие радиолярии, количество видов которых превышает 5000, обитают исключительно в полносоленых теплых морях. Размеры одиночных форм, которые абсолютно преобладают среди них, колеблются от нескольких десятых до 1–3 мм в поперечнике. Колониальные бесскелетные формы достигают 4–6 см в диаметре (рис. 38 А, В; 39 А–В).

Строение тела радиолярий изучено еще недостаточно, так как многие формы до сих пор известны лишь по их скелетам.

Скелет радиолярий состоит из гидроокиси кремния с большей или меньшей примесью органического вещества. Точный химический состав скелета еще не установлен. Он очень сложен, отличается изяществом и красотой. Формы скелета чрезвычайно разнообразны. Он закладывается в эктоплазме в виде отдельных минеральных иголочек. Различают несколько типов скелетов. У насселярий он имеет вид башенки, шлема. Скелет феодарий состоит из полых трубчатых игл, лежащих радиально, и перекладин, иногда образующих сплошной панцирь. У спумеллярий скелет шаровидный, дисковидный, овальный, цилиндрический, с одной или несколькими скелетны-

ми сферами. Несмотря на то что скелет радиолярий внутренний, его часто называют раковинкой. Стенки раковинки могут представлять собой пористые пластинки. Известны скелеты в виде тончайших сеток и «губчатые», составленные из большого числа соединяющихся под разными углами перекладин. Последние напоминают микроструктуру костной ткани позвоночных или скелетов губок. У ископаемых радиолярий скелеты тем более массивны, чем в более древних слоях они обнаружены.

У всех изученных форм цитоплазма поделена на две части: эндоплазму, содержащую ядро, и эктоплазму; они разделены толстой оболочкой. Эндоплазма содержит много диктиосом — мембранных комплексов, образующих аппарат Гольджи, большое количество пузырьков, одетых мембранами, пищеварительные вакуоли, капли жира, пигментные гранулы и большие кристаллы. Она выглядит в целом более плотной, чем эктоплазма. Проходящие сквозь эндоплазму аксоподии как бы подразделяют ее на отдельные секторы.

Эктоплазма светлее, прозрачнее. В ней имеется некоторое количество митохондрий и больших пищеварительных вакуолей. Вблизи них, а также под клеточной мембраной, одевающей аксоподии, лежат маленькие органеллы — кинетоцисты, играющие важную роль в переваривании добычи.

Оболочка центральной капсулы, заключающей в себе эндоплазму и ядро, довольно толстая (около 1 мкм у некоторых видов). Она состоит из нескольких слоев полисахаридно-белковых комплексов (мукопротеинов). С внутренней стороны она подстилается уплощенными цистернами эндоплазматической сети. Стенка капсулы не сплошная. Она построена из многоугольных пластинок, между которыми просачивается наружу цитоплазма, образуя эктоплазму. Наличие швов делает возможным разрастание центральной капсулы при росте данной особи. Пластинки прободены сложными образованиями, которые названы фузулами. Через них проходят аксонемы аксоподий. Они также позволяют проникать в эндоплазму продуктам пищеварения по реоплазматической системе, которая, в общем, подобна той, что имеется и у акантарий.

Фузулы могут быть более или менее равномерно распределены по всей поверхности центральной капсулы или собраны на одном из полюсов. Положение и число фузул зависит от особенностей аксоподиальной системы. Фузулы представляют собой цилиндрические отверстия в стенке капсулы. Внутри фузулы проходят микротрубочки аксоподиальной системы и большие каналы с реоплазмой. У некоторых видов радиолярий фузулы лишены микротрубочек. Это происходит из-за того, что у них центр микротрубочек (аксопласт) находится снаружи от капсулярной оболочки.

В цитоплазме радиолярий, кроме органелл и прочих включений, всегда присутствуют симбиотические и паразитические динофлагелляты. Паразитические *Syndinium* и *Amoebophrya*, утратившие черты, свойственные динофлагеллятам, обитают внутри центральной капсулы. В экстракапсулярной цитоплазме (эктоплазме) обитают симбиотические зооксантеллы. Их мелкие зооспоры ранее принимали за гаметы радиолярий. Исследования показали, что радиолярии могут ассимилировать органическое вещество, получаемое симбионтами в процессе фотосинтеза.

Аксоподиальная система, как и у акантарий, состоит из аксонем и аксопласта, из которого они образуются. Аксопласт представляет собой электронно-плотное вещество (то есть непрозрачное при исследовании с помощью электронного микроскопа), сложенное из белковых миофибрилл. Строение аксопласта и его положение в теле радиолярий играет очень важную роль, так как он принимает участие в метаболизме кремния. Аксопласт может быть единым (внутрикапсулярным (центральным), внутриядерным или околоядерным) или же состоять из элементарных аксопластов, располагающихся или внутри центральной капсулы на ядерной оболочке, или

снаружи от капсулы. В последнем случае он приурочен к фузулам, локализуясь или внутри их, или вокруг фузул. Аксонема — упругая осевая нить аксоподии, состоящая из пучка микротрубочек, окружена жидкой цитоплазмой, имеющей многочисленные митохондрии. Совокупность микротрубочек, слагающих аксонему, при жизни радиолярии образует стабильную ассоциацию благодаря мостикам, которые соединяют их между собой. Благодаря этому микротрубочки могут образовывать различные фигуры, характерные для отдельных групп радиолярий. На поперечном срезе некоторые из конструкций, образованных микротрубочками и соединяющими их мостиками, напоминают, например, колесо турбины.

Аксоподии проходят через фузулы и пронизывают эктоплазму, выходя далеко за пределы организма, обычно в двое дальше, чем длина скелетных игл.

Функции аксоподий разнообразны. Главная из них — флотирующая. В период спорогенеза радиолярии опускаются на дно сосуда, потому что они теряют эктоплазму и аксоподии. Аксоподии принимают участие в поимке добычи, переносят частицы кремния при построении раковины, осуществляют транспорт вакуолей и продуктов метаболизма вдоль их оси своей реоплазматической частью.

Ядро радиолярий очень крупное и располагается внутри центральной капсулы. Оно имеет своеобразную складчатую оболочку, а его диаметр, например, у *Thalassicola spumila*, достигает 150 мкм. Это говорит о полиплоидности ядра. В течение вегетативного периода онтогенеза ядро прогрессивно увеличивается.

Жизненный цикл радиолярий завершается спорогенезом. Он начинается с образования в большом вегетативном ядре центрального кинетического центра. Хромосомы располагаются радиально от него. Внезапно центральная фигура исчезает, и появляются многочисленные центриоли на периферии ядерной сферы. Происходит деполиплоидизация или сегрегация генома. Число хромосом прогрессивно уменьшается с каждым делением, пока не образуются споры, в каждой из которых всего по нескольку хромосом. Споры имеют грушевидную форму и несут на переднем конце два жгутика. Один из них образует спираль вокруг тела. Внутри споры имеется большой кристаллоид сульфата стронция, что увеличивает сходство радиолярий с акантариями.

Спорогенез может быть прямым, то есть споры образуются внутри центральной капсулы, которая разрывается и выпускает бродяжек прямо в воду. Вторая форма — так называемый запаздывающий спорогенез. В этом случае он начинается с вытягивания центральной капсулы в длинную трубку и ее делением на несколько центральных капсул («колониальная стадия»). Споры выходят лишь из маленьких капсул.

Половой процесс у радиолярий наблюдать не удалось.

Пищей радиоляриям служат различные мелкие организмы (зеленые жгутиконосцы, диатомеи, инфузории-тинтиниды), но иногда в их цитоплазме обнаруживаются такие относительно крупные животные, как планктонные ракообразные и т. п.

Радиолярии широко распространены в Мировом океане. Так, лишь один из видов — колониальная *Colossomum inermis* — в Аденском заливе образует концентрации в 20 000 колоний в 1 м^3, а Девисовом проливе их численность достигала 2–3 тысяч на 1 м^3. Неудивительно, что за сотни миллионов лет своей истории скелеты радиолярий, упавшие на дно и захороненные в осадках, приняли участие в формировании целого ряда горных пород и минералов. В современных морях дно океана на глубинах более 4000 м выстлано так называемыми радиоляриевыми илами, в которых полностью доминируют их остатки.

Скелеты радиолярий принимали участие в накоплении таких осадочных горных пород, как радиоляриты, трепел, опоки, фосфориты. Они присутствуют в кремнисто-известковистых глинах, кремнистых известняках и т. п.

Предполагают, что предками радиолярий были донные формы, ведущие сидячий, прикрепленный к субстрату образ жизни. Это привело к выработке мощной, толсто-

стенной раковинки с губчатыми и многослойными пористыми стенками. Они характеризовались одноосной симметрией и капсулой с одним большим отверстием для аксоподий, входящих в состав стебелька прикрепления. Лишь позднее радиолярии перешли к планктонному образу жизни, что привело к утончению стенки раковинки и появлению лучистой симметрии.

— *Подтип Taxopoda* —

В состав этого подтипа входит единственный класс Sticholonche с единственным отрядом Sticholonchida, единственным родом и видом *Sticholonche zanclea*. Его относили ранее к радиоляриям. Выделен он потому, что у Sticholonche имеется своеобразная, пронизанная многочисленными порами, центральная капсула из хитиноидного вещества, к которой 18–20 пучками, образуя розетки, прикреплены полые радиальные иглы. Цельной раковинки как у радиолярий и многих акантарий не образуется. Скелет по составу ближе к скелету радиолярий, так как состоит из кремнезема.

С радиоляриями Sticholonche сближает также наличие единственного ядра, занимающего большую часть центральной капсулы. Непосредственно к нему, с помощью своеобразных суставных поверхностей, подвижно причленяются аксоподии. В результате этого вокруг ядра образуется своеобразное сложное образование — перинуклеарная поверхность — со специальными шестиугольными чашечками — суставными менисками. К ним причленяются суставные поверхности аксоподий. Аксопласт, как единый органоид, не образуется. Аксоподии соединяются между собой и прикрепляются к перинуклеарной поверхности специальными микрофибриллами.

Sticholonche, следовательно, демонстрируют попытку перехода к относительно более активному существованию в толще воды, чем пассивно парящие и способные лишь вращаться вокруг своей оси радиолярии или акантарии, приспособленные к быстрому «проваливанию» вниз и медленному всплыванию. Правда, возможности этого у Sticholonche ограничены самими размерами простейших, для которых вода представляет собой довольно вязкую жидкость.

АМФИЗОЙНЫЕ ФОРМЫ ПРОСТЕЙШИХ

Амфизойными мы условно называем простейших, сочетающих в своем строении монадные и саркодовые черты, или в жизненном цикле которых сменяют друг друга как монадные, так и саркодовые стадии. Черты амфизойности характерны для многих групп простейших. Так, среди представителей Apicomplexa имеются настоящие монадные формы (Spiromonas или гаметы у кокцидий), но в то же время у гемоспоридий в жизненном цикле существует стадия настоящего плазмодия. У гетеротрофных колониальных жгутиконосцев особь, захватившая пищевую частицу, приобретает амебоидную форму и уползает в глубину колонии переваривать добычу. Известна также гигантская амеба *Pelomyxa palustris*, относимая к специальному классу Peloflagellata из типа Lobosea (см. выше). Она имеет всесветное распространение, обитая в небольших, и, как правило, мелких пресноводных озерах, прудах, застойных заводях рек и тому подобных местообитаниях, богатых разлагающимся органическим материалом, в первую очередь растительного происхождения. Размеры этой амебы могут достигать 5 мм, чаще всего составляя около 1 мм. В задней части тела пеломиксы обнаружен микротрубочковый цитоскелет, столь характерный для простейших с монадной формой организации, рудиментарные кинетосомы, а также настоящие, хотя и неподвижные жгутики. Это иллюстрирует тот факт, что переход от монадного к саркодовому типу организации происходил неоднократно в разных группах простейших.

Ниже описываются формы, у которых двойственность плана организации выражена особенно ярко.

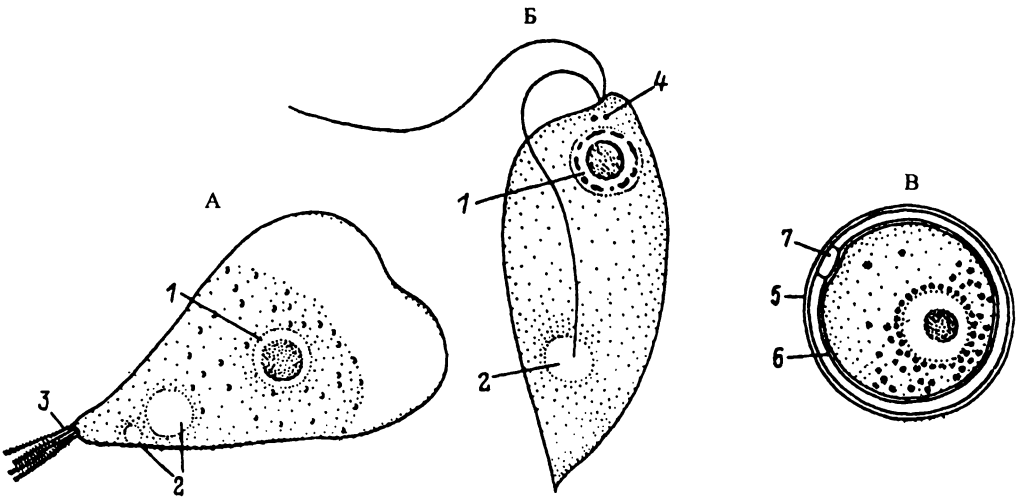


Рис. 40. Амфизойные простейшие. *Naegleria gruberi* (Сопина, 1997):
А — движущаяся амеба; Б — жгутиковая форма; В — циста; *1* — ядро; *2* — сократительная вакуоль; *3* — адгезивные уроидные филаменты; *4* — кинетосомы; *5* — наружная оболочка цисты; *6* — внутренняя оболочка цисты; *7* — пробка

АМЕБЫ ИЗ РОДА *NAEGLERIA*

Амебы из этого рода, как правило, свободноживущие простейшие, обитающие в пресных водах и питающиеся бактериями. Однако, попадая в организм животных и человека, они могут быть источниками тяжелых поражений. Так, например, *Naegleria fowleri* — возбудитель первичного амебного менингоэнцефалита у человека. В своем жизненном цикле неглерия проходит три стадии развития: амебную, жгутиковую (трофические стадии) и стадию цисты. Амебная стадия имеет размеры от 12,5–25,0 до 15–40 мкм у разных видов. Длина амеб примерно в три раза превышает их ширину. Форма неглерий приближается к грушевидной. Они двигаются широким концом вперед, образуя попеременно полусферические выпячивания с каждой стороны амебы и лишь иногда посередине широкой стороны. Благодаря этому амеба при движении описывает синусоидальную траекторию. На ее заднем конце (уроиде) иногда имеются так называемые адгезивные филаменты (рис. 40).

В свободноживущем состоянии неглерии при определенных факторах среды (отсутствие пищи, понижение температуры воды и некоторые другие) превращаются в жгутиконосцев с двумя жгутиками.

При температуре 20–25 °С этот процесс завершается в течение 2–4 часов. Жгутиковая стадия имеет грушевидную или веретеновидную форму. Имеется два жгутика одинаковой длины и чуть длиннее тела неглерии. Они выходят из небольшого углубления на переднем конце тела. Ядро находится у основания жгутиков, а сократительная вакуоль — на заднем конце тела. Цитостом отсутствует. Жгутиковая стадия не питается и не размножается. Ее функция — расселение и поиски бактериальных источников питания.

Цисты обычно сферические. Стенка цисты состоит из трех слоев. В наружной оболочке имеются поры, заткнутые специальными пробками.

☐ Класс Thaumatomonadea

Представители этого класса, обитающие в пресных водах, причудливо совмещают в себе черты и свойства растительных и животных форм. Они имеют кремниевые



Рис. 41. Амфизойные простейшие. Класс Thaumatomonadea. Жизненный цикл *Thaumatomonas lauterborni* (Жуков, 1993):
а — одноядерная подвижная особь; б — стадия продольного деления клетки; в—г — этапы слияния двух клеток; д — слияние отдельной клетки с мелким плазмодием; е — трехъядерный плазмодий (сомателла); ж — гроздьевидный агрегат из одноядерных особей и небольших плазмодиев; з — деление ядра (митоз); и — питающаяся особь после митотического деления; к — митоз в мелком плазмодии; л—м подвижные небольшие плазмодии (сомателлы); н — крупный плазмодий; о — линейная фрагментация плазмодия; п — фрагментация плазмодиев путем почкования; р — одноядерная питающаяся особь; с — циста

чешуйки и цисты с пробками, что сближает их с так называемыми хризофитовыми водорослями, а способность образовывать псевдоподии и наличие в жизненном цикле плазмодиев делает их похожими на миксомицетов. Наличие своеобразных пузырьковидных крист в митохондриях — уникальный признак этих простейших (рис. 41).

Их жизненный цикл включает несколько сильно отличающихся друг от друга стадий. Это одноядерная подвижная особь размером 10–20 мкм со жгутиками разной длины. Обычно она уплощена и на поверхности, обращенной к субстрату, имеет узкую бороздку. Жгутиконосцы передвигаются, скользя по субстрату, но могут плавать в толще воды. Время от времени они останавливаются и, выпуская из этой бороздки филлоподии, переходят в саркодовую стадию, начиная питаться путем фагоцитоза бактерий. Жгутики при этом могут сохраняться, но активно не функционируют или исчезают. Это малоподвижная трофическая стадия. При определенных условиях далее следует стадия слияния отдельных клеток с образованием мелкого плазмодия. Затем наступает стадия аггрегации мелких плазмодиев и подвижных клеток с образованием крупного синцитиального плазмодия. После этого происходит фрагментация, ведущая опять к появлению одноядерных подвижных особей. При неблагоприятных условиях образуются цисты.

ДОПОЛНЕНИЯ К РАЗДЕЛУ PROTOZOA

Микроспоридии традиционно рассматриваются в курсе «Зоология беспозвоночных», хотя в последнее время обнаружены ряд важных черт их анатомии и морфологии, которые позволили отнести эту группу облигатных паразитов к царству грибов. Поскольку микроспоридии — важнейшие паразиты многих позвоночных и беспозвоночных животных, мы посчитали необходимым рассматривать их среди других простейших, относимых к объектам зоологии.

Царство Fungi

≡Тип Microsporidia≡

Микроспоридии — облигатные внутриклеточные эндопаразиты преимущественно членистоногих животных, хотя встречаются и у других животных, за исключением иглокожих. В настоящее время известно около 600 видов.

У них имеется вегетативная внутриклеточная стадия жизненного цикла и расселительная стадия — спора. Строение спор настолько характерно, что сразу выделяет микроспоридий среди прочих простейших (рис. 42).

Спора микроспоридий — это округлое, овальное или палочковидное тело, одетое толстой трехслойной оболочкой (рис. 43). Внешний слой, экзоспора, представлена тонкой мембраной, имеющей волнистую, волокнистую или трубчатую поверхность, особенности структуры которой характерны для определенного рода микроспоридий. На поверхности экзоспоры могут образовываться складки, ребра, выросты, придатки, которые тоже имеют таксономическое значение.

Средний слой — эндоспора — достигает наибольшего развития у паразитов наземных животных. Она кажется слоистой и по составу представляет собой хитиново-белковый комплекс, устойчивый к активным веществам. Наличие хитина в составе этой оболочки — черта, очень характерная именно для грибов.

Эндоспору изнутри подстилает цитоплазматическая мембрана зародыша, образующая третий слой оболочки.

Зародыш располагается в центре в виде одно- или двуядерной спороплазмы, не отделенной цитоплазматической мембраной от других органелл споры. Ядра микроспоридия окружены двухслойной мембраной с порами, но лишены центриолей. Цитоплазма зародыша, находящаяся в споре, содержит эндоплазматическую сеть, богатую рибосомами. Их физические показатели соответствую таковым прокариотных рибосом.

Деление ядра происходит по типу закрытого внутриядерного плевромитоза, то есть по очень примитивному типу.

Митохондрии отсутствуют и поэтому энергию для своих обменных процессов паразит должен заимствовать из клетки хозяина.

Наиболее характерен для микроспоридий аппарат экструзии — приспособление для внедрения в клетку хозяина. Он состоит из длинной полярной трубки, мощно развитого поляропласта и задней вакуоли с так называемой постеросомой («задним телом»). Полярная трубка обычно в десятки раз превышает длину споры. Это полое

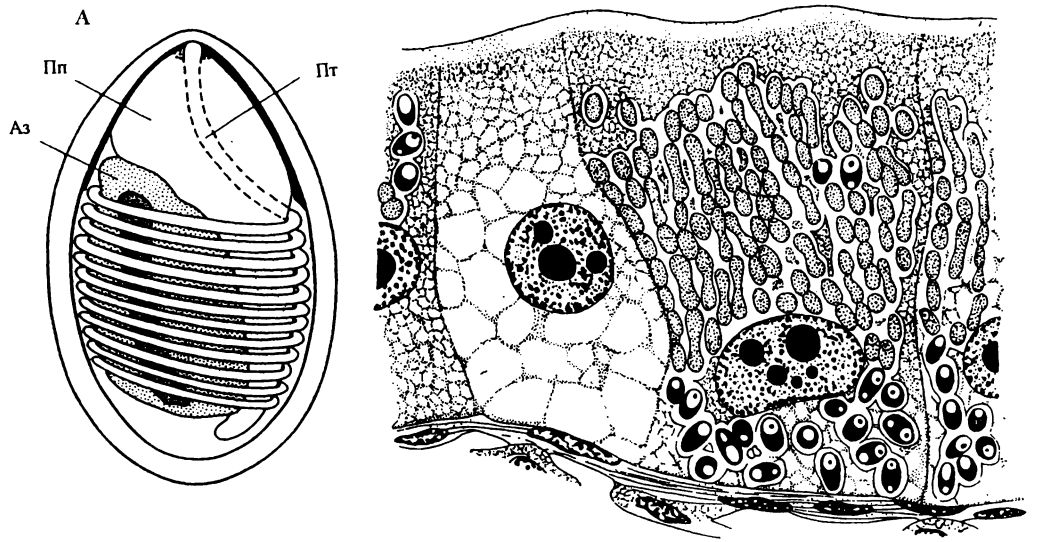


Рис. 42. Тип Microsporidia (Grell, 1993):
А — схема строения споры (*Thelohania*): Аз — амебоидный зародыш; Пп — поляропласт; Пт — полярная трубка; Б — *Nosema bombicus*. Клетки кишечного эпителия шелковичного червя с делящимися стадиями паразита и его спорами

образование, ограниченное двумя мембранами оболочки (трубка в трубке) и заполненное по оси зернистым материалом. Базальная часть трубки прикреплена структурой, выполняющей роль шарнира при ее экструзии (выворачивании, выпячивании из споры и внедрении в оболочку клетки хозяина), к якорному диску, лежащему под тонким участком оболочки споры на переднем полюсе. От диска трубка направляется по оси споры назад, затем резко поворачивает к боковой стенке и ложится спиральными витками в задней трети споры, непосредственно под цитоплазматической мембраной, окружая заднюю вакуоль и частично спороплазму. Дистальный конец трубки предположительно лежит свободно, либо как-то связан с задней вакуолью.

Полярная трубка своим основанием пронизывает поляропласт, расположенный на переднем полюсе споры между якорным диском и спороплазмой, и занимающий около одной трети объема споры. У большинства видов он состоит из множества плотно уложенных пластин, образованных двойными мембранами и ориентированных поперек длинной оси споры.

Функция споропласта заключается в создании высокого внутриспорового давления, необходимого для выброса трубки. Этот процесс начинается под влиянием внешних стимулов и выражается в быстром отодвигании мембран-пластин друг от друга (аналогично надуванию воздушных шариков), что приводит к резкому увеличению объема поляропласта и повышению давления в споре.

На заднем полюсе споры у многих видов микроспоридий расположена задняя вакуоль, окруженная двуслойной мембраной и наполненная жидкостью. Во время экструзии ее объем увеличивается. Предполагают, что она способствует выталкиванию спороплазмы из споры.

Все органоиды, входящие в состав аппарата экструзии, представляют собой модификацию аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулюма.

При попадании спор паразита в организм восприимчивого к ним животного, под влиянием специфических стимулов, имеющихся там, почти мгновенно создается вы-

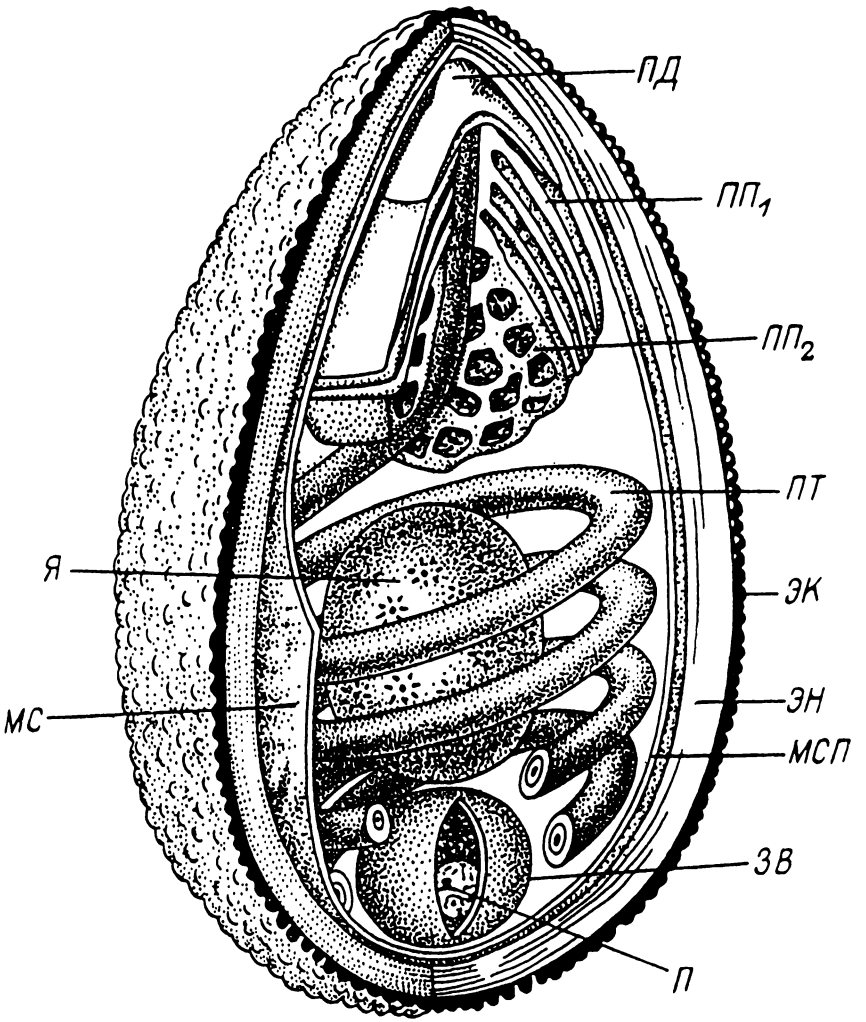


Рис. 43. Схема ультратонкой организации споры микроспоридий:
ЗВ – задняя вакуоль; МС – мембрана споронта; МСП – мембрана спороплазмы; П – постеросома; ПД – полярный диск; ПП*1* – пластинчатый поляропласт; ПП пузырчатый поляропласт; ПТ – полярная трубка; ЭК – экзоспора; ЭН – эндоспора; Я – ядро (из Крылова, *1996*)

сокое давление, вызванное разбуханием поляропласта. Под его воздействием трубка выворачивается из споры («выстреливает»), прокалывает мембрану клетки хозяина и вводит в нее спороплазму. Весь процесс занимает около 10 с. Следовательно, спора микроспоридий — живой шприц, инъецирующий зародыша в клетку хозяина. Зародыш, попав внутрь клетки, начинает размножаться. Возникающие при этом трофозоиты часто выстраиваются в одну линию, образуя типичные для микроспоридий лентовидные комплексы, обычно состоящие из 8 одноядерных телец. Каждое из них дает начало плазмодию (споронту), который с того момента, когда в нем начинают закладываться споробласты, получает название панспоробласта. По мере формирования спор панспоробласт разрушается и готовые споры оказываются лежащими

непосредственно в цитоплазме клетки хозяина. После гибели пораженной клетки споры высвобождаются и выводятся из организма хозяина.

Отсутствие центриолей, рибосомы прокариотного типа, примитивный тип митоза говорят о том, что микроспоридии — одни из самых древнейших паразитов среди эукариот. Возможно, предки микроспоридий начали свое приспособление к паразитизму с нападения на других простейших. Это предположение хорошо иллюстрируется тем, что среди них имеются виды, и сейчас паразитирующие в простейших. Например, представители семейства Metchnikovieliidae — суперпаразиты (то есть паразиты паразитов) грегарин.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андерсон О. Р. Физиологические исследования радиолярий // Морфология, экология и эволюция радиолярий. Л.: Наука, 1984. С. 31–34.
2. Банина Н. Н. Подотряд Sessilina Kahl, 1933 // Бауер О. Н. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. Т. I. С. 281–320.
3. Бейер Т. В. Пути эволюции некоторых паразитических простейших (на примере кокцидий животных и человека) // Эволюция паразитов. Мат. 1 Всесоюзн. симп. (Тольятти, 16–19.10.90). 1991. С. 105–113.
4. Беклемишев К. В. Зоология беспозвоночных: Курс лекций. М.: Изд. Моск. ун-та, 1979. 187 с.
5. Бурковский И. В. Экология свободноживущих инфузорий. М.: Изд. Моск. ун-та, 1984. 208 с.
6. Валькюнас Г. Гемоспоридии птиц // Acta zoologica Lithuanica. Vol. 3–5: a monograph. Вильнюс, 1997. 607 с.
7. Водоросли / Под ред. Вассера С. П. Киев: Наукова думка, 1989. 605 с.
8. Воронин В. Н. Микроспоридии ракообразных // Микроспоридии. Л.: Наука, 1986. С. 137–166.
9. Воронова М. Н. О полиплоидии соматических ядер агамонтов фораминифер *Cibicides lobatulus* // Цитология. 1976. Т. 18, вып. 4. С. 509–512.
10. Воронова М. Н. Ядерный дуализм гамонтов фораминифер *Cibicides lobatulus* // Цитология. 1978. Т. 20, вып. 8. С. 859–867.
11. Воронова М. Н., Михалевич В. И. Современные представления о жизненных циклах фораминифер // Тр. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 129. С. 48–66.
12. Герасимова З. П. План строения инфузорий (Ciliophora) // Зоол. ж. 1989. Т. 68, вып. 4. С. 5–17.
13. Герасимова З. П., Серавин Л. Н. Эктоплазматическая фибриллярная система инфузорий и ее значение для выяснения филогении этих простейших // Зоол. ж. 1976. Т. 55, вып. 5. С. 645–656.
14. Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Частная паразитология. Паразитические простейшие и плоские черви. М.: Высш. школа, 1978. 301 с.
15. Гудков А. В., Серавин Л. Н. Новые представления о природе «гигантской амебы» *Pelomyxa palustris*: положение этого организма в системе низших эукариот (Pelloflagellata classis n.) // Зоол. ж. 1991. Т. 70, вып. 11. С. 5–16.
16. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. 7-е изд. М.: Высшая школа, 1981. 605 с.
17. Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Общая протозоология. Л.: Наука, 1962. 592 с.
18. Жуков Б. Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология, систематика). Инст. Биол. Внутр. Вод АН СССР. Рыбинск, 1993. 160 с.
19. Заренков Н. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Введение. Простейшие. Двуслойные. М.: МГУ, 1988. Ч. 1. 179 с.
20. Иванов А. В., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Простейшие, губки, кишечнополостные, гребневики, плоские черви, немертины, круглые черви. 3-е изд., переработанное и дополненное. М.: Высш. школа, 1981. 500 с.

21. Исси И. В. Филогения и эволюция микроспоридий // Фауна и систематика одноклеточных животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1978. Т. 78. С. 30–43.
22. Исси И. В. Современная ситуация в систематике микроспоридий // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 94. С. 75–84.
23. Исси И. В. Микроспоридии как тип паразитических простейших // Микроспоридии. Л.: Наука, 1986. С. 6–136.
24. Иудина Т. А., Суханова К. М. Биология клетки и жизненный цикл раковинной амеб *Corythion Delamarei* // Цитология. 2000. Т. 42, № 7. С. 613–623.
25. Карпов С. А. Строение аксонемы и наружных элементов жгутика у подвижных клеток водорослей и у бесцветных жгутиконосцев // Ботан. ж. 1987. Т. 72. С. 3–14.
26. Карпов С. А. Система протистов. 2-е изд., испр. Омск, 1990. Биол. серия, вып. 1. 262 с.
27. Карпов С. А. Структура переходной зоны жгутика и ее значение в систематике протистов // Успехи протозоологии. Л.: Наука, 1987. 9 с.
28. Кошон Ж., Кошон М. Цитология полицистин (Polycystina Ehrenberg, 1839) // Морфология, экология и эволюция радиолярий. Л.: Наука, 1984. С. 5–21.
29. Крылов М. А. Происхождение гетероксенности у Sporozoa // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 361–368.
30. Крылов М. В. Определитель паразитических простейших (человека, домашних животных и сельскохозяйственных растений). СПб.: ЗИН РАН, 1996. 602 с.
31. Крылов М. В., Добровольский А. А. Макросистема и филогения споровиков // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 94. С. 62–74.
32. Крылов М. В., Мыльников А. П. Новые таксоны в типе Sporozoa, Spiromonadomorphina subcl.n., Spiromonadida ordro n. // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 6. С. 425–430.
33. Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Пролегомены к построению филемы. СПБ.: Наука, 1994. Ч. 1. 282 с.
34. Масюк Н. П. О типах морфологической структуры тела водорослей и основных направлениях их эволюции // Ботан. ж. 1985. Т. 70. С. 1009–1018.
35. Мыльников А. П. Ультраструктура и биология некоторых представителей отряда Spiromonadida (Protozoa) // Зоол. ж. 1991. Т. 70, вып. 7. С. 5–15.
36. Мыльников А. П. Некоторые таксономические признаки церкомонадид // Биол. внутр. вод. 1992. Т. 93. С. 35–39.
37. Мыльников А. П. Биология и ультраструктура хищного морского жгутиконосца *Katablepharis* sp. // Цитология. 1992. Т. 34, вып. 4. С. 104.
38. Мыльников А. П., Карпов С. А. Новый представитель бесцветных жгутиконосцев — *Thaumatomonas seravini* sp. n. (Thaumatomonadida, Protista) // Зоол. ж. 1993. Т. 72, вып. 3. С. 5–9.
39. Петрушевская М. Г. О происхождении радиолярий // Зоол. ж. 1977. Т. 56, вып. 10. С. 1148–1158.
40. Петрушевская М. Г. Радиолярии отряда Nasselaria Мирового океана// Определители по фауне СССР. М.; Л., 1981. № 128. 405 с.
41. Райков И. Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л.: Наука. 328 с.
42. Решетняк В. В. Эволюция и филогения класса акантарий (Acantharia) // Морфология и экология инфузорий, фораминифер и акантарий. Тр. ЗИН АН СССР. 1979. Т. 85. С. 3–15.
43. Решетняк В. В. Акантарии (Acantharia) Мирового океана // Фауна СССР. Л., 1981. № 123. 223 с.
44. Сванберг Н. Биология колониальных радиолярий // Морфология, экология и эволюция радиолярий. Л.: Наука, 1984. С. 35–40.
45. Серавин Л. Н. Простейшие... Что это такое? Л.: Наука, 1984. 174 с.
46. Серавин Л. Н. Почему мелкие животные, плавающие с помощью жгутов и ресничек, вращаются вокруг продольной оси тела // Зоол. ж. 1986. Т. 65, вып. 5. С. 676–682.
47. Серавин Л. Н Существует ли в действительности такой таксон — подцарство Protozoa // Биол. науки. 1989. № 7. С. 4–13.
48. Серавин Л. Н. Паразитарная (эндосимбионтная) гипотеза происхождения инфузорий// Зоол. ж. 1996. Т. 75, вып. 5. С. 643–652.

49. Серавин Л. Н., Герасимова З. П. Тонкая организация, классификация и эволюция покровов у инфузорий // Цитология. 1979. Т. 21, вып. 3. С. 247–256.
50. Сопина В. А. Клеточная биология амеб и амебожгутиконосцев — паразитов человека и животных // Цитология. 1997. Т. 39, вып. 4–5. С. 361–386.
51. Фролов А. О. Мировая фауна грегарин. Семейство Monocystidae // Тр. ЗИН АН СССР. 1991. Т. 29. 126 с.
52. Фролов А. О. Классификация морфологических форм жгутиконосцев семейства Trypanosomatidae // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 4. С. 261–269.
53. Хайбулаев К. Х., Шульман С. С. Тип жгутиконосцев — Mastigophora Diesing, 1866 // Бауер О. Н. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. Т. I. С. 13–42.
54. Хаусман К. Протозоология. М.: Мир, 1988. 334 с.
55. Штейн Г. А. Подотряд Mobilina Kahl, 1933 // Бауер О. Н. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. Т. I. С. 321–389.
56. Шульман С. С., Решетняк В. В. Реально ли существование в системе простейших надкласса Actinopoda? // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 94. С. 23–41.
57. Янковский А. В. Ревизия системы подтипа Ciliophora Doflein, 1901 // Зоол. ж. 1973. Т. 52, вып. 2. С. 165–175.
58. Янковский А. В. Конспект новой системы Ciliophora // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 94. С. 103–121.
59. Янковский А. В. Жизненные циклы и систематика родов группы *Scyphidia*, *Heteropolaria*, *Zoothamnium* и *Cothurnia* (класс Peritricha) // Тр. ЗИН АН СССР. 1985. Т. 129. С. 74–100.
60. Brugerolle G., Mignot J. P. Observations sur le cycle l'ultrastructure et la position systematique de *Spiromonas perforans* (*Bodo perforans* Hollande, 1938), flagellate parasite de Chilomonas paramecium, ses relations avec les Dinoflagellés et Sporozoaires // Protistologica. 1979. Vol. 15, №. 2. P. 183–196.
61. Corliss J. O. An interim utilitarian ("User–friendly") hierarchical classification and characterization of the Protists // Acta Protozoologica. Vol. 33. 51 p.
62. Galtsoff P. S. The american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. 1964. Fish. Bull. Fish&Wild. Serv. 480 p.
63. Grell K. G. Unterreich Protozoa. 1. Stamm Protozoa // Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere. 1. Teil. Einführung, Protozoa, Placozoa, Porifera. 1993. G. Fischer Verlag. Jena. S. 157–244.
64. Pawlowski J. The life cycle of *Rotaliela elatiana* (Foraminiferida) — video film // Eur. J. Protistol. 1992. Vol. 28, № 3. P. 353.
65. Schneider H. Buntfarbige Protozoen aus Teichen und Graben das Wimpertier Nassula ornata // Mikrokosmos. Vol. 81, № 8. S. 225–230.
66. Taylor D. M., Khan R. A. Observations on the occurence of *Hematodinium* sp. (Dinoflagellata; Syndinidae), the causative agent of Bitter Crab disease in Newfaundland snow crab (Chionocoetes opilio) // J. Invert. Pathol. 1995. Vol. 65. P. 283–288.
67. Thompson H. A., Buck K. R., Bolt P. A., Garrison D. L. Fine structure and biology of *Cryothecamonas* gen. nov. (Protista incertae sedis) from the ice biota // Can. J. Zool. 1991. Vol. 69, № 4. P. 1048–1070.

Часть 2

НИЗШИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

СОДЕРЖАНИЕ ЧАСТИ 2

Возникновение многоклеточности у животных ... 107
Литература ... 124
Царство Metazoa, подцарство Prometazoa ... 125
Надтип Plasmodiata ... 126
Тип Orthonectida ... 127
Тип Dicyemida ... 129
Тип Myxosporae ... 134
Надтип Parenchimellata ... 138
Тип Placozoa ... 139
Анатомия и морфология трихоплакса ... 139
Тип Spongia ... 144
Подтип Cellularia ... 145
Морфоанатомическая характеристика ... 145
Размножение ... 160
Краткая характеристика основных таксономических групп подтипа Cellularia ... 163
Класс Calcarea ... 163
Класс Demospongia ... 163
Класс Sclerospongia ... 164
Подтип Symplasma ... 165
Класс Hexactinellida ... 165
Литература ... 169
Подцарство Eumetazoa ... 170
Тип Cnidaria ... 172
Класс 1. Hydrozoa ... 173
1. Полипоидная стадия ... 175
Строение отдельного полипа ... 175
Строение колонии ... 180
2. Медузоидная стадия ... 184
3. Жизненный цикл гидроидных ... 187
4. Краткая характеристика отдельных таксонов гидрозоев ... 191
5. Филогения Hydrozoa ... 200
Класс 2. Polypodiozoa ... 201
Класс 3. Scyphozoa ... 204
1. Сцифомедуза ... 204
2. Сцифистома ... 210
3. Жизненный цикл Scyphozoa ... 210
Класс 4. Cubomedusae ... 213
Класс 5. Anthozoa ... 216
1. Морфоанатомическая характеристика ... 216
2. Строение скелета ... 223
3. Рифы и рифообразование ... 227
4. Питание Anthozoa ... 229
5. Размножение коралловых полипов ... 230
6. Краткий обзор основных таксонов ... 232
Подкласс 1. Cerianthipatharia ... 232
Подкласс 2. Alcyonaria ... 233
Stolonifera ... 235
Alcyonacea ... 235
Gorgonacea ... 235
Pennatulacea ... 236
Coenothecalida ... 238
Подкласс 3. Zoantharia ... 238
Actiniaria ... 238
Ptychodactiaria ... 239
Zoanthiniaria ... 239
Coralliomorpharia ... 239
Scleractinia ... 239
Филогения типа Cnidaria ... 240
Литература ... 242
Тип Ctenophora ... 244
Литература ... 253
Тип Plathelminthes ... 253
Надкласс Turbellariomorphae ... 254
Класс Turbellaria ... 254
Общая характеристика ... 254
Морфоанатомический обзор турбеллярий ... 256
1. Покровы и кожно-мускульный мешок ... 256
2. Пищеварительная система ... 260
3. Выделительная система ... 264
4. Нервная система ... 266
5. Органы чувств ... 269
6. Репродуктивная система ... 270
Краткая характеристика основных таксонов турбеллярий ... 273
Надотряд Acoelomorpha ... 273
Надотряд Notandropora ... 274
Надотряд Macrostomomorphae ... 274
Надотряд Polycladida ... 275
Подкласс Neoophora ... 276
Надотряд Prolecithophora ... 276
Надотряд Seriata ... 276
Надотряд Rhabdocoelida ... 277
Класс Udonellida ... 278
Класс Trematoda ... 278
1. Общая характеристика морфологии и анатомии мариты ... 278
2. Анатомия и морфология партеногенетических поколений ... 284
Филогения трематод ... 296
Классификация трематод ... 299
1. Подкласс Gasterostomata ... 299
2. Подкласс Prosostomata ... 299
Отряд Fasciolida ... 300
Отряд Heterophyida ... 300
Отряд Plagiorchiida ... 300
Отряд Strigeida ... 300
Отряд Schistosomatida ... 300
Жизненный цикл и патогенез наиболее важных трематод ... 300
Классс Aspidogastrea ... 305
Класс Monogenoidea ... 306
Класс Gyrocotiloidea ... 316
Класс Amphilinidea ... 317
Класс Cestoda ... 319
Надкласс Gnathostomularia ... 336
Класс Gnathostomulida ... 336
Литература ... 339

ВОЗНИКНОВЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ У ЖИВОТНЫХ

Возникновение многоклеточных животных — одна из тех научных тайн, которые в течение многих лет занимают внимание многих ученых, заставляя их вновь и вновь с помощью разных подходов и с разных сторон исследовать все ее аспекты. Как и все подобные научные проблемы — независимо от того, в какой отрасли наук они возникли — история исследований многоклеточности несет на себе отпечаток тех личностей, которые ею занимались, их находок, заблуждений и ошибок. Следовательно, она представляет собой классическую драму идей, о которой упоминал А. Эйнштейн, хотя он и имел в виду современную ему теоретическую физику.

Возникла эта драма идей 130 лет назад. Легко с вершины пирамиды прошедших лет рассматривать пройденный путь и судить чьи-то ошибки и промахи. Это неблагодарно и неблагородно. Но для лучшего понимания сути этой проблемы необходимо, во-первых, проследить ее историю, а во-вторых, попытаться, не осуждая никого за их ошибки, рассмотреть вопрос с разных сторон и сформулировать современный взгляд на то, как возникли многоклеточные животные. Тем более, что ошибка выдающегося ученого по своей поучительности, а порой и по своей значимости для развития науки, стоит куда больше, чем все положительные достижения любой посредственности.

Первая гипотеза о возникновения многоклеточных животных была сформулирована выдающимся немецким ученым Эрнстом Геккелем в его монографии «Известковые губки» в 1872 году. В течение следующих трех лет вышло еще несколько его работ, в которых он развивал теорию так называемой Гастреи.

В основу этой теории легли достижения сравнительной эмбриологии того времени, в первую очередь учение о так называемых зародышевых листках. За сто лет до Геккеля их впервые описал российский академик Каспар-Фридрих Вольф, а вслед за ним и другие эмбриологи. Кенигсбергский ученый, а впоследствии тоже российский академик Карл Бэр ясно определил их значение. Наконец, английский ученый Д. Гексли, а вслед за ним А. О. Ковалевский и И. И. Мечников доказали единство зародышевых листков и их судьбу у самых различных беспозвоночных и позвоночных, возведя благодаря этому учение о зародышевых листках в ранг универсального.

Вторым необходимым фоном для возникновения теории Гастреи явилась, конечно, безраздельная победа эволюционного учения, сформулированного Ж. Б. Ламарком и подкрепленного открытием механизма видообразования Ч. Дарвином. Сомнений о том, что многоклеточные животные произошли от одноклеточных, каковыми тогда считали всех простейших, не было.

Геккель распространил уже сложившиеся представления о родстве и единстве происхождения тканей низших и высших животных и на отдельные стадии эмбрионального развития. Это подтверждалось так называемым биогенетическим законом, рекапитуляцией, сформулированным незадолго до этого Францем Мюллером и самим Геккелем. Исходя из того, что онтогенез вкратце повторяет филогенез предков, он предположил, что каждой стадии эмбриогенеза соответствует реально существовавший предок. Так, яйцу, или цитуле, соответствует одноклеточный предок Cytea, стадии морулы — Morgea и т. п. Особенно важной и широко распространенной среди животных рекапитуляцией Геккель считал двухслойную зародышевую стадию — гаструлу. Именно по ее образу и подобию он и создал общего прародителя всех Metazoa, названного им Gastrea. По представлениям Геккеля первой филогенетической стадией был одноклеточный амебообразный организм, сначала безъядерный. От него произошли все животные. Колония подобных клеток рекапитулируется морулой. Вытеснением клеток на периферию жидкостью, накапливающейся внутри морулы, образуется свободноплавающая Blastea (ей соответствует в онтогенезе бластула).

Клетки Бластеи сперва покрыты псевдоподиями, которые позднее приобретают способность быстро изгибаться и превращаются в жгутики.

Следующей очень важной стадией является Gastrea, образовавшаяся из Бластеи путем впячивания (инвагинации) стенки тела на переднем полюсе последней. Наружный клеточный слой Гастреи был снабжен жгутиками и сохранял функцию движения, внутренний слой стал кишечником. В центральной, кишечной, полости, сообщавшейся ртом с наружной средой, происходило переваривание захваченной добычи. Два эпителиальных слоя Гастреи — экто- и энтодерма — представляли собой первичные органы, из которых у потомков Гастреи возникли все органы и ткани.

Гастрея и ее ближайшие родственники были названы Геккелем Гастреадами. Современные Cnidaria и губки рассматривались им как мало изменившиеся потомки Гастреи, а гаструла — как рекапитуляция Гастреи. Своеобразной моделью этого процесса представлялся, например, эмбриогенез кораллового полипа (рис. 1).

Сущность своей теории Геккель видел в том, что все многоклеточные имеют монофилетическое (то есть от одного предка) происхождение и развились от одной прародительской формы — Гастреи.

Можно считать, что именно со времени появления теории Гастреи началась история современной зоологии, так как гипотеза Геккеля полностью разрушила господствовавшее до этого учение о типах Ж. Кювье. Она позволила объединить весь животный мир единой жесткой сетью гомологий, позволила поставить вопрос о создании единого филогенетического древа животных. Не удивительно, что появление работ Геккеля вызвало широкий резонанс в мире науки. У нее появились многочисленные сторонники, в том числе и среди очень крупных ученых. В дискуссиях вокруг гипотезы Гастреи родилось много очень интересных идей. Она стимулировала бурное развитие сравнительной эмбриологии и эволюционной морфологии, и в этом ее непреходящее историческое значение.

Однако уже в 1874 году русский эмбриолог В. В. Заленский подробно рассмотрел первые стадии эмбрионального развития различных животных с точки зрения соответствия их теории Гастреи и тут же отметил, что гаструла, образовавшаяся в результате инвагинации, вовсе не имеет такого широкого распространения, которое ей приписывают. Это явление явно вторичное. Куда распространенней такие способы гаструляции, как иммиграция или деляминация. С его точки зрения общий предок Metazoa скорее должен был обладать признаками наиболее распространенной среди низших многоклеточных Планулы, чем Гастреи.

И действительно, сегодня мы знаем, что теория Геккеля имеет много недостатков и не укладывается в современные представления. Однако нельзя забывать, что, кроме внедрения в мировоззрение ученых упомянутого выше представления о единстве происхождения всех многоклеточных, теория Гастреи подарила науке идею об их протозойном происхождении и Бластею, как прообраз протозойных колониальных предков. Эта идея использовалась авторами и других гипотез и дожила до сегодняшнего дня.

Но необходимо отметить, что:

1. Гипотеза Геккеля — механическое перенесение, практически ничем не обоснованное, неправильно истолкованных начальных стадий онтогенеза в филогенез.
2. В гипотезе использовано ничем не обоснованное допущение первичности инвагинации, как способа образования двухслойного зародыша.
3. Она даже не пытается объяснить, почему же в филогенезе происходила инвагинация.
4. Следовательно, гипотеза Геккеля представляет собой чисто морфологическую умозрительную схему, не содержащую никаких экологических и физиологических обоснований.

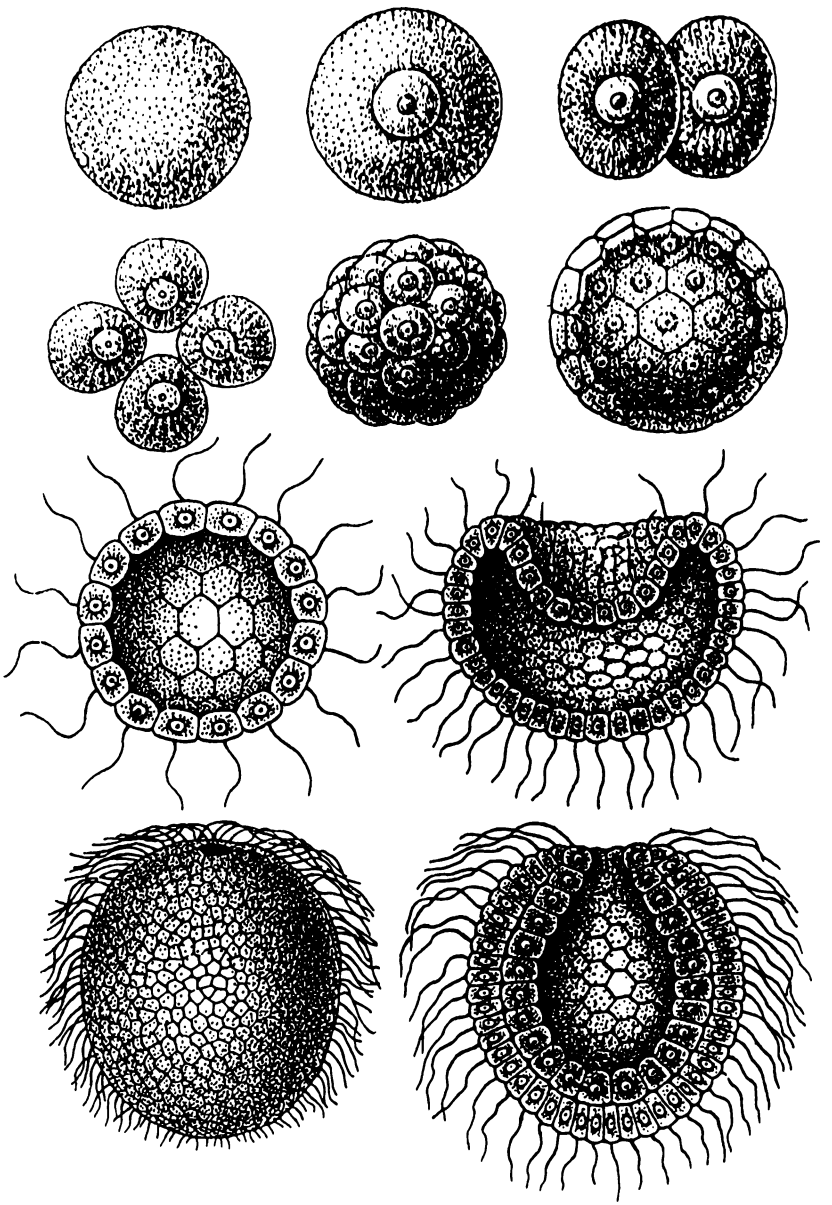


Рис. 1. Стадии эмбрионального развития кораллового полипа по Э. Геккелю, рекапитулирующие основные этапы филогенеза многоклеточных животных (А. В. Иванов, 1968, с изменениями)

История развития гипотезы Геккеля длительна и богата событиями. Многие ученые, приемля саму идею протозойного происхождения Metazoa, не были удовлетворены моделью, предложенной Геккелем, и искали свои варианты возникновения многоклеточности у животных. Ряд ученых, напротив, приняли идею безоговорочно и пошли по пути ее развития вплоть до реконструкции гипотетических предковых форм, как А. Ланг (рис. 2). Другие, такие как Е. Коршельт и К. Хайдер, пытались

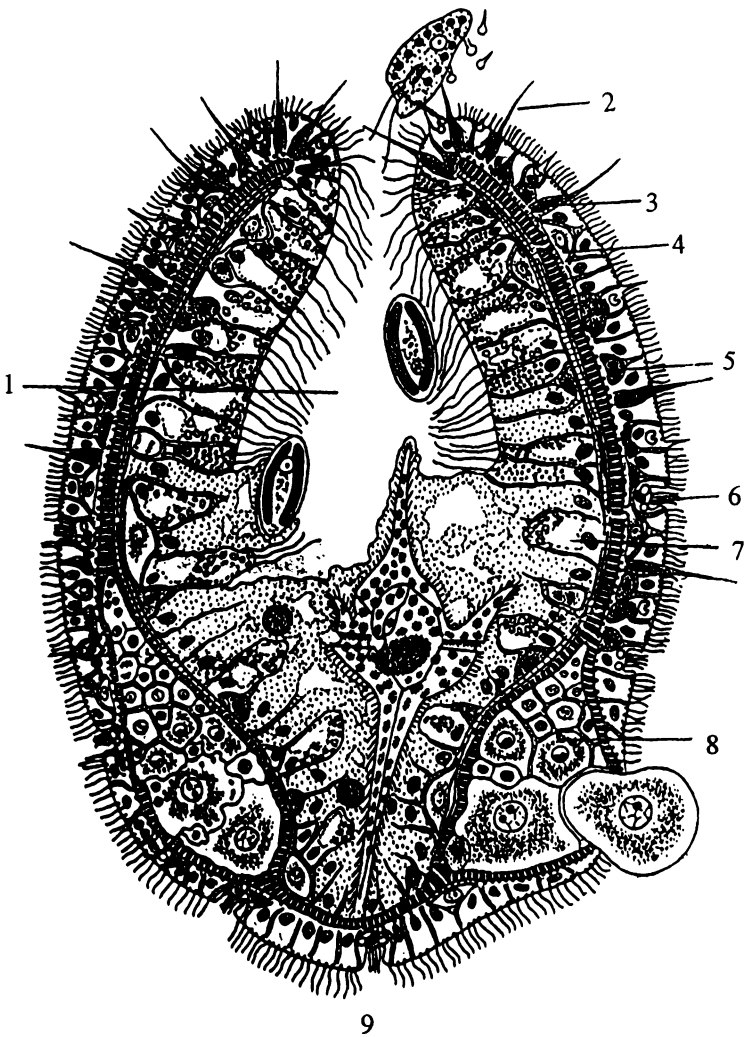


Рис. 2. Гипотетическое строение Гастреи по А. Лангу (Иванов, 1968):
1 — кишечная полость; *2* — книдоциль (чувствительная щетинка стрекательной клетки); *3* — стрекательная клетка с книдоцилем; *4* — интерстициальная клетка; *5* — ганглиозная клетка; *6* — экскреторная ресничная клетка; *7* — клетка гастральной полости; *8* — яичник; *9* — аборальный полюс.
Среди клеток кишечника видны фагоциты, объекты питания (в том числе *Ceratium* из Dinoflagelleta)

улучшить ее фактическую основу. В результате они, например, обратили внимание, что ротовое отверстие у личинок и взрослых представителей низших многоклеточных лежит не на переднем, как считал Геккель, а на заднем конце тела. Это объясняется образованием там во время движения личинки мертвой зоны, в которой зависают пищевые частицы, облегчая этим их захват. Вслед за ними Н. А. Ливанов в 50-х годах привлек это явление для объяснение причин появления так называемой униполярной иммиграции клеток эктодермы бластулы в бластоцель и образования таким образом двухслойного зародыша. Это наблюдение, подтвержденное в последние годы экспериментами Л. Н. Серавина, сыграло позднее важную роль в формировании сов-

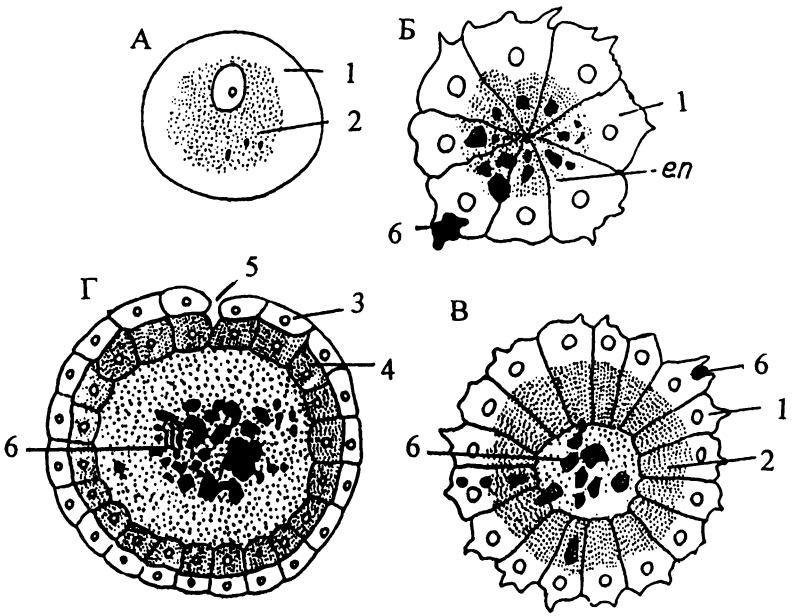


Рис. 3. Происхождение Metazoa по Рэю Ланкастеру (Иванов, 1968):
А — амебообразное простейшее; Б — колония амебообразных простейших; В — бластулообразная стадия филогенеза; Г — планулообразная форма с ротовым отверстием, образовавшаяся путем деляминации; *1* — эктоплазма; *2* — эндоплазма; *3* — эктодерма; *4* — энтодерма; *5* — ротовое отверстие; *6* — пищевые частицы

ременных воззрений на проблему возникновения индивидуальности многоклеточного организма.

Так, в недрах гипотезы, которая, прожив длинную жизнь, все-таки отвергнута большинством представителей современной науки, были найдены факты, потом плодотворно использованные при формировании других гипотез.

Практически одновременно, а иногда и независимо от Геккеля, появились и другие гипотезы происхождения многоклеточности. Сюда можно отнести гипотезу Планулы Р. Ланкастера (рис. 3), Плакулы — О. Бючли, Генитогастреи — В. В. Заленского. Общим для этих гипотез было то, что их авторы, во-первых, не отвергали саму идею протозойного колониального происхождения многоклеточности, а во-вторых, даже справедливо критикуя гипотезу Геккеля, в своих гипотезах они сохранили ее фундаментальные недостатки (некритическое отождествление эмбриональных стадий развития различных животных с гипотетическими предками многоклеточных, произвольно выбранные способы образования двухслойных зародышей, полное или в существенной степени отсутствие каких-либо обоснований именно такого пути эволюции). Но они не были уж так виноваты. Это объяснялось самим состоянием фактической и теоретической базы тогдашней биологии.

На таком фоне контрастно выглядела гипотеза Фагоцителлы И. И. Мечникова. В отличие от остальных, он исходил не из умозрительных построений, а из собственных наблюдений над пищеварением у низших беспозвоночных — губок и ресничных червей турбеллярий. Не случайно, что первые и самые общие контуры своей теории он набросал еще в 1877 году в статье «О пищеварительных органах пресноводных турбеллярий». Мечников пришел к выводу, что турбелляриям и губкам свойственно внутриклеточное пищеварение. Это значит, что у них клетки пищеварительного

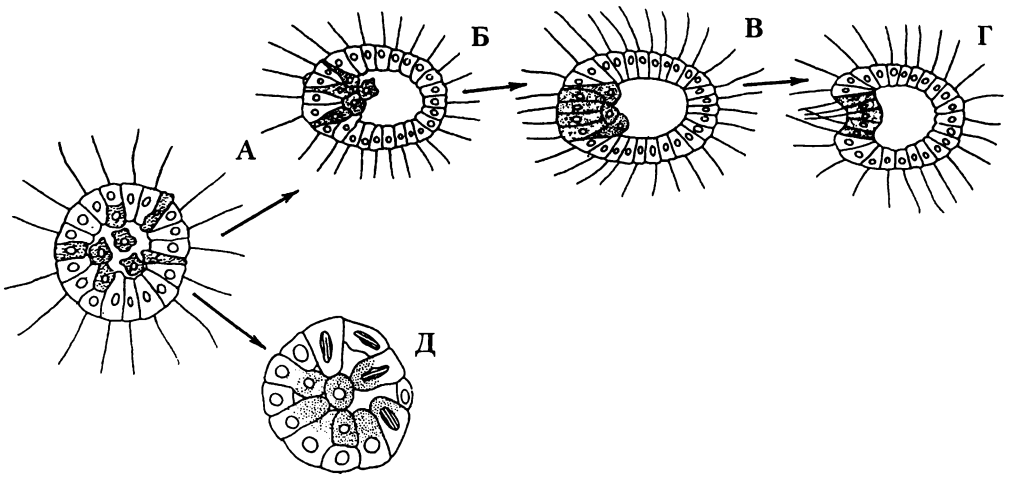


Рис. 4. Типы гаструляции, выстроенные в порядке их эволюции у Cnidaria по представлениям И. И. Мечникова (Иванов, 1968)
А — смешанная деляминация (*Polyxenia leucostyla*); Б — униполярная иммиграция; В — концентрированная униполярная иммиграция (*Laodice cruciata*); Г — инвагинация (сцифоидная медуза *Nausithoe marginata*); Д — деляминация (*Liriope mucronata*)

тракта «охотятся» за добычей, как простейшие, а не потребляют готовые питательные вещества, образующиеся в полости кишечника в результате ферментативного расщепления захваченной особью добычи. То есть захват добычи — дело всего организма, а пищеварение — дело каждой клетки пищеварительного тракта. Именно это — примитивное, первичное состояние пищеварительных органов. Следовательно, инвагинация, в результате которой развивается кишечная полость, не может быть исходным типом образования двуслойного зародыша для эволюции всех многоклеточных животных. Мечников обнаружил, что у личинок низших многоклеточных первичная энтодерма представлена сначала в виде сплошной массы внутренних клеток, как это наблюдается у многих губок и низших червей — турбеллярий и во взрослом состоянии. Позднее Мечников глубоко исследует все тогда известные примеры образования двуслойного зародыша с помощью инвагинации и доказывает, что они всегда вторичны (рис. 4).

По Мечникову первичный метазоон был шаровидным и имел сначала однослойное строение. Поскольку у всех Metazoa полость дробления появляется очень быстро, то, вероятно, предком Metazoa была бластулообразная колония жгутиконосцев. Иными словами, «Бластея» как обозначение колониального уровня организации, а не как гипотетический предок, сохраняется, и в этом совпадение с гипотезой Геккеля.

Питание такого первичного метазоона совершалось теми же клетками, которые служили для движения, т. е. жгутиковыми клетками. Так как у жгутиконосцев захват пищи происходит в результате подгона ее жгутиком к специализированному участку клеточной оболочки — цитостому, то Мечников предположил, что у первичного метазоона происходило нечто подобное. Перегруженные пищей клетки легко теряют жгутики и уходят в полость организма. Затем они могли возвращаться обратно и формировать жгутик. Такое явление тоже известно у современных колониальных жгутиконосцев. Это, по Мечникову, послужило причиной появления первой дифференцировки и специализации клеток в колонии первичного метазоона на наружный слой клеток, отвечающих за передвижение, — кинобласт, и на внутреннюю клеточную массу — фагоцитобласт. Данная дифференцировка закрепилась в эволюции. Так

по Мечникову, возник компактный организм, Parenchymella, или, как позднее он ее назвал, — Phagocytella, общий предок всех многоклеточных.

В дальнейшем, по Мечникову, одни потомки Фагоцителлы перешли к сидячему образу жизни, дав начало губкам, другие — к ползанию по субстрату, приобретя билатеральную симметрию и ротовое отверстие. От них произошли плоские черви. Наконец, третьи, сохранив плавающий образ жизни, превратились в первичных кишечнополостных.

Гипотеза Мечникова выгодно отличалась от других опорой на строение, физиологию и поведение существующих и сейчас форм простейших и личинок низших многоклеточных, на сохранившиеся примитивные формы добывания и усвоения пищи, что позволило ему физиологически обосновать начало клеточной дифференцировки и возникновение первичных органов многоклеточных — кинобласта и фагоцитобласта, как прообраза первых зародышевых листков. В научный обиход было введено представление о колониальном предке многоклеточных. В результате удалось объяснить большое количество филогенетических и сравнительно-анатомических фактов, не объяснимых с позиций других гипотез.

Гипотеза Мечникова в течение долгого времени оставалась на втором плане. Причиной этому была широчайшая популярность Геккеля, умеющего пропагандировать свои взгляды и сыгравшего огромную роль — особенно в Германии — в период борьбы за дарвинизм, тогда как Мечников не пропагандировал свою теорию и вскоре отошел от зоологии и эмбриологии. Однако чем дальше, тем большее количество крупнейших ученых стали обращаться к этой гипотезе, и сейчас она выглядит значительно предпочтительнее других.

На протяжении почти 50 лет время от времени возникали те или иные гипотезы. Все они отталкивались или от взглядов Геккеля, или от подходов Мечникова и пытались в той или иной степени умозрительно, спекулятивно объяснить различные проблемы филогенеза многоклеточных. В рамках этих гипотез появлялись и интересные находки. Так, А. Ламэр, автор одной из таких гипотез, первым отметил роль полового процесса при возникновении Metazoa.

Хотя гипотеза Фагоцителлы стала явным шагом вперед по сравнению с гипотезой Гастреи, у нее тоже были недостатки, обусловленные самим состоянием науки в тот период, в первую очередь понятийной базой, на которой она строилась. Тогда еще не было сформулировано учение об уровнях организации живого. Наука базировалась на организменном подходе. Взрослый организм рассматривался как застывшая форма, вне его связи с другими онтогенетическими стадиями и условиями среды обитания. Экология, название которой было уже предложено тем же Геккелем, как наука еще не сформировалась.

Довольно долгое время существовала проблема понимания положения простейших в системе животного мира. К этому времени клеточная теория, то есть утверждение, что все организмы построены из клеток, имеющих оболочку, цитоплазму и ядро, что клетка — элементарная составляющая часть живых организмов, и что все живые организмы возникают только из клеток, стала одной из основных фундаментальных биологических теорий. Однако существовало сомнение: а приложима ли клеточная теория к простейшим? Что это такое — простейшие: клетки или организмы? Если простейшее — клетка, то можно ли считать его организмом? Как индивидуальность одноклеточного организма в процессе эволюции превратилась в индивидуальность организма, состоящего из мириадов клеток? Одни ученые склонялись к тому, что простейшие — клетки, а не организмы. Другие смешивали сходство в организации, в общей структуре организмов простейших и многоклеточных и утверждали о тождественности между ними. Это, с их точки зрения, решало проблему передачи индивидуальности с одного уровня организации живого на другой, более высокий.

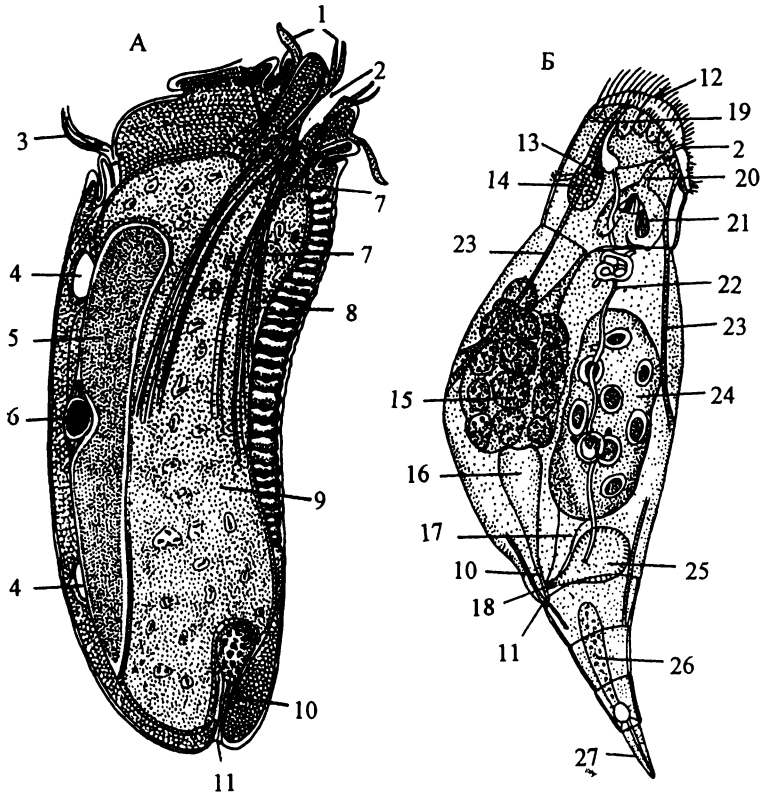


Рис. 5. Сравнение элементов анатомии инфузории и коловратки (Иванов, 1968):
А — продольный разрез инфузории *Diplodinium ecaudatum*; Б — схема строения коловратки, вид сбоку; *1* — околоротовые цирри; *2* — цитостом и ротовое отверстие коловратки; *3* — спинные цирри; *4* — сократительная вакуоль; *5* — макронуклеус; *6* — микронуклеус; *7* — микрофиламенты глотки; *8* — скелетная пластинка; *9* — эндоплазма; *10* — задняя кишка и ее клеточный аналог у инфузории; *11* — анальное отверстие коловратки и цитопрокт инфузории; *12* — коловращательный аппарат; *13* — мозг; *14* — ретроцеребральный орган; *15* — желудок; *16* — кишечник; *17* — яйцевод; *18* — клоака; *19* — проток ретроцеребрального органа; *20* — пищевод; *21* — глотка (мастакс); *22* — протонефридий; *23* — мышца-ретрактор; *24* — яичник; *25* — мочевой пузырь; *26* — цементные железы; *27* — пальцы

Точка зрения этих ученых становится понятна при сравнении между собой, например, инфузорий и коловраток или бескишечных турбеллярий, имеющих сравнимые с ними размеры порядка 100–200 микрон (рис. 5). Это делает понятным, например, появление уже в 1936 г. своеобразной гипотезы М. Шадфо. По его мнению, предками Metazoa были представители большой группы простейших, названых им «Protistes Trichocistiferes», для которых характерно наличие специальных экструзивных органелл — трихоцист, и особой вестибулярной ямки, из которой у многоклеточных сформировался инвагинационный (т. е. образовавшийся путем впячивания — инвагинации) кишечник (рис. 6). Шадфо считает гомологами внутриклеточную органеллу многих простейших и их цитостом соответственно стрекательным капсулам и гастральной полости книдарий.

Гипотезу Шадфо можно отнести к разряду многочисленных оригинальных гипотез, которые могут быть объединены под общим названием гипотез целлюляризации.

Первые из них возникли сразу после появления гипотезы Гастреи Геккеля. Уже в 1877 году Г. Ихеринг заявил о возможности происхождения плоских червей тур-

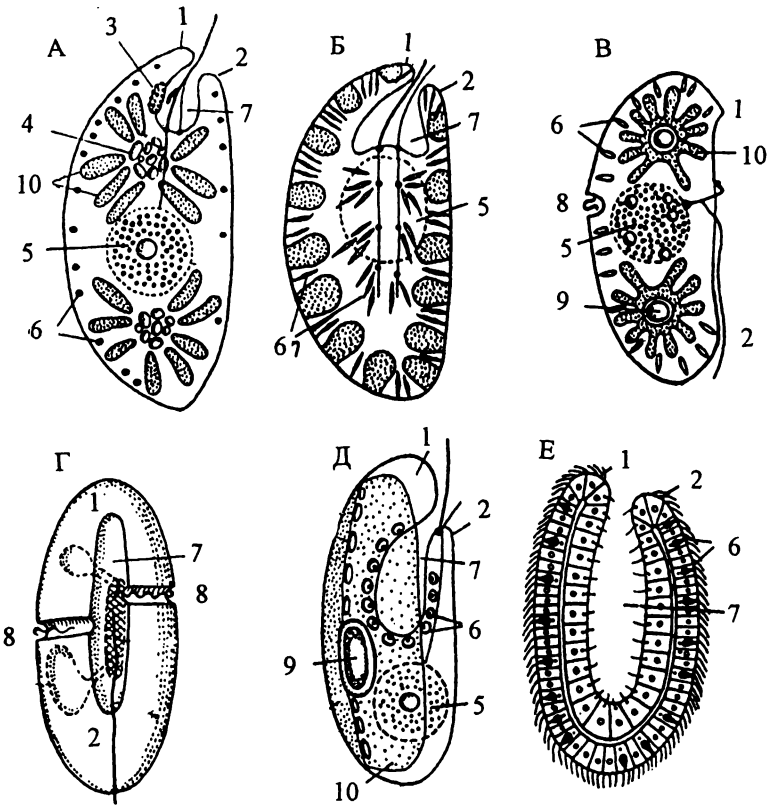


Рис. 6. Выведение гастреад из жгутиконосцев по М. Шадфо (Иванов, 1968):
А – схема организации Euglenoida; Б – то же Chloromonadida; В и Г – то же Dinoflagellata; Д – то же Cryptomonadida; Е – гастрея;
1 и *2* – края вестибулярного отверстия (бластопор у Гастреи); *3* – стигма; *4* – зерна парамилона; *5* – ядро; *6* – книдоцисты; *7* – вестибулярная впадина (архэнтерон у Гастреи); *8* – жгутиковый желобок; *9* – пиреноид; *10* – пластида

беллярий непосредственно от инфузорий. В течение 80-х годов прошлого века эта гипотеза, названная гипотезой целлюляризации, была довольно популярной. Ихеринг возражал против идеи Геккеля о происхождении Metazoa от колониальных простейших. Он считал, например, что цитостом инфузорий гомологичен рту метазоа, а их система сократительной вакуоли — выделительной системе последних. Параллельно с Ихерингом или вслед за ним появились аналогичные гипотезы англичанина Сэвила Кента, москвича А. А. Тихомирова и, наконец упомянутая выше гипотеза француза Шадфо. Наконец, в 1944 году свой вариант целлюляризации предложил югославский ученый И. Хаджи, назвавший ее полиэнергидной теорией. Хаджи много лет занимался изучением стрекающих — Cnidaria — и верно подметил у всех представителей этого типа те или иные признаки двусторонней симметрии. Это обстоятельство послужило для него основанием считать предками Cnidaria плоских червей Rhabdocella, от которых, как он считал, произошли коралловые полипы, а наиболее примитивными многоклеточными — бескишечных плоских червей Acoela, которые, по Хаджи, есть видоизмененные потомки каких-то инфузорий. Однако вывести организацию многоклеточных Acoela из строения одиночного простейшего можно, только допустив процесс так называемой целлюляризации.

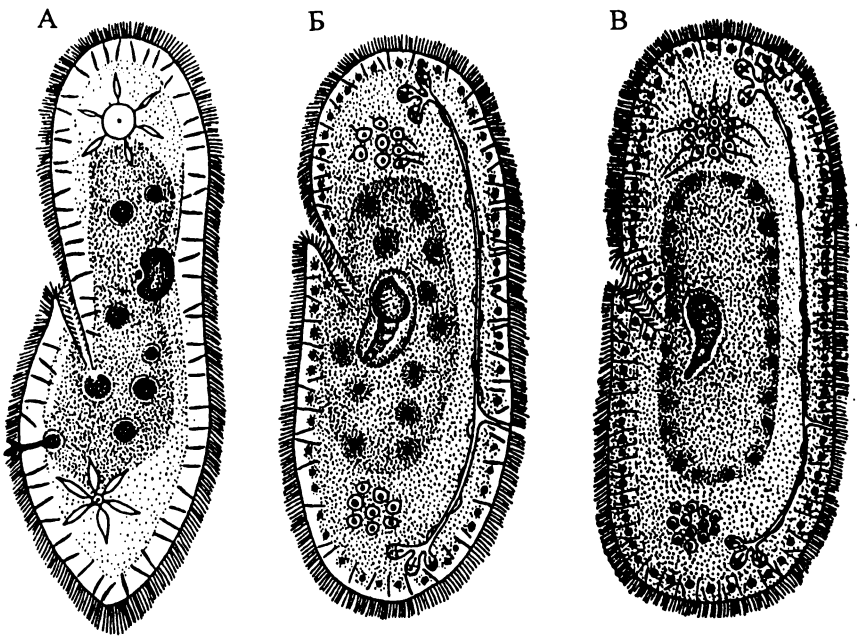


Рис. 7. Гипотетическое превращение ресничной инфузории в примитивную турбеллярию по И. Хаджи (Иванов, 1968):
А–В – три последовательные стадии эволюции

Хаджи считал, что поскольку в онтогенезе метазоон всегда развивается из одной клетки (яйца), значит в филогенезе происходило то же самое. В этом случае он использует биогенетический закон. Во всех остальных Хаджи его игнорирует.

Он тоже считал полностью гомологичными ряд структур и аппаратов инфузорий и многоклеточных. Например, сократительные вакуоли инфузорий и выделительную систему турбеллярий, стрекательные элементы тех и других (трихоцисты инфузорий и рабдиты турбеллярий) (рис. 7).

Тело бескишечных турбеллярий целиком или отчасти состоит из плазмодия, то есть лишено внутриклеточных границ. Это дало основание Хаджи утверждать, что целлюляризация их по сравнению с другими многоклеточными еще не закончена.

Доводом в пользу примитивности этих обеих групп служили для него также их малые размеры, сравнимые между собой и их гермафродитизм, так как конъюгация инфузорий, с точки зрения Хаджи, – разновидность перекрестного оплодотворения.

Наконец, для него было легче признать сохранение у Metazoa индивидуальности, уже достигнутой простейшими, чем принять возникновение ее заново в колониальном предке многоклеточных.

Существует множество возражений против такого подхода к происхождению многоклеточных, среди которых и то, что инфузории – слепая ветвь эволюции простейших. Следствия из этой гипотезы заставляли полностью перевернуть целые разделы сравнительной анатомии животных, что приводило к коренной реформе системы всего животного мира вопреки огромному корпусу фактов, противоречащих такой реформе.

Сторонники гипотезы целлюляризации правы только в одном: Acoela – действительно одни из самых примитивных многоклеточных. Однако по всем осталь-

ным пунктам доказательств сторонников целлюлярной гипотезы в настоящее время имеется богатейший арсенал анатомических доказательств — как на макроскопическом, так и на ультрамикроскопическом уровнях, которые показывают резкое противоречие доводов того же Хаджи действительному положению. Просто необходимо отметить, что, несмотря на декларацию эволюционности этой гипотезы, она как раз и выделяется отказом от целого ряда доказанных положений эволюционного учения или произвольным использованием ряда его положений там, где это выгодно автору. Это относится к основному биогенетическому закону (хотя в неявном виде он используется), к теории зародышевых листков и т. п.

Наконец, к этой же категории гипотез можно отнести так называемую галлертоидную гипотезу немецкого ученого М. Грасхофа, появившуюся сравнительно недавно — в 1970-е годы. Она тоже полностью отвергает основные положения сравнительной анатомии, эволюционной морфологии, базирующихся на гигантском материале фактических данных эмбриологии, палеонтологии и т. п.

В основе его гипотезы лежит допущение существования исходной полиэнергидной формы, названной Галлертоидом. Он сложен из студнеобразной субстанции, находящейся во внутренней широко разветвленной системе полостей клетки — эндоплазматическом ретикулюме. Эта субстанция представляет собой совокупность коллагеновых волокон. По мнению Грасхофа, только после стабилизации такой опорной системы волокон могла развиваться организация многоклеточного животного. Описания исходной формы для возникновения многоклеточности настолько невнятны, что трудно понять, принимает ли Грасхоф идею целлюляризации, так как самая ранняя стадия Галлертоида уже покрыта ресничными клетками, одевающими галлерту — ту самую студенистую субстанцию. С другой стороны, по Грасхофу простейшие — это результат эволюции Галлертоида. Они не могут быть предками многоклеточных животных. Но все же скорее складывается впечатление, что Галлертоид напоминает плазмодий — полиэнергидное простейшее, способное изменять форму своего тела.

Несмотря на то что первые публикации с формулировками этого подхода появились лишь в 1973 году, легко увидеть, что его уровень не выходит за рамки других гипотез, разобранных ранее. А по уровню механицизма и безразличию к огромному арсеналу фактов, накопленному наукой, он не имеет себе равных. В какой-то степени гипотезу Грасхофа и его коллег можно считать курьезом.

Вполне логичным следствием из логических конструкций, выстриваемых учеными на данном этапе, было то, что многие из них с переменным успехом надеялись найти переходную форму, которая будет решающим доводом в пользу той или иной гипотезы. Так, Ж. Френцель в 1892 году описал странное существо, найденное им в одном из соленых озер Аргентины. Он назвал его *Salinia salve* (рис. 8 А). Его находку некоторое время считали важным доводом в пользу гипотезы целлюляризации. Однако кроме Френцеля ее больше никто никогда не находил.

Сэвил Кент в 1880–82 гг. в водоеме ботанического сада Кью-Гарден нашел несколько экземпляров другой необычной формы, которую он назвал *Proterospongia haeckeli* (рис. 8 Б). Эту находку уже Мечников считал доказательством правоты гипотезы Фагоцителлы. Сейчас этот вид относят к колониальным воротничковым жгутиконосцам из Craspedomonadina.

Ф. Шульце в 1882 году описал интересный организм *Trichoplax adherensis*, обнаруженный в морском аквариуме в Гарце (описание см. ниже, с. 139–143, рис. 21–23). Бючли считал это животное пластинчатой формы доказательством правоты его гипотезы Плакулы. Затем на 70 лет трихоплакс авторитетом Т. Крумбаха был отнесен к аберрантным личинкам Cnidaria, и лишь обнаружение в 70-х годах у него полового процесса вернуло интерес ученых к этой форме и позволило убедиться, что этот организм действительно находится на фагоцителльном уровне организации.

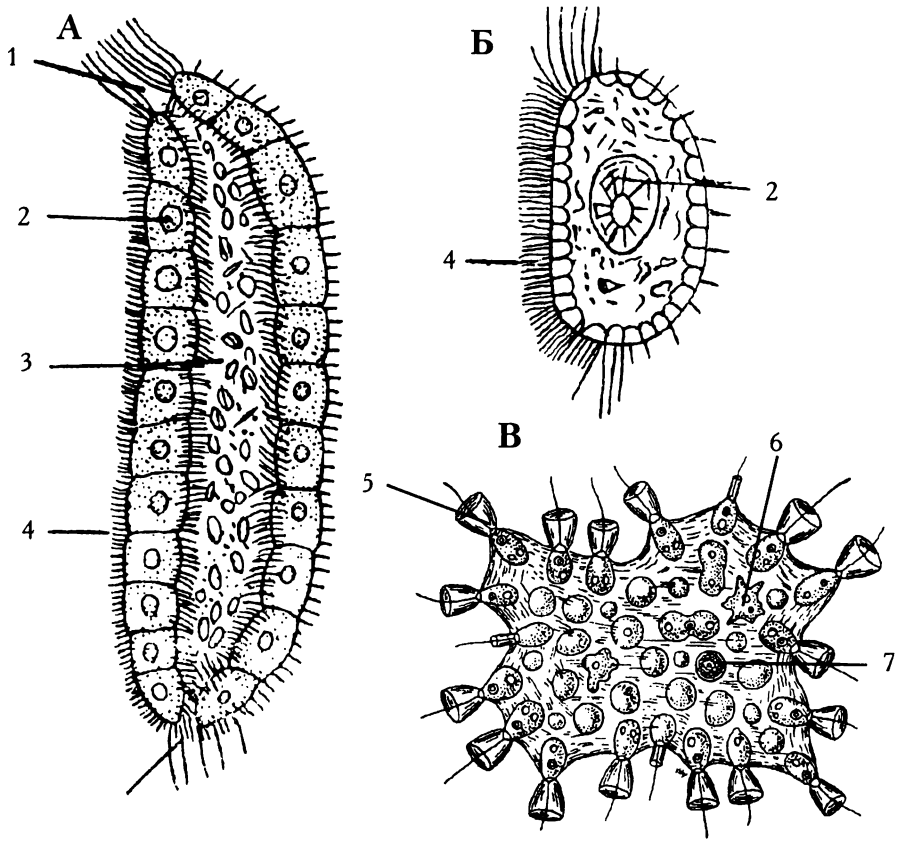


Рис. 8. Предполагаемые переходные формы между простейшими и многоклеточными (Иванов, 1968): А, Б — *Salinella salve*; Б — колония *Proterospongia haeckeli* (Protomonadida Craspedomonadina); *1* — ротовое отверстие; *2* — ядро; *3* — полость кишки с пищевыми частицами; *4* — анус; *5* — чувствительные щетинки; *6* — делящийся индивидуум, распадающийся на мелкие споры

Итак, можно констатировать, что уже на стадии организменного подхода к проблеме происхождения многоклеточности можно выделить две группы гипотез. Одна группа всегда отталкивается от каких-то полиэнергидных исходных гипотетических форм, считая именно полиэнергидность обязательным условием возникновения метазойности. Все гипотезы этой группы отрицают роль учений о зародышевых листках и рекапитуляции, а вместе с ними отбрасывают в сторону весь гигантский материал сравнительной эмбриологии. Для доказательства своей правоты в них используются самые произвольные допущения, придающие первостепенную важность поверхностным аналогиям, или прибегающие к механическим конструкциям. Это вся совокупность гипотез о целлюляризации вместе с Галлертоидом Грасхофа. Самое интересное, что многоклеточность с участием полиэнергидной стадии жизненного цикла все-таки возникла (см. ниже), но она не вышла за пределы протозойного уровня организации. И только наличие у них гетероклеточности на одном из этапов жизненного цикла позволяет этих животных вывести за пределы подцарства Protozoa.

Вторая группа гипотез, несмотря на все их различия между собой, приемлют геккелевские допущения о последовательных филогенетических стадиях «Цитеи» и

«Бластеи», понимая под первой моноэнергидных простейших, а под второй — каких-то колониальных жгутиконосцев. Это — гипотезы колониального происхождения многоклеточности. И в настоящее время именно их можно считать стартовой площадкой для развития современных подходов к этой проблеме.

Серьезнейший шаг к этому сделал А. А. Захваткин, который занимался исследованием жизненных циклов колониальных простейших и низших Metazoa и на этом основании сформулировал свою гипотезу Синзооспоры. Захваткин первым вышел за пределы организменного подхода, установив: эволюционируют не особи, а жизненные циклы целиком. Он пришел к выводу, что жизненный цикл простейших, от которых взяли начало многоклеточные, должен был состоять из следующих четырех периодов:

1. Метагамного периода, когда происходит палинтомическое образование жгутиковых клеток-расселительниц (зооспор).
2. Вегетативного периода, представленного питающимися жгутиконосцами, размножающимися монотомически (трофозоитов).
3. Прогамного периода, в течение которого проходит мейоз и формируются гаметы.
4. Сингамного периода, то есть процесса оплодотворения и образования зиготы.

Оказалось, что жгутиконосцы с подобным типом жизненного цикла не так уж и редки. Процесс перехода к многоклеточности Захваткин представлял себе по аналогии с формированием колоний у жгутиконосцев-вольвоцид. Такой переход осуществился в результате объединения отдельных зооспор в единую «синзооспору», вследствие чего и все последующие монотомические поколения перестали существовать как самостоятельные индивидуумы. Соответственно метагамный и сингамный периоды стали частью онтогенеза многоклеточного организма.

Он обнаружил также важнейшее эволюционное значение палинтомического дробления, естественным следствием которого является эффект эмбрионизации.

Ошибкой Захваткина было предположение, что первичные Metazoa были сидячими организмами. Сегодня практически никто не сомневается в том, что переход к сидячему образу жизни приводит к узкой специализации и является эволюционным тупиком. Это было очень хорошо показано А. В. Ивановым в его разборе гипотезы Захваткина. Однако его собственная гипотеза, где он выводит многоклеточных из колонии воротничковых жгутиконосцев (рис. 9), не выходит за пределы других «колониальных гипотез», базирующихся на организменном уровне, разобранных выше. В то же время в чем-то тоже ошибочная гипотеза Захваткина содержит уже все основные элементы современного подхода к проблеме.

Современные представления о происхождении Metazoa нельзя связать с каким-то одним именем. Напротив, существует целая плеяда ученых, которые, часто независимо друг от друга и даже дискутируя между собой, освещали разные стороны проблемы, формируя современный взгляд на ее решение. Здесь можно упомянуть Н. А. Ливанова, который, отталкиваясь от работы Захваткина, попытался оригинально объединить лучшие стороны гипотез Геккеля и Мечникова, а также показал принципиальную важность того, что прогрессивная эволюция группы чаще всего начинается с макрофагии, с хищных форм, ведущих активно-подвижный образ жизни в придонных слоях воды; А. В. Иванова, который самим фактом создания монографии «Происхождение многоклеточных животных», несмотря на спорность собственных взглядов на эту тему, внес огромный вклад в решение проблемы; С. С. Шульмана, который независимо от Н. А. Ливанова обнаружил механизм возникновения первичных органов метазоона и сформулировал основные допущения, показывающие причины возникновения многоклеточности. З. С. Кауфман обосновал условия, в которых сначала агрегации, а затем колонии простейших, от которых возникли Metazoa,

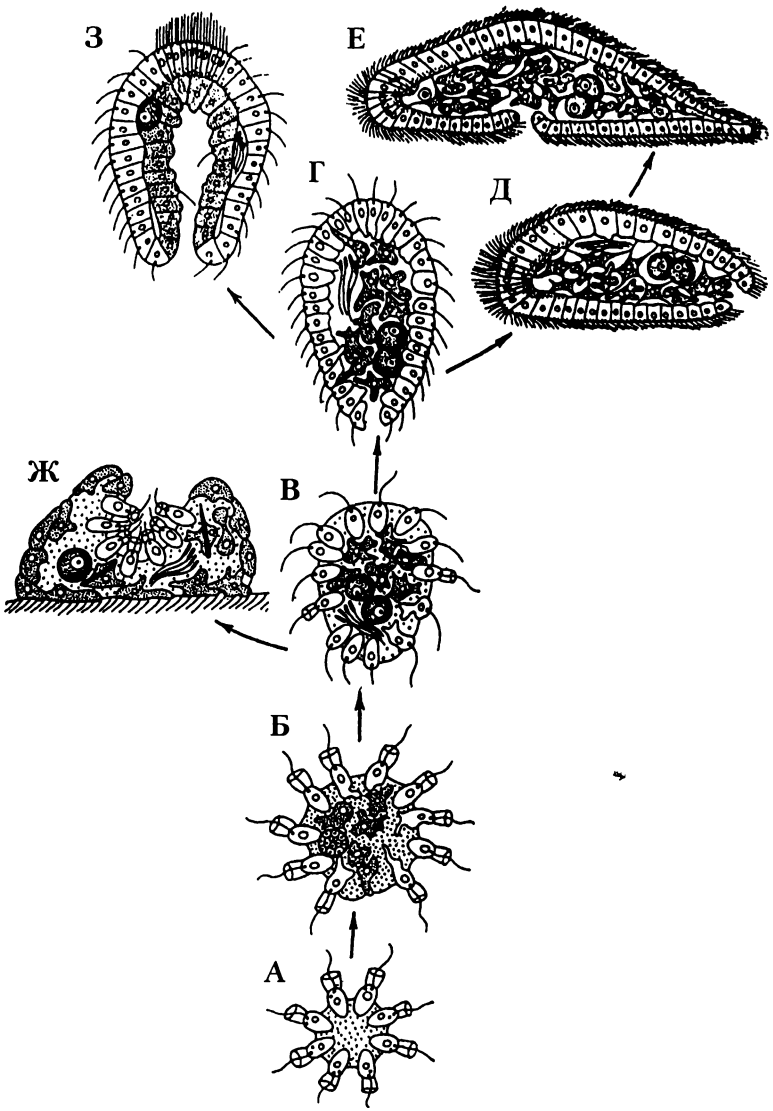


Рис. 9. Главнейшие предполагаемые стадии филогенеза Metazoa по А. В. Иванову (Иванов, 1968): А — колония Choanoflagellata (= Craspedomanadina), подобная *Sphaeroeca*; Б — колония Choanoflagellata (=Craspedomanadina), подобная *Proterospongia*; В — ранняя Фагоцителла; Г — поздняя Фагоцителла; Д — первичная турбеллярия — появление рта и билатеральной симметрии; Е — примитивная бескишечная турбеллярия — усиление дифференциации клеток, смещение рта на брюшную сторону; Ж — примитивная губка — переход к сидячему образу жизни, замена локомоторной функции кинетоцитов гидрокинетической; З — первичное кишечнополостное типа Гастреи — образование, эпителизация фагоцитобласта

получили селективные преимущества перед одиночными формами. Л. Н. Серавин экспериментально доказал некоторые ранее гипотетические аспекты возникновения кино- и фагоцитобласта и указал, что речь идет не просто о многоклеточности, а о гетероклеточности Metazoa. Наконец, Ф. Е. Алексеев убедительно показал первостепенную важность возникновения полового процесса у простейших, как одного из необходимых условий возникновения многоклеточных.

Сегодня для любой гипотезы, кроме признания происхождения многоклеточных животных от каких-то простейших, никем уже не ставящегося под сомнение, требуется ответ на следующие вопросы.

Во-первых, почему все-таки возникла многоклеточность? Простейшие до сих пор представляют собой процветающую в наших водоемах группу.

Во-вторых, о какой многоклеточности идет речь?

В-третьих, какие условия были необходимы для возникновения настоящих многоклеточных животных?

В-четвертых, где, среди каких простейших нужно искать возможных предков и какими свойствами должны были обладать эти гипотетические предки Metazoa?

Наконец, в-пятых, как же возникла та форма индивидуальности, что характерна для настоящих Metazoa?

Ответ на первый вопрос лежит в одном из свойств материи как таковой. Его можно назвать тенденцией к самоорганизации, к возникновению порядка из хаоса, тенденцией к возникновению все более сложных систем, то есть все более сложных связей между взаимодействующими элементами. Они закономерно появляются на разных уровнях организации материи каждый раз, когда для этого складываются необходимые условия. Поэтому многоклеточность не могла не возникнуть. И действительно, она возникала у простейших неоднократно — и у животных, и у растений. В частности, ее появление у паразитических простейших почти правило. У всех животных паразитизм обычно способствует увеличению размеров. У простейших это требует для сохранения нормального функционирования того или иного усовершенствования организации (как минимум полиэнергидности, и как вариант — многоклеточности: рис. 10) (исключение — внутриклеточные паразиты).

Следовательно, проблемой является не появление многоклеточных форм, а возникновение индивидуальности многоклеточного организма, которая легла в основу прогрессивной эволюции настоящих многоклеточных, или, как их называет Л. Н. Серавин, разноклеточных, гетероклеточных организмов.

Действительно, разнообразие их колоссально. Размеры гетероклеточных колеблются от 27 мкм до 35 м, то есть в миллион раз. Количество клеток в составе их тел может варьироваться от четко определимой конечной величины, как у свободноживущих нематод или коловраток (менее 1000 клеток), до буквально неисчислимых миллиардов. Бросается в глаза огромное разнообразие клеток, тканей, типов скелетов, вариаций строения отдельных органов или их систем.

Такая сложнейшая и тончайшая дифференцировка, специализация отдельных клеток и органов сочетается с интеграцией, объединением всех структур многоклеточного организма, создающего индивидуум. С первого взгляда кажется, что в этом потрясающем разнообразии вряд ли можно отыскать какие-то пути, ниточки, связывающие этих животных с простейшими или их колониями.

Однако можно все-таки вычленить ряд признаков и особенностей, свойственных всем без исключения гетероклеточным животным.

Перечислим их.

1. Все многоклеточные в своем жизненном цикле обязательно проходят стадию одной клетки.
2. Для всех многоклеточных совершенно обязателен половой процесс, который обеспечивает преобразование наследственной информации и накопление ее в геноме. Первое происходит в профазе первого мейотического деления в результате перекомбинации генетического материала, содержащегося в хромосомах, и завершается объединением геномов гамет в зиготе. Второе осуществляется благодаря диплоидности вегетативной стадии жизненного цикла у многоклеточных.

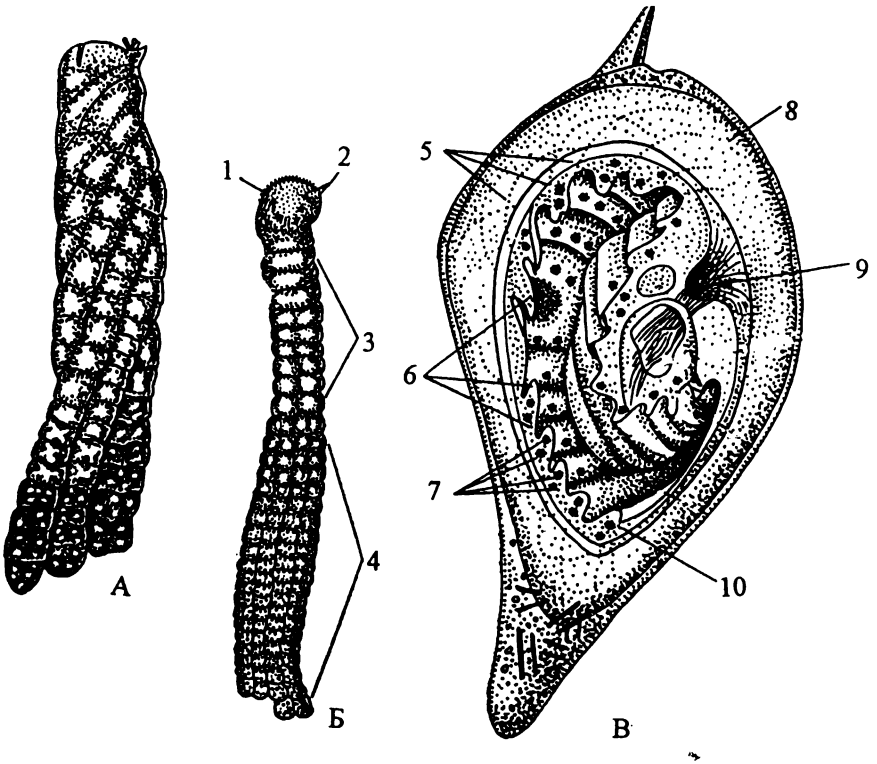


Рис. 10. Многоклеточные простейшие (Шульман, 1974):
А и Б — паразитические жгутиконосцы из рода *Haplozoon* (А — *H. armatum*; Б — *H. delicatulum*); В — растущий трофонт *Amoebophrya cerati* (Dinoflagellata), находящийся в теле хозяина — *Paracentrum micans* (Dinoflagellata), косой разрез;
1 — трофоцит; *2* — стилет; *3* — гоноциты; *4* — спороциты; *5* — жгутики; *6* —складки на поверхности полости (*12*) трофонта; *7* — ядра трофонта; *8* — тело хозяина; *9* — отверстие цитостома с системой фибрилл; *10* — наружная стенка паразита

3. Для всех многоклеточных при этом обязательна оогамия, облигатным следствием которой является палинтомическое деление клеток, необходимое для возникновения эмбрионального периода онтогенеза.
4. У всех многоклеточных животных обязателен жизненный цикл с гаметической редукцией, при котором абсолютно доминирует диплоидная вегетативная особь.
5. Как следствие всего вышесказанного, жизненный цикл всех многоклеточных состоит из одних и тех же этапов: 1) образования гамет (прогамная часть цикла); 2) слияния гамет с образованием зиготы (сингамная часть цикла); 3) палинтомическое дробление зиготы (метагамная часть цикла); 4) монотомическая фаза роста многоклеточного организма (вегетативная часть цикла).

Обзор всего разнообразия простейших показывает, что всем этим требованиям в полной мере не удовлетворяет ни одна из групп простейших, обитающих на планете сегодня. Однако одна из них — колониальные Volvocida — подходит к ним ближе всех, за исключением двух характеристик: они автотрофы и для них характерен жизненный цикл с зиготической редукцией, то есть в течение его большей части доминируют гаплоидные вегетативные особи. Именно последнее обстоятельство вызывало

всегда наибольшие возражения противников колониальных гипотез возникновения Metazoa. Однако все другие гипотезы еще более не соответствуют перечисленным общим особенностям многоклеточных.

К сожалению, не сохранились или еще не идентифицированы ископаемые остатки животных, которые можно было бы интерпретировать как наиболее примитивные Metazoa. Они, вероятнее всего, не имели скелетов, были достаточно мелки и не обитали в зоне заплеска, то есть там, где они могли быть выброшены на берег и захоронены в береговых отложениях. Жизнь на литорали тогда еще не существовала в связи с отсутствием или слабым развитием озонового экрана над планетой. Поэтому приходится реконструировать условия, в которых агрегации клеток, а затем их колонии, в которых, как у крупных Volvocida, роль отдельной особи сводилась к части колонии, отвечающей за выполнение конкретных функций, могли стать селективно более выгодными, то есть поддерживались естественным отбором.

В настоящее время широко известно, что агрегации клеток в некоторых условиях приобретают более высокие шансы на выживание. К таким условиям относятся пресс хищников определенных размеров, кислородная недостаточность и т. п. Агрегации более устойчивы к выеданию, они могут довольствоваться более низким уровнем метаболизма.

Как считают специалисты, около двух миллиардов лет тому назад, когда в океане обитали только простейшие, темпы эволюции животного мира могли превышать темпы насыщения атмосферы кислородом. Именно к этому времени относится грандиозное, так называемое гринвиллское горообразование, сопровождавшееся выбросом на поверхность огромных масс расплавленных пород, которые, остывая и окисляясь, в короткий промежуток времени изымали большое количество кислорода из атмосферы. Его недостаток не успевал компенсироваться деятельностью водорослей, которые тогда были единственными представителями растительности на планете. Кислород, ставший лимитирующим фактором, сделал селективно выгодными длительно существующие агрегации, которые могли довольствоваться уменьшившимся содержанием кислорода в океане. Это стимулировало появление относительно длительно существующих агрегаций — колоний клеток. Среди них должны были существовать колонии-гетеротрофы, в которых наиболее успешно захватывали добычу клетки именно на заднем полюсе колонии — из-за ее гидродинамических особенностей. Это доказано наблюдениями над личинками низших многоклеточных. Индивидуально охотящиеся клетки уползали внутрь колонии. Так появилась база для разделения труда и возникновения двух первичных органов: кинобласта и фагоцитобласта (рис. 11).

Так возникла организация Фагоцителльного или Паренхимельного типа. Ее современные представители — губки и трихоплакс, относимые к подцарству Prometazoa, — до сих пор широчайше представлены в водоемах планеты (см. следующий раздел).

Гетероклеточность более высокого уровня могла возникнуть только в результате перехода паренхимелльных предков позвоночных к макрофагии — питанию крупными жертвами, то есть к активному хищничеству в придонных слоях воды. Именно нападение на крупную добычу потребовало интеграции действий клеток первичного метазоона паренхимелльного уровня организации и дифференциации кинобласта на мускулатуру, чувствительные элементы и к появлению рта и кишечника (полости для помещения добычи). Такой уровень организации характерен для низших представителей настоящих многоклеточных — Eumetazoa (см. ниже). Поэтому у всех низших Eumetazoa для передвижения до сих пор используются реснички, а мускулатура — только для добывания пищи.

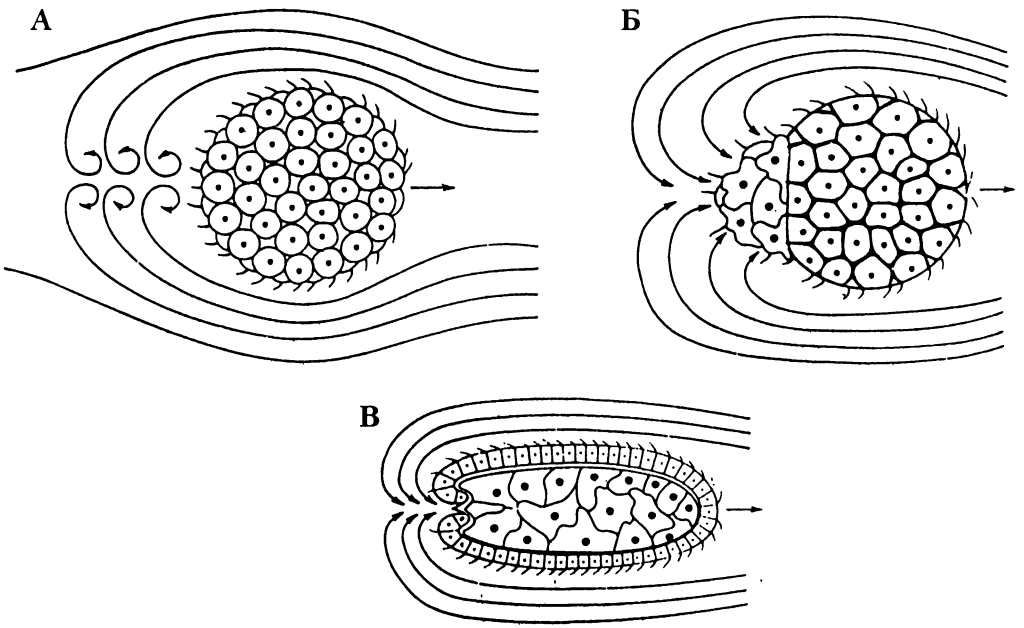


Рис. 11. Предполагаемый процесс возникновения кинобласта и фагоцитобласта (Шульман, 1974): А – исходная форма – поляризованная колония; Б – особь, дифференцированная на кинобласт и фагоцитобласт в передне-заднем направлении; В – фагоцителла с бластопром (первичным ртом), возникшая в результате униполярной иммиграции клеток фагоцитобласта

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев Ф. Е. Половой процесс, половое размножение и проблема происхождения многоклеточных // Вопросы эволюционной морфологии животных. Казань: Изд. КГУ, 1979. С. 106–123.
2. Захваткин Ю. А. К вопросу о происхождении многоклеточных // Вопросы эволюционной морфологии животных. Казань: Изд. КГУ, 1979. С. 97–105.
3. Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
4. Иванов А. В. Об эволюции зародышевых листков // Зоол. ж. 1986. Т. 65, вып. 5. С. 652–655.
5. Кауфман З. С. Очерк эволюции кишечнополостных. Карельский научн. центр АН СССР. Петрозаводск, 1990. 155 с.
6. Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М.: Советская наука, 1955. 399 с.
7. Ливанов Н. А. О происхождении Metazoa // Зоол. ж. 1970. Т. 59, вып. 4. С. 517–532.
8. Серавин Л. Н. Похвальное слово Жану Батисту Ламарку // Вестник СПб ун-та. 1994. Сер. 3, вып. 4 (№ 24). С. 3–17.
9. Серавин Л. Н. Почему мелкие животные, плавающие с помощью жгутиков и ресничек, вращаются вокруг продольной оси тела // Зоол. ж. 1986. Т. 65, вып. 5. С. 676–682.
10. Шульман С. С. Проблема происхождения Metazoa // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1974. Т. 53. С. 47–82.
11. Grasshoff M. Die Evolution der Schwämme. I. Die Entwicklung des Kanalfiltersystems // Natur und Museum. Bd 122. Heft 7. D 5107 E. S. 237–247.

Царство Metazoa, подцарство Prometazoa

В современной фауне многоклеточных животных представлены группы, находящиеся на различных уровнях организации. Среди тех, что характеризуются примитивностью своего строения, имеется несколько групп, ведущих совершенно несходный образ жизни, но иллюстрирующих различные варианты общего плана строения при сохранении самого примитивного по сравнению со всеми остальными многоклеточными, уровня организации. Последнее обстоятельство и послужило основанием выделить их в отдельное подцарство Prometazoa.

Представители этого подцарства или сравнительно недавно переоткрыты (представители типа Placozoa) или же недостаточно изучены (как Orthonectida и Dicyemida), или же ранее относились к подцарству Protozoa (как Myxosporae). Немаловажную роль играет и то, что ученые еще не пришли к единому мнению, как интерпретировать те факты, которые имеются в их распоряжении. А некоторые из них при всей их, казалось бы, изученности (как, например, Spongia), предстают перед нами в свете новых данных совсем в ином виде.

С другой стороны, удивительное разнообразие этих животных как бы приоткрывает завесу времен, обнаруживая, какой богатой могла быть фауна океанов на заре нашей биосферы.

Все пять типов, перечисленных выше, характеризуются таким комплексом признаков многоклеточных животных (кроме собственно многоклеточности, или, вернее, гетероклеточности), как гетеротрофный тип питания; жизненный цикл метазойного типа с гаметической редукцией (то есть с половым процессом, оогамией, прогамным, сингамным, метагамным периодами; последний подразделяется на период палинтомического дробления в эмбриогенезе и период монотомического роста на постнатальном этапе онтогенеза — см. выше).

Одновременно для всех этих типов присущи признаки, которые отличают их от всех прочих многоклеточных животных и позволяют выделить в отдельное подцарство — Prometazoa. Правда, большинство из них — это так называемые отрицательные признаки. К ним относятся отсутствие настоящих зародышевых пластов, рта и кишечника, мускулатуры и нервной системы. Единственный позитивный признак — фагоцитоз и пиноцитоз в качестве основного способа добывания пищи («протозойный» способ питания). Здесь подчеркивается способ добывания пищи, а не то, что для этих животных характерно внутриклеточное переваривание пищи. Последнее еще сохранилось и у низших Eumetazoa. Но они хищники, охотящиеся на относительно крупную добычу, и добывают ее совершенно по-другому.

Именно здесь и происходит столкновение мнений различных ученых. Одни из них считают: самое главное, что объединяет всех этих животных, уровень организации, который и охарактеризован выше. Вторые стремятся доказать, что по крайней мере Orthonectida и Dicyemida примитивность своей организации приобрели вторично, как результат далеко зашедшей адаптации к паразитическому образу жизни. Отдавая должное этим работам, в данном пособии мы остаемся все-таки на стороне тех, кто относит эти группы к Prometazoa, так как не видим пока аргументов в пользу противного.

На данном уровне изученности подцарство Prometazoa можно подразделить на две группы крупных таксонов (надтипов). Входящие в них беспозвоночные сильно отличаются по их планам организации и жизненным циклам. Мы не исключаем, что объединяет их в одно подцарство не родство, а именно уровень организации.

НАДТИП PLASMODIATA

Все представители надтипа — облигатные паразиты. Они паразитируют у широкого круга морских беспозвоночных, а также у морских и пресноводных позвоночных, прежде всего — костистых рыб. До сих пор среди специалистов ведется дискуссия, например, о том, кто же это такие, дициемиды и ортонектиды: сохранившие очень многие примитивные черты строения животные, находящиеся у основания филогенетического древа, или представители более высоких его ветвей, чрезвычайно сильно упростившихся в результате паразитизма. Сторонники первой точки зрения даже выделяли дициемид в подцарство Mesozoa, промежуточное между простейшими и многоклеточными. Для доказательства второй точки зрения в последнее время предпринимают попытки более углубленного изучения их анатомии, а также привлекают доказательства из области молекулярной биологии, в частности особенности строения так называемой 18S рибосомальной РНК. Особенно большую работу в этом направлении проделал в последние годы Г. С. Слюсарев, исследовавший Orthonectida.

Нам, однако, значительно ближе точка зрения В. В. Малахова, заметившего, что ни в одном случае упрощения организации в результате паразитизма не наблюдается полная редукция нервной системы. Кроме того, обращает на себя внимание, что для дициемид характерны черты буквально изощренного усложнения внутреннего строения на фоне очень простой организации (см. ниже). Это характерно, например, для паразитических простейших и, как нам кажется, свидетельствует о том, что их уровни организации относительно близки. Не зря же миксоспор до самого недавнего времени относили именно к простейшим.

Действительно, паразитический образ жизни вызывает значительные регрессивные перестройки организации многоклеточных животных. Известны факты дегенерации и даже полной утраты многих систем органов, включая и всю пищеварительную систему. Однако ни в одном случае не наблюдается полного исчезновения нервной системы и мускулатуры. Не зря же Г. С. Слюсарев в своих исследованиях наибольшее внимание и усилия посвятил именно их поиску.

В организации ортонектид, дициемид и миксоспор нет никаких следов существования нервной системы ни на одном из этапов онтогенеза, в том числе и в период, аналогичный эмбриогенезу Eumetazoa. А многоклеточный светочувствительный орган, обнаруженный у самок свободноживущего поколения ортонектид Г. С. Слюсаревым, доказательством обязательного наличия нервной системы быть не может. Уже у динофлагеллят имеются сложные светочувствительные органеллы, состоящие из бокала, выстланного пигментными гранулами, и подобия хрусталика. Обеспечение фототаксиса не требует нервной системы. Не требует ее и наличие сократительных элементов. Это позволяет полагать, что их отсутствие — первично для Orthonectida, Dicyemeida и Myxosporae. Поэтому мы и считаем необходимым относить представителей этих типов беспозвоночных к подцарству Prometazoa.

Общая черта строения всех трех типов — отсутствие или очень слабые признаки (у ортонектид) паренхимелльной организации, то есть разделения клеточных ансамблей на кинобласт и фаугоцитобласт. Правда, у дициемид и ортонектид имеются реснички на одной из стадий жизненного цикла, которые можно было бы с натяжкой считать кинобластом. Но у первых они принадлежат трофонту, а у вторых — гамонту. У миксоспор реснички или жгутики отсутствуют полностью.

Но зато у представителей всех трех типов *жизненный цикл обязательно состоит из двух поколений: трофического (трофонт), имеющего плазмодиальное строение, и генеративного (гамонт), имеющего гетероклеточное строение*, что и позволяет отнести все три типа к многоклеточным животным.

Эта уникальная черта плана организации и позволила нам выделить их в специальный надтип подцарства Prometazoa.

≡Тип Orthonectida≡

Ортонектиды — паразиты плоских и кольчатых червей, брюхоногих и двустворчатых моллюсков и некоторых иглокожих. Для них характерен сложный жизненный цикл с чередованием полового и бесполого поколений. Наиболее сложное строение присуще половому свободноживущему поколению.

Например, свободноживущие самцы *Rhopalura ophiocomae*, паразитирующего в офиуре *Amphiura squamosa* (рис. 12), имеют веретеновидную форму. Длина тела самцов составляет 90–130, а ширина — 20–25 мкм. Тело одето слоем покровных клеток, расположенных строго закономерно, образуя 20 колец. Крупные длинные покровные клетки несут реснички, выполняющие локомоторную функцию. На клетках первого и второго колец они направлены вперед, на клетках с 11-го по 15-е меняют направление в процессе биения, а на клетках 19-го и 20-го колец направлены назад. В передней части тела самца есть восемь колец клеток, несущих редкие и короткие реснички. Наконец, среди мозаики покровных клеток самца располагаются девять колец, состоящих из узких клеток, лишенных ресничек.

Внутри тела самца можно выделить несколько типов клеток. С заднего конца тела примерно до его середины тянется комплекс из четырех центральных клеток, содержащих толстые волокна. Они, видимо, несут опорную функцию. Вокруг тяжа этих клеток располагаются еще восемь, собранные в три группы (обычно три, три и две клетки). Как установлено Г. С. Слюсаревым, они напоминают гладкомускульные клетки и проявляют активность при изгибании тела самца. Передние концы центральных клеток достигают уровня семенника, где затем расходятся. Сократительные клетки проходят между семенником и покровными клетками в переднюю часть и там смыкаются, занимая центральное положение.

Семенник представляет собой овальное тело, одетое особыми обкладочными клетками, в цитоплазме которых тоже содержатся сократительные филаменты.

Спермии ортонектид довольно сильно отличаются от типичных спермиев многоклеточных. Это одножгутиковые клетки диаметром 2–3 мкм, с маленьким ядром и довольно большим количеством цитоплазмы.

Спермии выходят в воду через половое отверстие, которое у самцов располагается на одном из поясков безресничных клеток, достигают полового отверстия самок и проникают к яйцеклеткам.

Самки представлены двумя формам — удлиненной и овоидной. Биологическое значение их пока непонятно, но в одном хозяине две формы одновременно не развиваются. Расположение покровных клеток тоже закономерное, но не такое правильное, как у самцов, и подвержено индивидуальной изменчивости. Общее число колец у самок больше — 35. Так же, как у самцов, крупные покровные клетки разделены кольцами из узких безресничных клеток. В передней части тела (с первого по 14-е кольца) реснички направлены вперед, а с 15-го — преимущественно назад. На поверхности тела самок располагается толстый слой неклеточного материала — кутикулы, в котором можно различить до пяти чередующихся зон мелких и крупных гранул.

Внутреннее пространство тела самок почти полностью занято сферическими яйцеклетками диаметром 16–17 мкм. Между массой яйцеклеток и покровным слоем

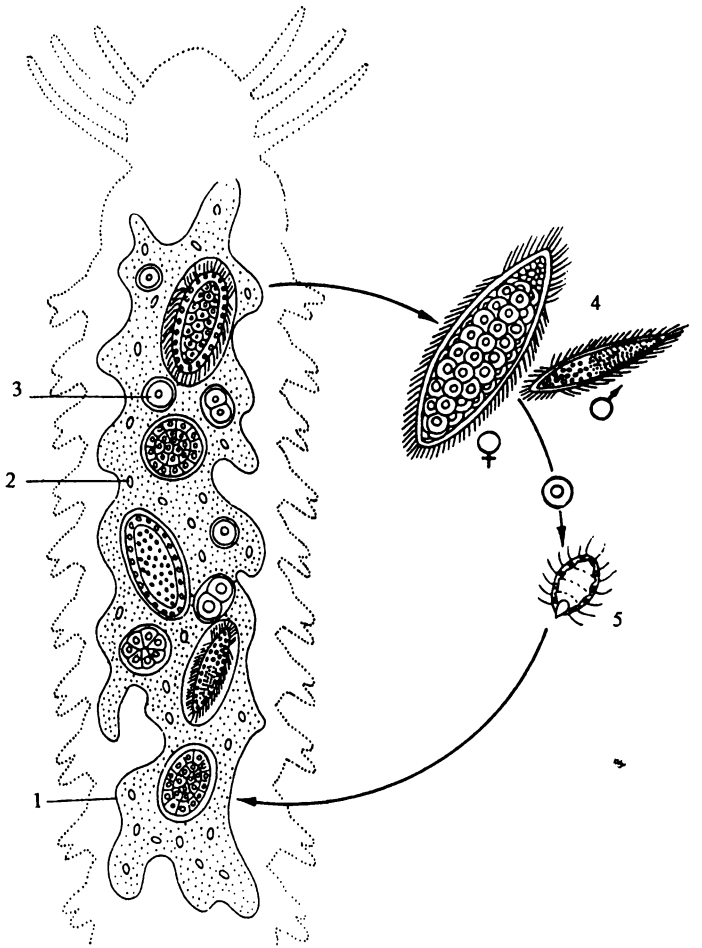


Рис. 12. Жизненный цикл ортонектид (Малахов, 1990):
1 — плазмодий в теле хозяина (кольчатого червя); *2* — вегетативные ядра; *3* — генеративные клетки; *4* — свободноживущее половое поколение; *5* — личинка, развивающаяся из оплодотворенного яйца

залегают многочисленные сократимые клетки, содержащие сократительные филаменты.

Развивающиеся из зиготы личинки внедряются в половые щели офиуры, сбрасывают там ресничный покров и за счет безжгутиковых внутренних клеток формируют один или несколько плазмодиев.

Плазмодии не имеют определенной формы и способны к амебоидным движениям. Внутри плазмодия рассеяно большое количество трофических ядер и генеративных клеток. Последние образуют несколько групп. Генеративные клетки, дающие начало самцам, делятся неравномерно. Впоследствии меньшая клетка делится многократно, и ее потомки обрастают временно неделящуюся крупную клетку. Генеративные клетки, дающие начало самкам, делятся почти равномерно.

Зародыши свободноживущего поколения развиваются внутри плазмодия, следовательно, они получают питание от него. У ряда видов в одном плазмодии могут развиваться и самцы, и самки. У других видов плазмодии «однополы».

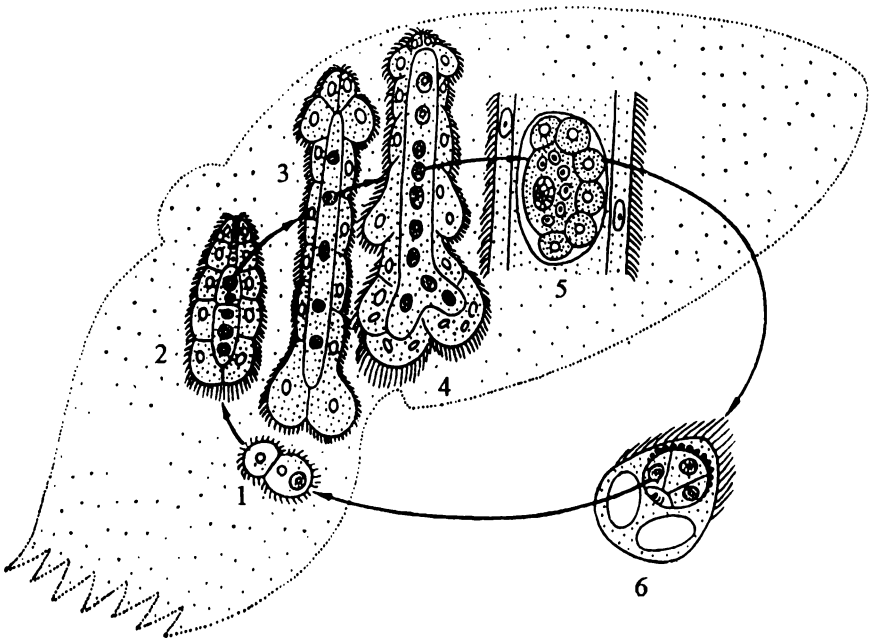


Рис. 13. Схема жизненного цикла дициемид (Малахов, 1990):
1 – двухклеточный зародыш (ламерова личинка); *2* – нематоген-основатель; *3* – первичный нематоген; *4* – ромбоген; *5* – инфузориген в цитоплазме осевой клетки ромбогена; *6* – инфузориформ

Самки и самцы живут очень короткое время. Они не питаются и выполняют только функции полового размножения. Тот клеточный ансамбль, который можно было бы считать фагоцитобластом, не обладает фагоцитарной активностью, специализируясь на выполнении функции сокращения тела или его опоры.

Пиноцитозная и, возможно, фагоцитозная активность свойственны плазмодию ортонектид. Поскольку плазмодий образуется из внутренней массы клеток личинки, его с натяжкой можно считать производным фагоцитобласта, слившимся в единый синцитий.

Но, возможно, это просто результат другого пути возникновения гетероклеточности, который смог быть реализованным именно благодаря переходу к паразитированию в других животных. И это позволило таким архаическим организмам выжить в современном мире и сохранить черты древних, возможно паренхимелльных, предков в строении свободноживущего поколения.

≡Тип Dicyemida≡

Все дициемиды — паразиты венозных придатков почек головоногих моллюсков (осьминогов и каракатиц; у кальмаров они не известны). Так же, как и ортонектиды, они имеют сложный жизненный цикл с чередованием ряда поколений с бесполым и половым размножением. При всей оригинальности их строения и жизненного цикла, их план организации очень похож на таковой ортонектид.

Самая ранняя стадия жизненного цикла дициемид — двухклеточный зародыш (или ламерова личинка), впервые найденный в очень молодых осьминогах (рис. 13, *1*). Из него развивается нематоген-основатель (рис. 13, *2*). На ранних стадиях развития он представляет собой вытянутый организм длиной 50–60 мкм, состоящий из

расположенных одна за другой 12–15 осевых клеток, одетых одним слоем реснич-ных покровных клеток. 10–12 передних — мелкие клетки. При последующем развитии нематогена-основателя они погибают. Три, реже две задние — крупные, содержат большие пузыревидные ядра. В их цитоплазму погружены особые генеративные клетки — аксобласты. Аксобласты делятся митотически и число их увеличивается.

Из аксобластов нематогена-основателя развивается следующая стадия жизненного цикла — первичные нематогены (рис. 13, *3*). Это нитевидные особи длиной несколько миллиметров. Первичные нематогены, как правило, имеют единственную осевую одноядерную клетку. В ее цитоплазме присутствуют многочисленные аксобласты. Осевая клетка окружена покровными ресничными клетками, расположение которых строго видоспецифично. Несмотря на то что расположение покровных клеток у разных видов всегда несколько отличается, обнаруживаются и общие для всех дициемид закономерности в их расположении. На переднем конце первичного нематогена всегда располагается группа из четырех так называемых прополярных клеток, за которыми следует ярус метаполярных клеток. Вместе и те и другие образуют калотту — буквально «клобук» по-французски: что-то вроде слегка вздутого и приостренного наконечника переднего конца тела первичного нематогена. Позади калотты лежат параполярные и затем правильно расположенные диаполярные клетки. На заднем конце тела располагаются крупные урополярные клетки, содержащие включения.

Под электронным микроскопом видно (рис. 14), что поверхность покровных клеток несет продольные складки высотой до 1 мкм, огибающие все тело по пологой спирали или образующие рисунок наподобие папиллярных линий. Это существенно увеличивает поверхность тела и создает основу для питания с помощью пиноцитоза или трансмембранного переноса (избирательного проникновения питательных веществ через клеточную оболочку покровных клеток).

Вся поверхность покровных клеток покрыта ресничками, особенно густо на клетках калотты. Биение ресничек согласовано.

Аксобласты — сферические клетки диаметром 7–10 мкм с ядром 3–4 мкм. И аксобласты, находящиеся внутри аксиальной клетки, и развивающиеся из них следующие генерации дициемид, помимо собственных мембран, окружены гладкой цитоплазматической мембраной со стороны аксиальной клетки. Они словно заключены в камеры, образованные мембранами осевой клетки.

Аксобласты подвергаются дроблению, не испытывая перед этим ни делений созревания, ни оплодотворения. Следовательно, они — продукты бесполого размножения. Аксобласты нематогена-основателя дают начало первичным нематогенам, аксобласты которых в свою очередь производят нематогены следующих поколений.

Дициемидам свойственно постоянство клеточного состава. Конечное число клеток взрослого организма достигается еще на ранних стадиях развития. В последующем наблюдается лишь рост. Каких-либо делений клеток, кроме размножения аксобластов в цитоплазме осевой клетки, у дициемид нет.

Личинки, развивающиеся из аксобластов, по достижении окончательного числа клеток, приобретают подвижность за счет биения ресничек и покидают материнскую особь, не нанося последней видимых повреждений.

Первичные нематогены, развившиеся из аксобластов нематогена-основателя, дают начало следующему поколению первичных нематогенов. Когда плотность населения дициемид в почках хозяина достигнет высокого уровня, из аксобластов первичных нематогенов развиваются особи следующего поколения с несколько иной морфологией — ромбогены (рис. 13, *4*).

Ромбогены построены по общему для так называемых «червеобразных» стадий жизненного цикла дициемид плану, но, как правило, они длиннее и шире, чем первичные нематогены. В цитоплазме покровных клеток ромбогенов встречаются не одно,

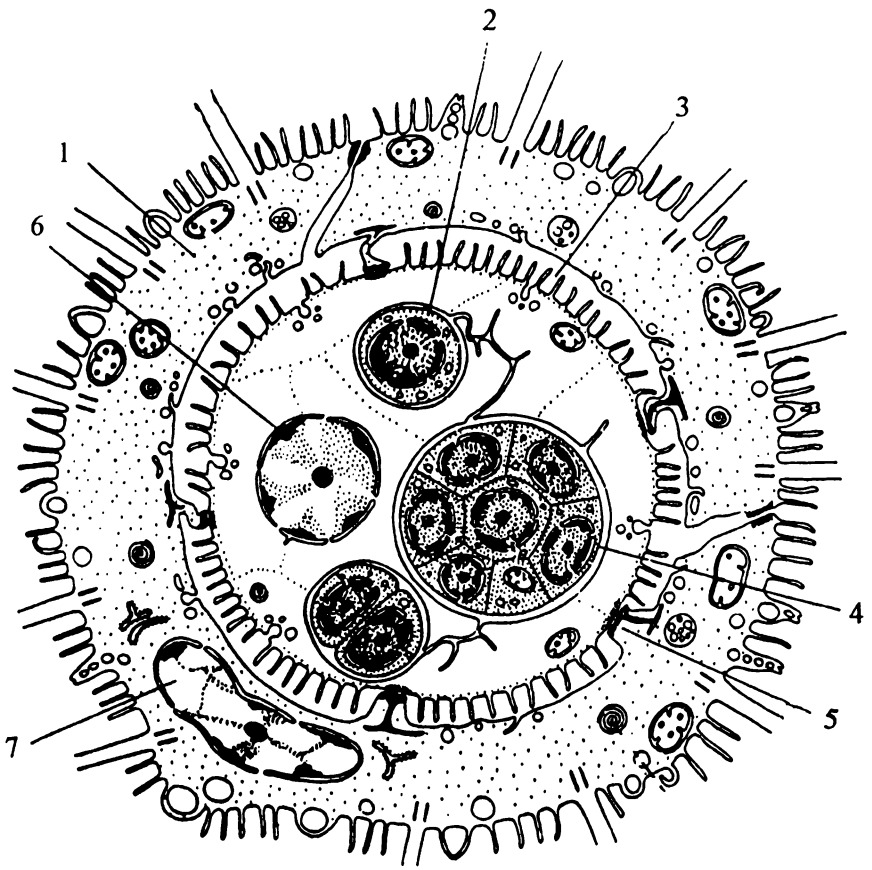


Рис. 14. Схема строения нематогена дициемид на поперечном срезе (Малахов, 1990):
1 — покровные клетки; *2* — аксобласт; *3* — полость между покровными и осевой клетками; *4* — эмбрион нематогена следующего поколения; *5* — колонны, связывающие покровные клетки с осевой; *6* — ядро осевой клетки; *7* — то же покровной клетки

а несколько ядер. Осевая клетка ромбогена также претерпевает ряд изменений. Его ядро дегенерирует, распадается на ряд фрагментов. Большое число аксобластов, находящихся внутри осевой клетки, подвергается дегенерации и растворяется внутри пищеварительных вакуолей.

Оставшиеся внутри осевой клетки ромбогена аксобласты дают начало своеобразным особям, остающимся на всю жизнь внутри осевой клетки — инфузоригенам (рис. 13, *5*).

Аксобласты — предшественники инфузоригенов, делятся неравномерно. Вначале отделяется мелкая клетка, вскоре теряющая цитоплазму и превращающаяся в лежащее рядом с развивающимся инфузоригеном ядро — парануклеус.

Завершивший свое развитие инфузориген (рис. 15) похож на нематоген, так как состоит из покровных клеток (в данном случае они называются периферическими и из них развиваются ооциты инфузоригена) и более крупной клетки, которая гомологична аксиальной клетке нематогенов. Последняя делится неравномерно и меньшие клетки внедряются в осевую наподобие аксобластов. Именно они дают начало мужским половым клеткам.

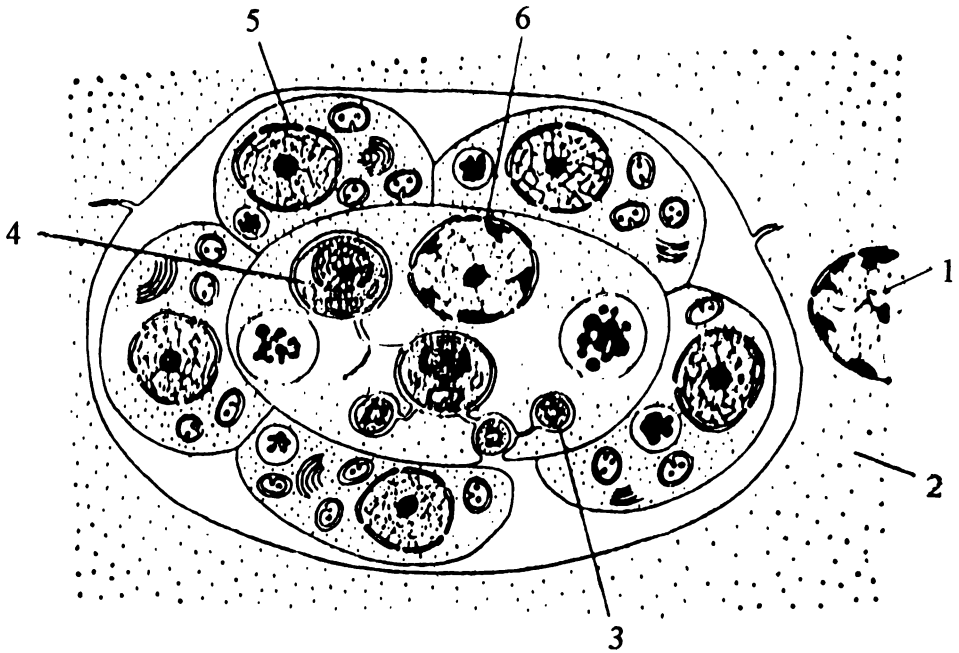


Рис. 15. Схема строения инфузоригена (Малахов, 1990):
1 — парануклеус; *2* — цитоплазма осевой клетки; *3* — спермий; *4* — сперматоцит; *5* — яйцеклетка; *6* — ядро осевой клетки инфузоригена

После завершения этого процесса начинаются деления созревания (мейоз), сначала у мужских клеток. По завершении этого процесса круглые, меньшие по размеру, спермии прикрепляются к оогониям (предшественникам яйцеклеток). Последние отделяются от осевой клетки инфузоригена и рассеиваются в цитоплазме осевой клетки ромбогена. Затем спермии проникают в цитоплазму оогония, который делится редукционно.

Из зигот формируются инфузориформы — билатерально-симметричные, яйцевидные или грушевидные организмы, часто слегка сплющенные сзади, длиною 25–50 мкм (рис. 13, *6*). Инфузориформ (рис. 16) — свободноживущая стадия жизненного цикла дициемид. Она также характеризуется постоянным клеточным составом и насчитывает всего 39 клеток (число ядер за счет двухядерности урночек равно 43). Самые поверхностные — две клетки чехла, прикрывающие передние две трети тела инфузориформа. Кроме них имеются две апикальные клетки с мощными вакуолями, содержащими преломляющие свет тела. Внутренние клетки инфузориформа — это две внутренние вентральные клетки, две клетки капсулы, две внутренние дорсальные клетки, четыре клетки урночки, в цитоплазме каждой из которых содержится по одной герминативной клетке (герминативными называют клетки-предшественники половых клеток). Эти последние, вероятно, играют роль аксобластов, так как находятся внутри специальных вакуолей урночковой клетки.

Зрелые инфузориформы лежат внутри вакуолей, связанных системой мембран, в аксиальной клетке ромбогена. Окружающие их мембраны осевой клетки вздуваются, полости вокруг инфузориформа увеличиваются. Реснички покровных клеток начинают активно биться еще до вылупления инфузориформа. Мембраны осевой клетки, окружающие инфузориформ, выпячиваются, вдаются между покровными

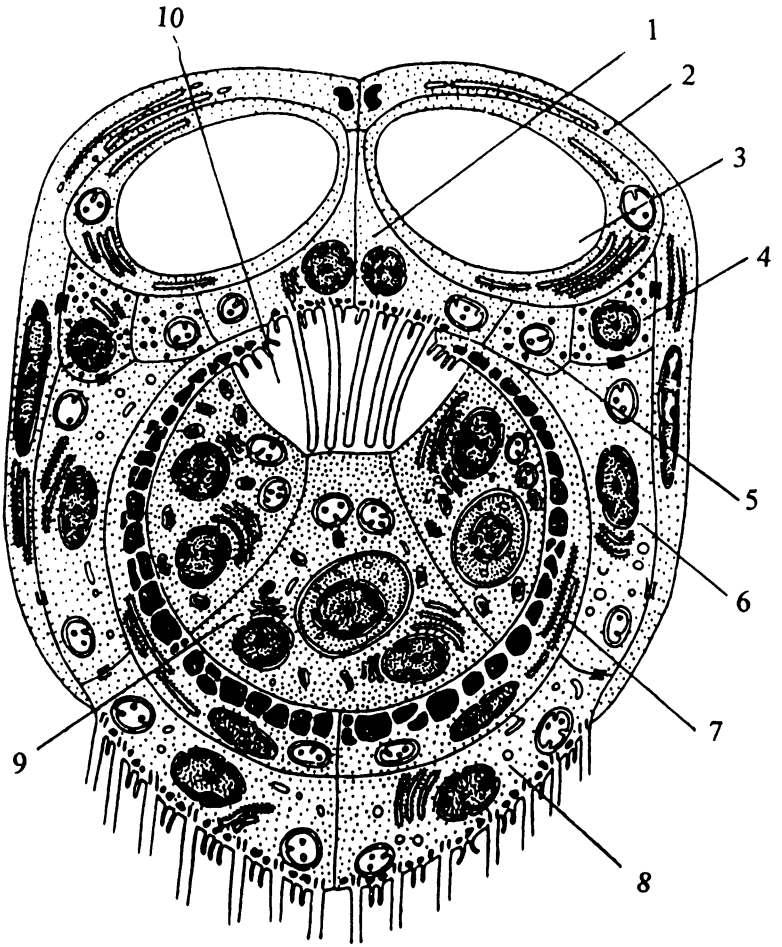


Рис. 16. Схема строения инфузориформа (Малахов, 1990):
1 – внутренние вентральные клетки; *2* – клетки чехла; *3* – преломляющие тела; *4* – вторая пара вентральных клеток; *6* – латеральные клетки; *7* – клетки капсулы; *8* – парные дорсальные клетки; *9* – урночковые клетки; *10* – полость урночки

клетками ромбогена и, наконец, прорываются. Зрелые инфузориформы плавают в придонном слое воды, вращаясь вокруг собственной оси.

Окончательная судьба инфузориформа до сих пор не известна. Является ли он инфекционной стадией жизненного цикла, проникающей в молодь головоногих, или имеется неизвестный промежуточный хозяин?

Вероятнее первое. Тем более, что у осьминогов самка «сидит» на кладке до вылупления молоди и может передать ей инфузориформов в момент вылупления осьминогов из яиц.

В жидкости венозных придатков почек каракатиц были найдены асимметричные двухклеточные ресничные зародыши и мелкие червеобразные особи, напоминающие нематоген-основатель. Предполагают, что это — зародыши, развивающиеся из герминативных клеток, находящихся в урночках инфузориформа.

Для дициемид характерен более сложный жизненный цикл, чем для ортонектид. Заметно отличаются они морфологически, хотя осевая клетка ромбогена вполне

сравнима с плазмодием ортонектид. Сходны и ресничная личинка ортонектид, и инфузориформ, развивающиеся из оплодотворенных яиц.

Обитающие в достаточно обширных, заполненных жидкостью венозных придатках головоногих, дициемиды сохранили подвижность и локомоторную функцию кинобласта, но фагоцитобласт, с которым можно в какой-то степени сравнить аксиальную клетку, в связи с пиноцитозным питанием всей поверхностью тела упростился до одной единственной клетки.

Зараженность осьминогов и каракатиц дициемидами составляет 100 %. В последнее время выяснено, что дициемиды не наносят вред своим хозяевам. Напротив, в процессе своего метаболизма они выделяют некоторые вещества, используемые хозяином. Поэтому можно полагать, что в данном случае мы имеем дело с мутуализмом — взаимовыгодным сотрудничеством между двумя видами.

≡Тип Myxosporae≡

В состав типа включают два класса: Myxosporidia и Actinomyxidea. Характеристика типа будет дана на примере первого класса, к которому относится довольно многочисленная группа простейших, насчитывающая свыше 1100 видов. Они являются полостными или тканевыми (реже внутриклеточными) паразитами низших позвоночных, преимущественно костистых рыб.

Actinomixidea довольно маленький таксон, представители которого паразитируют у малощетинковых червей и червей сипункулид. В последнее время группа зарубежных и российских ученых (как правило, не паразитологов, а цитологов) пытается доказать, что миксоспоридии и актиномиксидии — лишь разные стадии жизненного цикла. Однако обоснование этой точки зрения не выдерживает никакой критики как с морфологической, так и с онтогенетической позиций.

Миксоспоридии представлены двумя формами: вегетативной и спорами. И те и другие — полиэнергидные или многоклеточные. Вегетативные формы демонстрируют колоссальное разнообразие (рис. 17), но всегда представляют собой различной величины многоядерные амебоидные тела — плазмодии. Внутри плазмодиев находятся обособленные клетки, называемые генеративными. Следовательно, плазмодии, строго говоря, тоже многоклеточны. Уже на этой стадии жизненного цикла наблюдается резкая дифференцировка ядер и клеток. Так называемые вегетативные ядра, представленные в разном числе у разных видов, часть полиэнергидного организма — плазмодия — и несут, вероятно, вегетативные функции, то есть отвечают за его обмен веществ. Они в той или иной степени (у разных видов по-разному) отличаются от ядер генеративных клеток. Их основным и обязательным отличительным признаком служит неспособность к так называемой целлюляризации, то есть к обособлению собственной цитоплазмы. Все остальные ядра микроспоридий обладают способностью дифференцировать вокруг себя цитоплазму, образуя ограниченные оболочкой клетки. Вегетативные ядра способны делиться, но их потомки сохраняют свойства материнских ядер в полной мере. По мере созревания спор вегетативные ядра отмирают.

Генеративные клетки растут, могут менять свою форму и, по-видимому, активно передвигаются в цитоплазме. Ядра их делятся. Результатом их деления могут быть или два генеративных ядра (в этом случае образуются две генеративные клетки, или генеративное и вегетативное ядра. В последнем случае происходит обособление цитоплазмы лишь вокруг одного из ядер — генеративного. Наконец, именно генеративная клетка может дать начало ряду специализированных клеток, образующих впоследствии многоклеточную спору (рис. 18, 19).

Спора — расселительная и инвазионная стадия жизненного цикла миксоспоридий. Спора состоит из разного числа клеток, часть из которых достигает очень высокой степени специализации: створки (от 2 до 6), полярные капсулы, представляю-

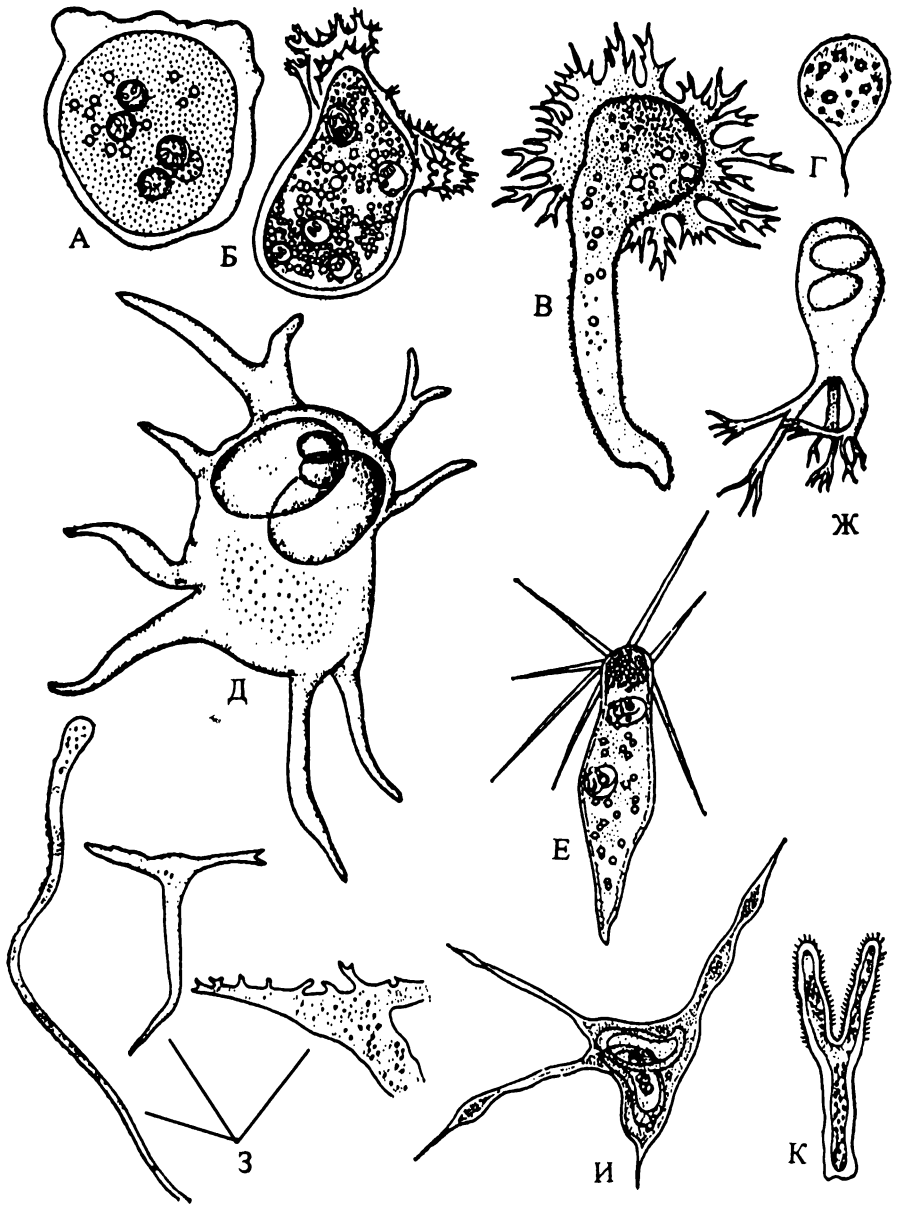


Рис. 17. Типы плазмодиев миксоспоридий:
А – *Ortholinea divergens*; Б – *Chloromyxum leydigi*; В – *Sinuolinea dimorpha*; Г – *Myxoproteus caudatus*; Д – *Sphaerospora irregularis*; Е – *Leptotheca agilis*; Ж – *Ceratomyxa ramosa*; З – *C. drepanopsettae*; И – *C. appendiculata*; К – *Myxidium lieberkuehni* (Шульман, Донец, Ковалева, 1997)

щие собою полые мешочки со свернутой внутри стрекательной (полярной) нитью и один двухядерный или два одноядерных амебоидных зародыша. В обычных случаях генеративные клетки превращаются в панспоробласт, то есть в четырехядерное образование. Из них два ядра перестают делиться и вместе с небольшими участками цитоплазмы образуют остаточное тело панспоробласта. Вокруг каждого из двух дру-

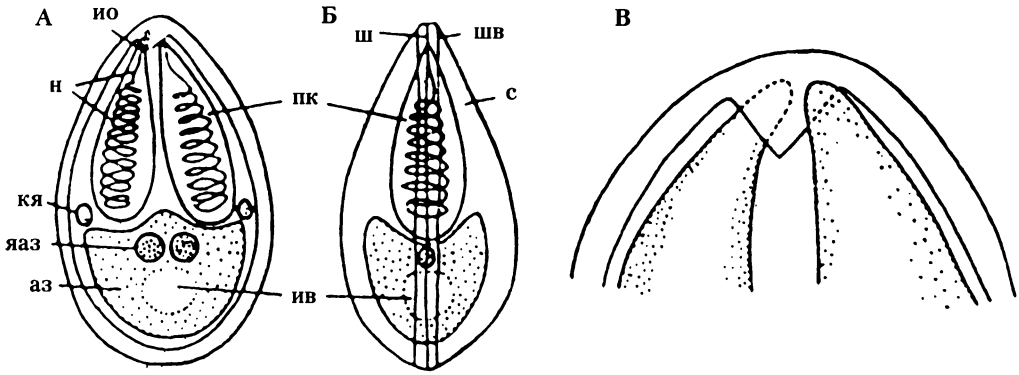


Рис. 18. Схема строения споры (Шульман, Донец, Ковалева, 1997):
А — в плоскости шва; Б — в плоскости, перпендикулярной шву; В — передний конец споры; аз — амебоидный зародыш; ив — йодофильная вакуоль; ио — интеркапсулярный отросток; кя — капсулогенные ядра; пк — полярная капсула; с — створка; сн — полярная нить; ш — шов; шв — шовный валик; яаз — ядро амебоидного зародыша

гих ядер обособляется цитоплазма и они превращаются в споробласты. Внутри каждого из споробластов ядро двукратно делится. Второе деление с момента образования споробласта — редукционное. После этого два ядра прекращают делиться, а два других делятся еще один раз. Образуются шесть ядер, из которых ядра первой пары вместе с окружающей их цитоплазмой располагаются по периферии и дают начало створкам споры. Две другие пары ядер вместе с их цитоплазмой оказываются внутри споры. Из каждой клетки одной из этих пар образуется полярная капсула, а другая пара ядер остается внутри цитоплазмы, дающей начало амебоидному зародышу. Следовательно, из 14 образовавшихся внутри панспоробласта ядер 12 (гаплоидных) идут на образование двух спор, а два (диплоидных) остаются внутри остаточного тела панспоробласта (рис. 20).

Рыбы заражаются миксоспоридиями при заглатывании спор. В этом случае полярные капсулы под воздействием пищеварительных ферментов (желудочного или кишечного сока) выстреливают свои стрекательные нити, с помощью которых споры прикрепляются к стенке кишечника. Створки раскрываются и из них выходит амебоидный зародыш, который проникает через стенку кишечника в капилляры и по ним с током крови достигает соответствующего органа. В один из этих моментов 2 ядра сливаются в амебоидном зародыше в одно, образуя зиготу. В зараженном органе амебоидная зигота растет; ее ядро многократно делится, образуя полиэнергидные амебоидные тела — плазмодии разной величины и формы с различным количеством ядер и генеративных клеток. Одновременно может происходить и деление самого плазмодия на отдельные многоядерные дочерние плазмодии путем простого деления или почкования.

Миксоспоридии относятся к тем животным, которые неизвестны в ископаемом состоянии. Однако они могут служить примером того, как сравнительный функционально-морфологический и экологический анализ самих паразитов в сочетании с данными физиологии, экологии и палеонтологии их хозяев позволяет подойти к решению и этой проблемы.

Современные представления о происхождении и эволюции этой чрезвычайно важной и с теоретической, и с прикладной точек зрения группы таковы.

Из более чем 1100 видов миксоспоридий только три вида обнаружены на бесчелюстных (миноги, миксины), 13 видов — у амфибий и шесть — у рептилий. И все

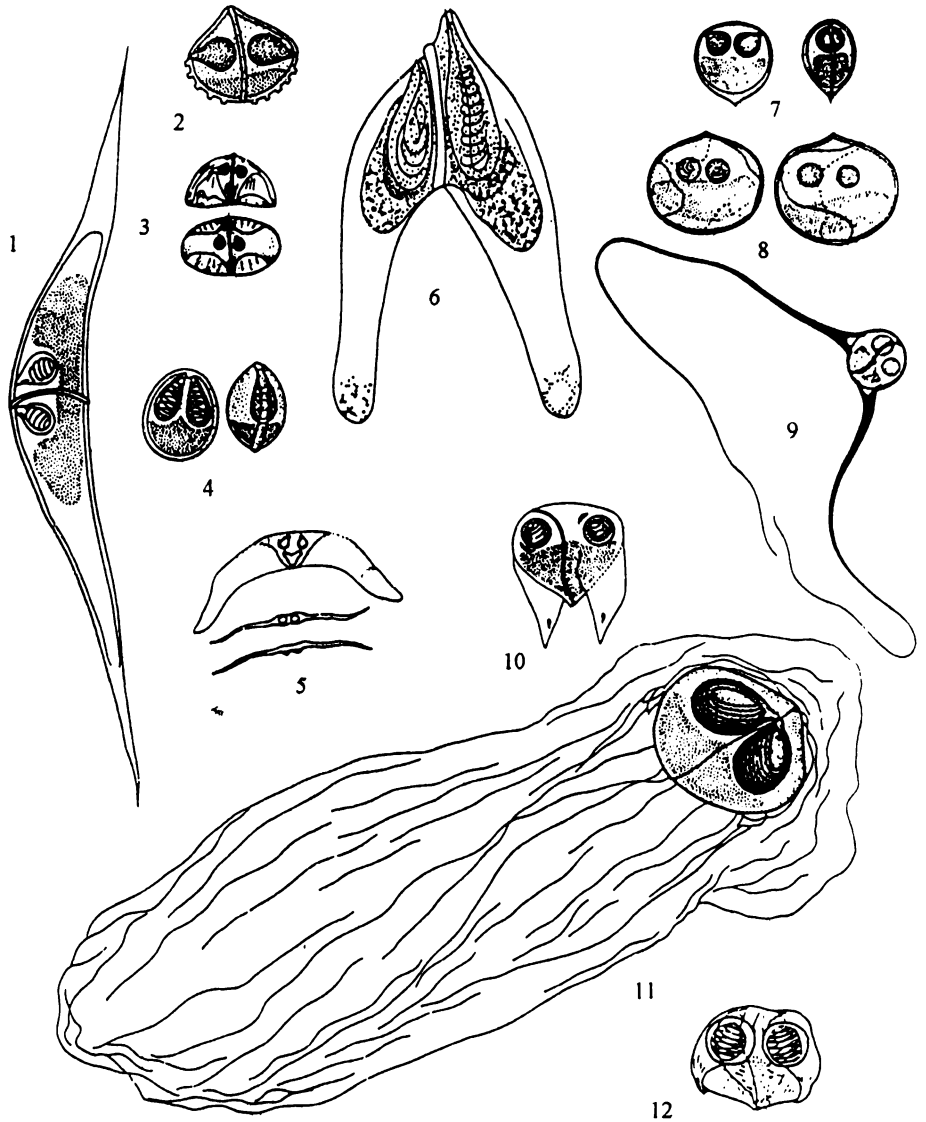


Рис. 19. Споры миксоспоридий из отряда Bivaivulida (Шульман, Донец, Ковалева, 1997):
1 — Ceratomyxa; 2 — Wardia; 3 — Pseudalataspora; 4 — Myxosoma; 5 — Alataspora; 6 — Meglittschia; 7 — Myxoproteus; 8 — Sinuolinea; 9 — Davisia; 10 — Bipteria; 11 — Palliatus; 12 — Neobipteria

это высокоспециализированные формы. Основная масса видов найдена на рыбах, но лишь 35 из них — на хрящевых (акулы и др.). Подавляющее большинство миксоспоридий паразитируют на костистых рыбах. Видимо, именно на них когда-то впервые поселились первые миксоспоридии и с тех пор вся эволюция паразитов была связана с эволюцией этих рыб. Костистые рыбы по происхождению пресноводные, а миксоспоридии, судя по всему, возникли в море, так как именно там известны самые примитивные их формы. Следовательно, они не могли появиться раньше позднего мела, где-то около 100 миллионов лет назад, когда возникли огромные акватории мелко-

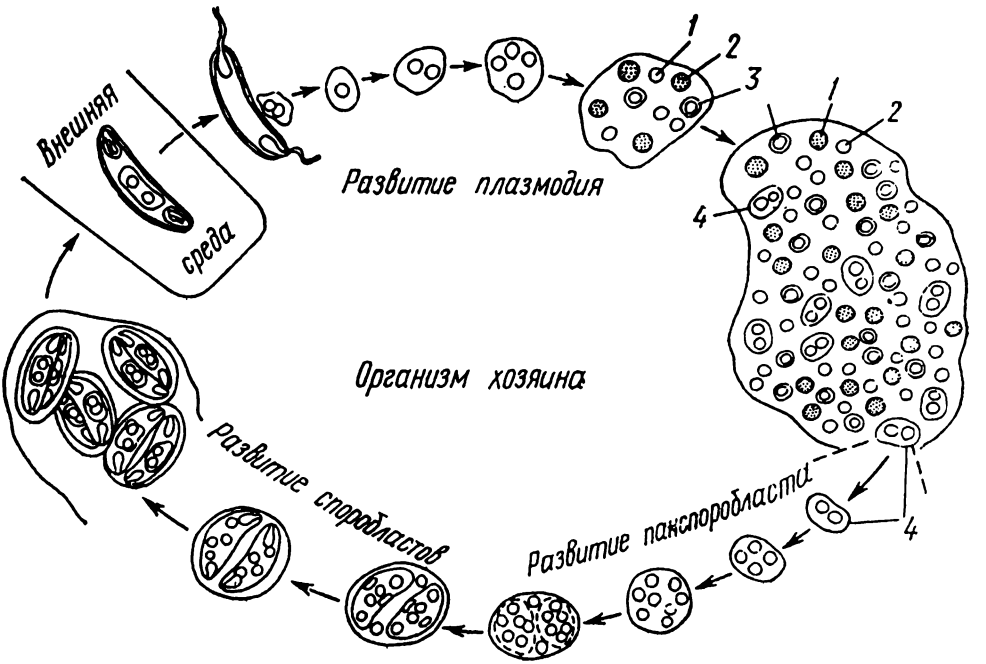


Рис. 20. Жизненный цикл миксоспоридий (Гинецинская, Добровольский, 1978):
1 — генеративное ядро; *2* — вегетативное (соматическое) ядро; *3* — генеративная клетка; *4* — панспоробласт

водных и слабо соленых морей. Около 30 миллионов лет назад, на границе между палеогеном и неогеном, миксоспоридии окончательно проникли в пресные воды и широко там распространились. Исходным местом их паразитирования был желчный пузырь. В этом органе рыб до сих пор встречаются представители почти всех родов, семейств, подотрядов и отрядов. Позднее ими был освоен мочевой пузырь, затем мочеточники, почки и лишь после этого — самые разнообразные ткани и органы.

В настоящее время миксоспоридии — одни из самых опасных для рыб паразитов, в некоторых случаях вызывающих серьезные эпизоотии важных промысловых и культивируемых видов рыб. Миксоспоридии рода Kudoa вызывают гистолиз тканей рыбы, из-за чего выловленная и уже замороженная рыба становится непригодной для употребления в пищу. Это может служить источником серьезных убытков.

НАДТИП PARENCHIMELLATA

Коротко диагноз беспозвоночных, относящихся к надтипу Parenchimellata, звучит следующим образом:

Тело устроено из наружного жгутикового или ресничного слоя клеток — кинобласта, внутреннего слоя, включающего амебоидные, опорные, сократимые, скелетогенные и генеративные элементы — фагоцитобласты. Трофическая стадия жизненного цикла имеет многоклеточно моноэнергидное, а генеративная, напротив, одноклеточное строение.

Такой план организации можно назвать паренхимелльным, так как он действительно соответствует паренхимелле в понимании И. И. Мечникова (см. выше).

В состав подцарства входят два типа: Placozoa и Spongia (или Porifera).

≡Тип Placozoa≡

В состав типа входит единственный вид — *Trichoplax adherensis.*

История открытия и исследования этого животного заслуживает того, чтобы на ней остановиться подробнее.

Впервые трихоплакс был обнаружен австрийским зоологом, известным исследователем морфологии и биологии губок Францем Шульцем на стенке морского аквариума при Зоологическом институте и университете австрийского города Гарца. Он обнаружил загадочные организмы в виде беловатых пластинок, непрерывно меняющих форму.

Изучив гистологическое строение трихоплакса, Ф. Шульце обнаружил, что тело этого организма одето высоким жгутиковым эпителием на стороне, обращенной к субстрату, и плоским ресничным эпителием на противоположной стороне. Между двумя слоями залегают отросчатые клетки. На стороне, обращенной в сторону открытой воды, реснички располагаются значительно реже, чем на стороне, обращенной к субстрату.

Открытие *T. adherensis* вызвало большой интерес у зоологов конца XIX века, в среде которых шла дискуссия между сторонниками гипотез Гастреи и Паренхимеллы. Примитивная организация трихоплакса побудила многих биологов рассматривать его как своеобразную промежуточную форму между простейшими и многоклеточными.

В 1907 году известный специалист по кишечнополостным (так тогда называли беспозвоночных, относимых сегодня к двум разным типам — Cnidaria и Ctenophora), авторитетнейший немецкий зоолог Т. Крумбах обнаружил в своем аквариуме трихоплакс в тот момент, когда стали половозрелыми содержащиеся в нем гидроидные медузы *Eleutheria krohni.* Из этого совпадения Т. Крумбах сделал вывод, что трихоплакс не самостоятельный вид, а аберрантная планула *E. krohni* (планула — личинка беспозвоночных из типа Cnidaria; для нее характерно «паренхимельное» строение). Действительно, у некоторых видов гидроидных полипов планулы способны к бесполому размножению. Поэтому даже наличие у трихоплакса бесполого размножения еще не служит безусловным доказательством самостоятельности этого организма.

Мнение Т. Крумбаха было некритически воспринято другими авторами и стало кочевать из монографии в монографию. Трихоплакс оказался надолго выброшен на свалку эволюционной зоологии.

В течение 60 лет этот интереснейший организм практически не изучался. Он, несомненно, неоднократно попадался зоологам при различных исследованиях в аквариумах и в природе, но для них он оставался «аберрантной планулой, не заслуживающей специального внимания».

Лишь в 1971 году К. Грелль опубликовал несколько работ, посвященных трихоплаксу, в одной из которых он описывает его половое размножение. Трихоплакс был «реабилитирован».

В конце 70-х годов трихоплакс был обнаружен в морском аквариуме на кафедре зоологии и сравнительной анатомии беспозвоночных МГУ. Сейчас он служит объектом тщательного изучения во многих местах в мире и в нашей стране.

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ТРИХОПЛАКСА

Трихоплакс имеет вид тонкой беловатой пластинки толщиной 20–40 мкм и длиной 5–6 мм (в зависимости от температуры воды) (рис. 21 А). На гистологических срезах вентральный слой тела (то есть слой, обращенный к субстрату) образован жгутиковыми колбовидными клетками. Концы клеток, несущие жгуты, плотно спаяны друг с другом, образуя ровную вентральную поверхность. Противоположные кон-

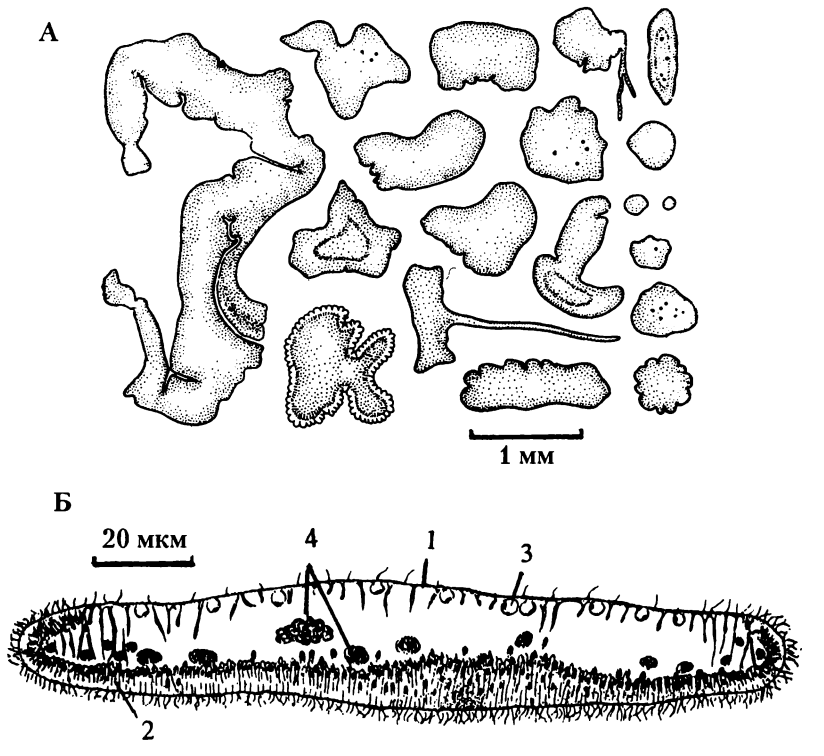


Рис. 21. Trichoplax adhaerensis (Д. Л. Иванов с соавт., 1980):
А — формы тела (срисовано с живых экземпляров); Б — поперечный срез через тело трихоплакса;
1 — дорсальные клетки; *2* — вентральные клетки; *3* — клетки «блестящих шаров»; *4* — бурые тела

цы клеток лежат рыхло. Общая толщина слоя 7–12 мкм. Среди клеток вентрального слоя встречаются отдельные железистые клетки, цитоплазма которых заполнена гранулами секрета .

Толщина дорсального слоя (то есть слоя, обращенного в сторону воды) всего лишь 0,5–1 мкм. Слагающие его клетки имеют вид погруженного (реже плоского) эпителия. Ядра клеток, как правило, лежат в более или менее длинных выростах цитоплазмы в глубине тела (поэтому такой эпителий и называют «погруженным»). Жгутики у дорсальных клеток встречаются редко и располагаются далеко друг от друга. В состав их входят шарообразные клетки диаметром 6–7 мкм, содержащие крупную вакуоль. У живых трихоплаксов эти клетки выглядят как блестящие шары (рис. 22, 23, *2*).

Все клетки вентрального и дорсального слоя связаны десмосомами. Их ядра содержат по 12 хромосом. Когда был изучен состав ДНК клеток трихоплакса, выяснилось, что он обладает самым коротким геномом (набором генов) среди всех остальных многоклеточных.

Блестящие шары, содержащиеся в клетках дорсального слоя, возможно, несут защитную функцию.

Между двумя основными слоями тела имеется полость шириной от 8 до 40 мкм. В полости тела располагаются клетки, имеющие отростки, связывающие дорсальный и вентральные эпителии и сами отросчатые клетки друг с другом (см. рис. 22, *2*). Во многих клетках внутри полости тела трихоплакса имеются желто-бурые включения

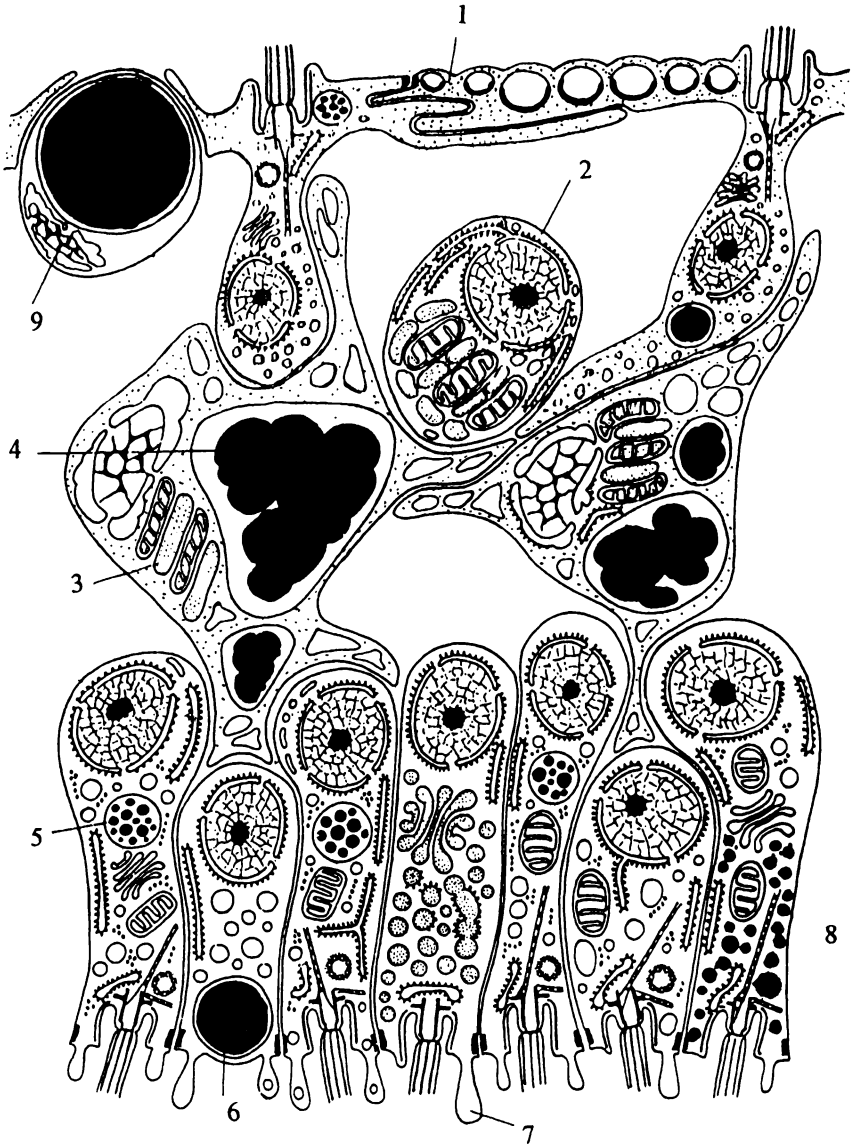


Рис. 22. Схема организации Trichoplax по ультрамикроскопическим данным (Малахов, 1990): *1* – клетки дорсального эпителия; *2* – волокнистые клетки; *3* – митохондриальный комплекс; *4* – бурое тело; *5* – клетки вентрального эпителия; *6* – пищеварительные вакуоли; *7* – слизистая клетка; *8* – железистая клетка; *9* – клетка с блестящим шаром

размером 1–12 мкм. Крупные бурые тела окружены лишь тонким ободком цитоплазмы, ядра оттеснены на периферию. Исследование показало, что бурые тела – остатки съеденной пищи (например, жгутиконосца Cristomonas). Следовательно, эти клетки способны к фагоцитозу (рис. 22, *4*).

Наиболее примечательная особенность волокнистых (отросчатых) клеток – митохондриальные комплексы. Эти органеллы состоят из удлиненных митохондрий с пластинчатыми кристами и продолговатых заполненных светлым хлопьевидным

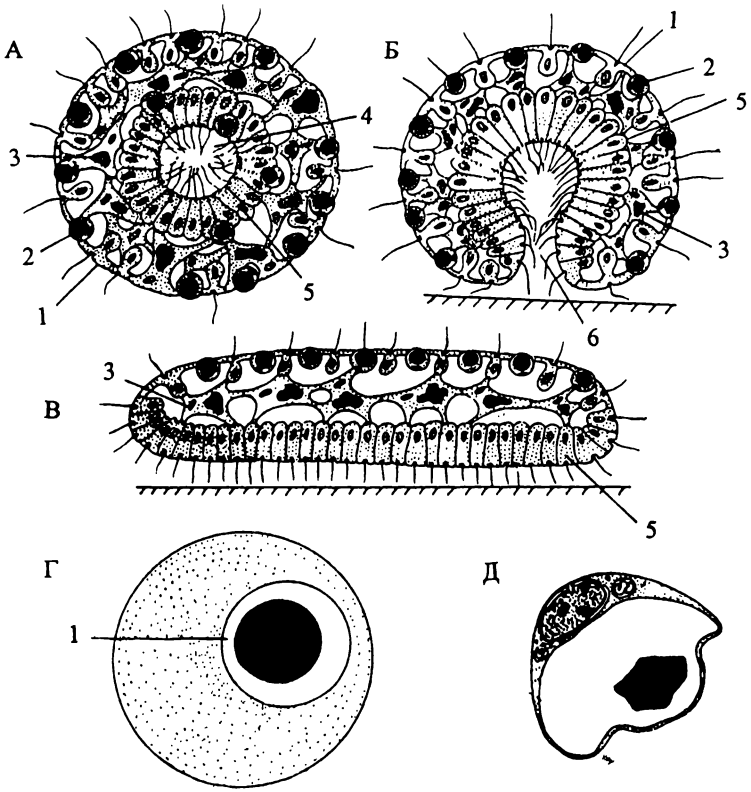


Рис. 23. Размножение трихоплакса (Малахов, 1990):
А, Б — строение расселительной стадии жизненного цикла трихоплакса — «бродяжки»;
А — бродяжка с полостью внутри; Б — то же с псевдобластопором; В — превращение в маленького трихоплакса; *1* — дорсальные клетки; *2* — блестящие шары; *3* — волокнистые клетки; *4* — внутренняя полость; *5* — вентральные клетки; *6* — псевдобластопор; Г — трихоплакс с единственной яйцеклеткой внутри: *1* — яйцеклетка; Д — S-клетка

содержимым цистерн. Размеры комплексов 1,5–2 мкм. Они лежат рядом с ядром (рис. 22, *3*).

В ядрах волокнистых клеток обнаружено 24 хромосомы, то есть они тетраплоидны. Это говорит о том, что в теле трихоплакса имеются две самостоятельные клеточные популяции. Сочетание примитивности строения генома с такой специализацией между кинобластом (дорсальные и вентральные клетки с диплоидным набором хромосом) и фагоцитобластом (волокнистые клетки с тетраплоидным набором) — характерная черта трихоплакса.

В волокнистых клетках обнаружены содержащие белок актин микрофиламенты и микротрубочки. Следовательно, этим клеткам присуща сократимость, а это значит, что именно они отвечают за подвижность и сократимость трихоплакса в целом.

Питание трихоплакса осуществляется двояким путем. Железистые клетки вентрального эпителия (рис. 22, *8*) выделяют энзимы в промежуток между поверхностью субстрата и вентральной стороной тела. Энзимы растворяют жгутиконосцев и одноклеточные водоросли, служащие трихоплаксу пищей. Продукты этого процесса поглощаются клетками вентрального эпителия. Поэтому при наблюдении в аквариуме отчетливо видны светлые дорожки лизированных (растворенных) цианобактерий позади пасущегося трихоплакса.

В то же время трихоплакс способен биением жгутов забрасывать пищевые частицы на дорсальную сторону. Здесь происходит «определение» пригодности заброшенных частиц. Предполагают, что пригодные в пищу частицы захватываются волокнистыми клетками, «выглядывающими» в просветы между клетками дорсального эпителия. Собственно говоря, другого механизма попадания пищевых объектов в цитоплазму этих клеток представить просто невозможно.

Такой способ питания, когда фактически каждая клетка тела трихоплакса способна самостоятельно добывать пищу, можно назвать «протозойным». Он демонстрирует общую примитивность трихоплакса и в этом отношении. Но, с другой стороны, у трихоплакса уже наблюдается специализация клеток вентральной поверхности на железистые и питающиеся, а дорсальной на кроющие и защитные. Более высокий уровень специализации демонстрируют волокнистые клетки, сохраняя в то же время способность к самостоятельному питанию.

Такое сочетание специализации отдельных групп клеток наряду с их способностью к самостоятельному питанию, видимо, препятствует образованию тканей. Клетки с одинаковой функцией образуют комплексы, которые можно назвать «клеточными ансамблями». Это, вероятно, тоже черта, характерная именно для представителей Prometazoa. Из других представителей подцарства она наиболее ярко выражена у губок (тип Spongia).

Размножение трихоплакса может осуществляться бесполым и половым путем. Бесполое размножение — обычный способ репродукции трихоплакса, имеющий место в нормально растущих культурах. Он играет основную роль в поддержании его численности в популяции. Существуют два варианта этого процесса. Первый — деление трихоплакса на две особи.

Другой способ бесполого размножения, который, видимо, обеспечивает расселение трихоплакса, — почкование бродяжек (рис. 23 А—В). Они отпочковываются от дорсальной стороны тела трихоплакса ближе к его краевой зоне. Бродяжки имеют сферическую или эллипсоидальную форму и размеры от 15–20 до 60 мкм. Снаружи они, как правило, несут относительно редко расположенные жгуты (такие, как на дорсальном эпителии трихоплакса) и слегка выступающие блестящие шары. Бродяжки плавают в толще воды благодаря биению жгутов, однако не имеют определенного переднего и заднего полюсов. Для них не характерна спиральная траектория, которую описывают в воде сравнимые с ними по размерам ресничные простейшие или покрытые ресничками личинки низших многоклеточных. Бродяжки просто кувыркаются в толще воды.

Внутри бродяжки находится плотная, без значительных полостей, паренхиматозная масса, состоящая из волокнистых клеток с включениями и клеток вентрального эпителия, или же внутри есть полость, выстланная жгутиковыми клетками вентрального эпителия.

Бродяжки в толще воды плавают 12–14 часов. За это время внутренняя полость соединяется с внешней так, что получается подобие гаструлы. Затем они оседают на субстрат «псевдобластопором». Осевшая особь выворачивается через него так, что восстанавливается нормальное для трихоплакса расположение слоев тела.

Опыты по регенерации трихоплакса выявили в его теле наличие радиальной дифференцировки. Чтобы дать начало новой особи, кусочек, вырезанный из него, должен не только содержать все три основных типа клеток, но и участки краевой и центральной областей тела.

Половые клетки появляются у трихоплакса только после вступления культуры в так называемую дегенеративную фазу при смешении двух происходящих из разных мест и раздельно культивировавшихся клонов (клон — группировка особей, связанных происхождением от одного материнского организма в результате бесполого размножения).

Яйцевые клетки, как правило, обнаруживаются у животных с явными признаками дегенерации: вздувшимся дорсальным эпителием, бахромчатыми краями, крупными жировыми каплями (рис. 23 Г). Они относительно крупные (до 90–120 мкм). В одной особи нередко находится всего один ооцит, но встречаются трихоплаксы и с несколькими. В своем происхождении они связаны с вентральным эпителием, но по мере роста мигрируют в промежуточный слой, где их окружают отростки волокнистых клеток. Растущие яйцеклетки фагоцитируют эти отростки. Поврежденные клетки дегенерируют в результате этого. В конце оогенеза вокруг яйцеклетки образуется плотная оболочка.

У других особей во внутреннем слое, в тесной связи с волокнистыми клетками, развиваются так называемые S-клетки (рис. 23 Д). В сформированной S-клетке имеется огромная вакуоль, цитоплазма в виде узкого серпа, очень плотное уменьшенное ядро.

По-видимому, S-клетки передаются от особи к особи при их тесном контакте через каналы, образующиеся при расхождении клеток эпителия. В захвате и транспорте S-клеток большая роль принадлежит подвижным волокнистым клеткам. Это связано, видимо, с отсутствием жгутов у S-клеток.

Редкость полового процесса и небольшое количество образующихся яйцеклеток свидетельствуют о том, что яйцеклетки — специфические стадии жизненного цикла трихоплакса, предназначенные для переживания неблагоприятных условий.

Трихоплакс более чем все остальные представители подцарства Prometazoa напоминает гипотетическую Паренхимеллу И. И. Мечникова. Как и у последней, тело трихоплакса построено из наружного слоя жгутиковых клеток и внутренних безжгутиковых отросчатых клеток. Жгутиковые клетки выполняют локомоторную функцию и одновременно принимают участие в поглощении пищи путем пиноцитоза. Внутренние клетки, участвуя в изменении формы трихоплакса, в то же время являются настоящими фагоцитами, захватывающими и переваривающими относительно крупные пищевые частицы.

Следовательно, налицо дифференциация на кинобласт (жгутиковый поверхностный) и фагоцитобласт (внутреннюю совокупность безжгутиковых клеток). Наряду с этим трихоплакс приспособлен к вполне конкретным условиям существования, испытав значительную специализацию. Кинобласт дифференцирован на вентральный и дорсальный эпителии, различающихся по функции и, следовательно, по своему строению. Внутри каждого из них выделяются группы (ансамбли) клеток с более узкой специализацией. Сильно специализирован и фагоцитобласт, не только отвечающий за комплекс локомоторных функций, но и представляющий собой самостоятельную популяцию клеток.

Можно полагать, что трихоплакс — реликт древнейшей фауны примитивных многоклеточных с паренхимелльным типом организации.

≡Тип Spongia (=Porifera)≡

Животные, относимые к типу Spongia, или губки, — один из наиболее известных представителей фауны морей, океанов и пресных вод. В состав этой группы входят около 5000 видов, заселяющих Мировой океан от уреза воды до самых больших глубин.

Особенно многочисленны губки в верхней части материкового склона. Гигантские по своей протяженности поселения губок опоясывают материки на глубинах 500–1000 м. Это естественный фильтр, пропускающий сквозь себя огромные количества воды. Известковая губка высотой 7 см процеживает за сутки 22,5 л воды, а в среднем губка объемом около 10 см^3 процеживает за сутки от 100 до 2000 л воды.

По современной классификации в состав надтипа входят: подтип Cellularia с тремя классами: Calcarea (известковые губки), Demospongia (кремнероговые или обыкновенные губки), Sclerospongia (коралловые губки) и подтип Symplasma с

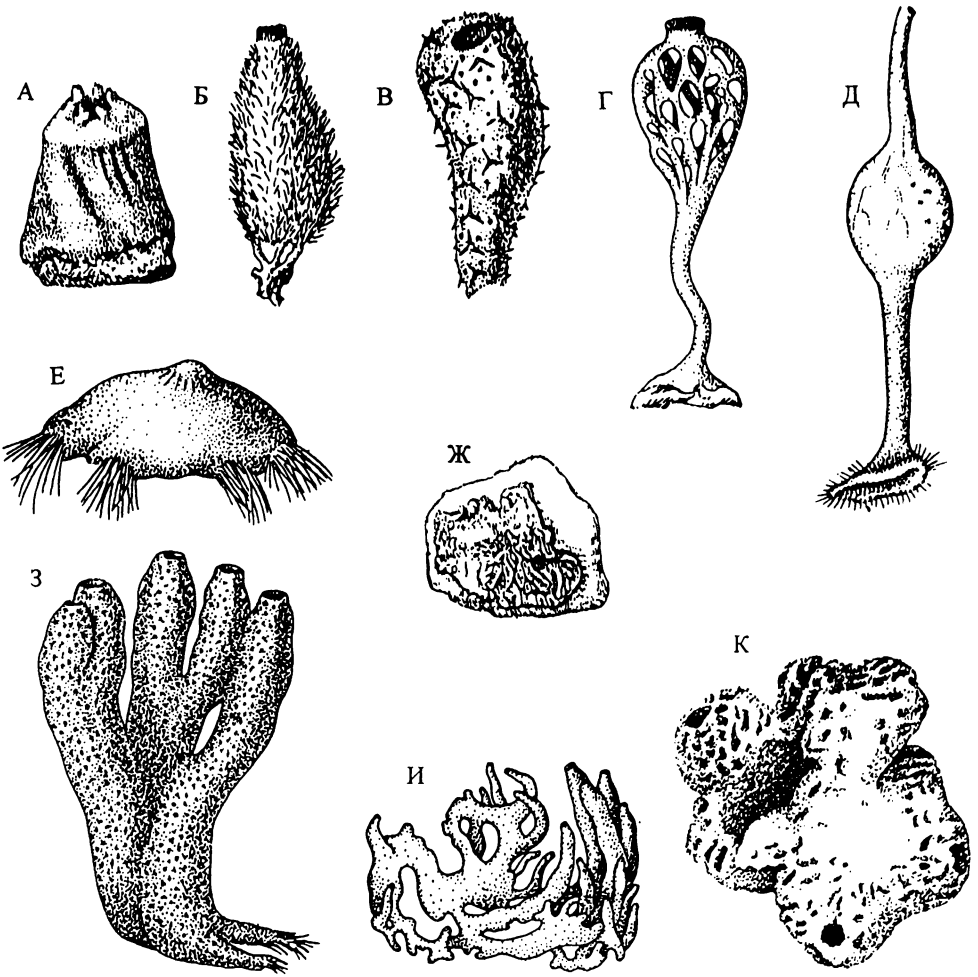


Рис. 24. Губки из подтипа Cellularia (Колтун, 1988):
А – *Tentorium semisuberites*; Б – *Leucandra* sp.; В – *Leucetta* sp.; Г – *Clathrina* sp.; Д – *Disyringa dissimilis*; Е – *Thenea fenestrata*; Ж – корковая (пленчатая) губка *Hymedesmia* sp.; З – *Haliclona* sp.; И – *Leucosolenia* sp.; К – *Forcepia* sp.

единственным классом Hexactinellida (шестилучевые или Hyalospongia – стеклянные губки).

— *Подтип Cellularia* —

МОРФОАНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Форма тела губок очень разнообразна (рис. 24). Она меняется у представителей одного вида в зависимости от субстрата, варьируясь от тонких корочек толщиной в первые миллиметры или комков до кустообразных или древовидно разветвленных, даже сетчато ветвящихся, воронкообразных или грибообразных тел. При всем этом бросается в глаза, что у так называемых однооскулюмных, или одиночных, губок тело, как правило, бокаловидное, реже цилиндрическое. Довольно часто губки имеют мешковидную форму. Размеры взрослых губок составляют от 5–10 мм до 1,5–2 м. Как

у большинства сидячих организмов, у губок выражена апикально-базальная полярность, то есть имеется базальная часть тела, которой губка прикрепляется к субстрату, и апикальный полюс, направленный в толщу воды. Однако, в отличие от других сидячих животных, губки практически никогда не имеют выраженной радиально-лучистой симметрии. Причина этого выяснена лишь в последнее время (см. ниже).

Многие виды окрашены в бросающиеся в глаза ярко-белый, желтый, красный и фиолетовый цвета.

Внешнее и внутренне строение губок обусловлены способом добывания пищи. Им служит биофильтрация. Она требует прокачивания сквозь губку воды. Эффективность биофильтрации тем выше, чем дальше разнесены друг от друга вводные и выводные отверстия. С этим же связана и бокаловидная форма тела губок, характеризующаяся особыми гидродинамическими свойствами. При помещении бокаловидного организма в поток воды в силу гидродинамических закономерностей вода активно «высасывается» из полости губки (внутренности бокала) через ее главное отверстие — оскулюм, что приводит к подсасыванию воды с внешней стороны через поры в стенке «бокала». Поэтому такая форма тела наиболее адаптивна в районах стабильных течений.

Тело губок построено из трех основных типов клеток, которые не образуют тканей, а представляют собой клеточные ансамбли. Два из них напоминают эпителий — покровную ткань, так как состоят из поляризованных клеток (поляризованными клетками называют клетки с апикально-базальной полярностью, то есть клеток, у которых базальный полюс направлен во внутреннюю среду организма, а апикальный — в той или иной степени соприкасается с внешней средой или полостями внутри тела животного). Снаружи, а также в виде выстилки некоторых полостей внутри них, губки одеты пинакодермой, образованной безжгутиковыми клетками (рис. 25 А—Д). Так называемые жгутиковые камеры выстланы хоанодермой, образованной воротничковыми жгутиковыми клетками (рис. 25 Е, Ж). Между этими двумя слоями находится мезохил, содержащий разные типы безжгутиковых клеток и неклеточный материал: известковые или кремнеземные иглы (спикулы) и органический матрикс.

Пинакодерма, в зависимости от ее локализации, подразделяется на несколько типов. Снаружи все тело губки одето экзопинакодермой. У большинства губок она состоит из Т-образных клеток (рис. 25 Г, Д). Уплощенная часть клетки выстилает поверхность губки, а содержащая ядро и другие органеллы цитоплазматическая часть клетки погружена в толщу мезохиля. У многих роговых губок поверхность тела одета кутикулой в виде слоя неклеточного аморфного материала на поверхности экзопинакоцитов.

Каналы водораспределительной (ирригационной) системы, пронизывающие губку, а также псевдогастральная полость у губок с планом строения сикона и лейкона (см. ниже) выстланы эндопинакодермой. Составляющие ее эндопинакоциты никогда не бывают Т-образной формы и лишены кутикулярной выстилки на поверхности (рис. 25 А). Они не образуют сплошной черепицеобразной поверхности, как экзопинакоциты, а у некоторых губок могут иметь жгутики.

В экзо- и эндопинакоцитах имеются микрофиламенты, что говорит об их способности к сокращению. Под ними часто лежат миоциты — сократительные клетки мезохиля.

Базипинакодерма — пинакодерма подошвы губок — образована веретеновидными или Т-образными клетками, активно продуцирующими гликопротеины, полисахариды и коллаген, с помощью которых губка крепится к субстрату.

Особую разновидность пинакоцитов представляют пороциты (рис. 25 Б). В наиболее простом случае это единственная клетка, пронизанная поровым каналом.

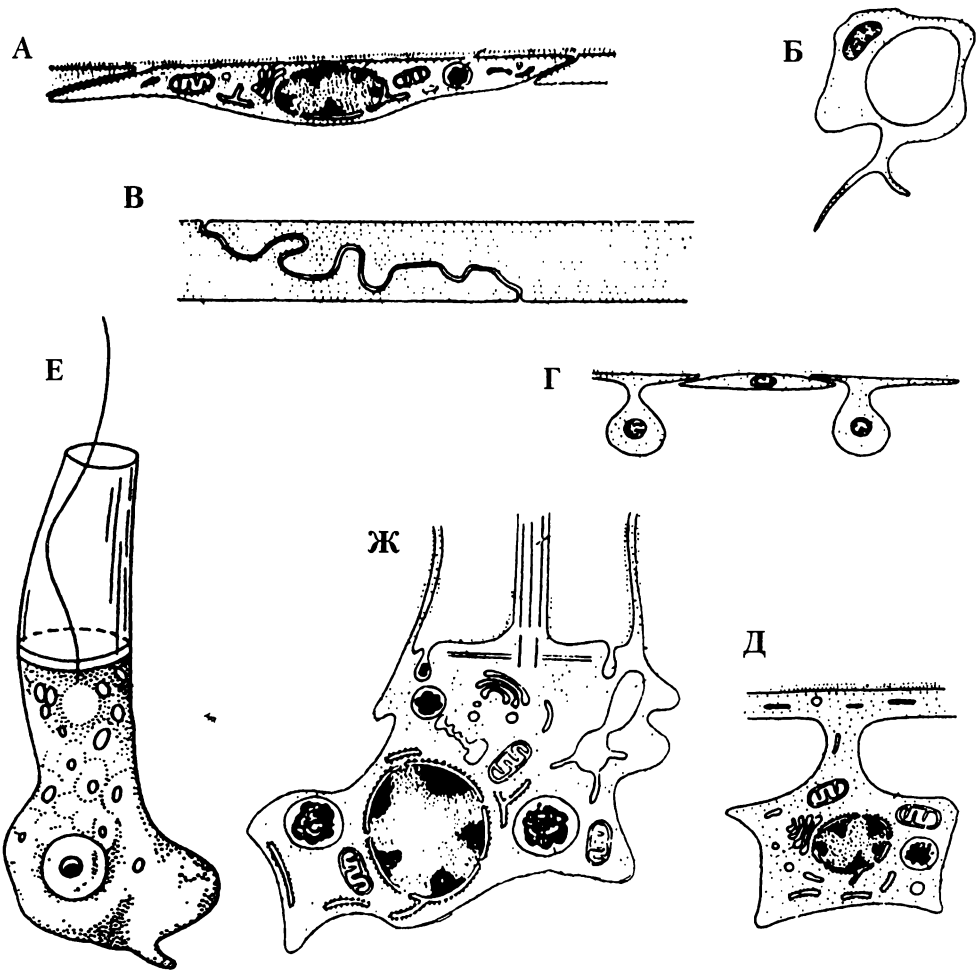


Рис. 25. Строение пинакоцитов и хоаноцитов губок из подтипа Cellularia (А–Д, Ж – Малахов, 1990; Е – Колтун, 1968):
А – схема организации уплощенного пинакоцита; Б – поперечный срез пороцита известковой губки; В – контакт между пинакоцитами пресноводной губки *Ephydatia*; Г – пинакодерма известковых губок, сочетающая уплощенные и Т-образные клетки; Д – схема строения Т-образного пинакоцита; Е – хоаноцит губок; Ж – схема строения хоаноцита *Ephydatia*

Пороциты способны к сокращению и могут закрывать и открывать пору, регулировать диаметр канала. Они развиваются из пинакоцитов. При этом клетка принимает дисковидную форму и в ней появляется отверстие.

Хоанодерма выстилает жгутиковые камеры губок и образована воротничковыми клетками (рис. 25 Е, Ж). У известковых губок, например, хоаноциты достигают 6–10 мкм в высоту и 4–6 мкм в ширину. У демоспонгий они мельче. У всех хоаноцитов имеются жгутики типичного строения, отходящие от одной из двух центриолей клетки. На апикальной поверхности клетки вокруг жгута располагаются примерно 20 микровиллей (микроворсинок), которые в световой микроскоп выглядят как цитоплазматический воротничок. Хоаноциты закреплены в мезохиле с помощью выростов базальной части клетки.

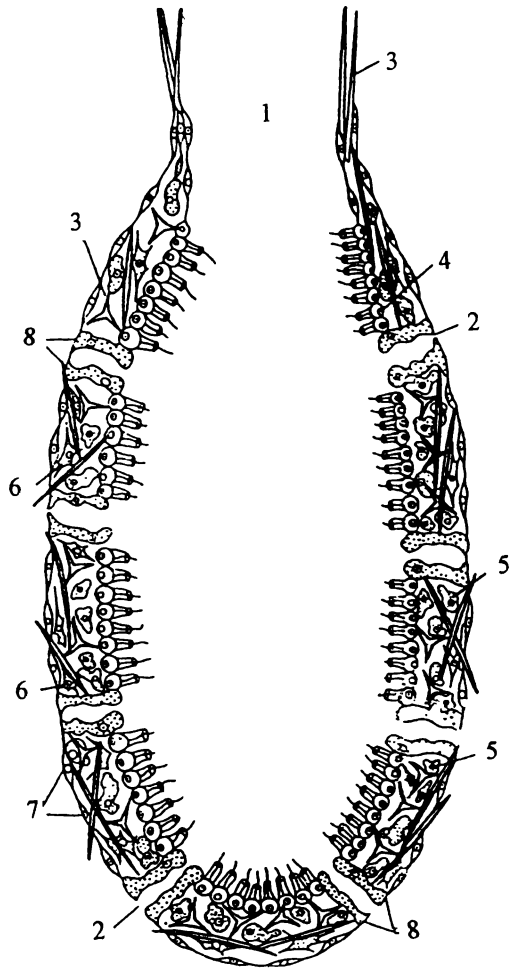


Рис. 26. Схема строения простейшей губки подтипа Cellularia (Колтун, 1968):
1 — устье (оскулюм); *2* — поры; *3* — скелетные иглы (спикулы); *4* — воротничковые клетки хоаноциты; *5* — амебоциты; *6* — колленциты; *7* — пинакоциты; *8* — пороциты

Главная функция хоанодермы — вододвигательная. Кроме того, именно хоаноциты отлавливают из профильтрованной воды пищевые частицы. Следовательно, как и у трихоплакса, хоанодерма объединяет в себе черты и кинобласта, и фагоцитобласта.

Взаиморасположение этих клеточных ансамблей можно себе представить на примере рис. 26.

Одна из важнейших функций мезохиля и его ансамбля клеток — опорная. Многие губки достигают достаточно крупных размеров, что стало возможным благодаря появлению специальных конструкций, служащих телу опорой, то есть благодаря возникновению скелета. Он развивается в мезохиле (рис. 27). В составе скелета соединены как органические, так и неорганические компоненты.

Среди органических компонентов скелета наиболее важное место занимает белок, представленный дисперсным фибриллярным коллагеном и спонгином. Фибриллярный коллаген — это один из наиболее распространенных во всем животном царстве белков, выполняющий опорную функцию. Его наличие у губок — своеобразное биохимическое доказательство их родства со всеми остальными многоклеточными животными. Особенность коллагена губок в том, что его не растворяют большинство энзимов.

У известковых губок такие волокна рассеяны в толще мезохиля, не образуя скоплений; у демоспонгий фибриллярный коллаген может формировать плотные ленты, а у некоторых родов этот материал может служить основным скелетным компонентом. Коллагеновые волокна вырабатываются специализированными клетками — колленцитами и лофоцитами (рис. 27 А, Ж, З).

Кроме фибриллярного коллагена у губок имеется уникальный, свойственный только им, скелетный белок спонгин-В. На самом деле, как сейчас считают, в его состав входят несколько различных белков (3–5 типов), в том числе хитин. Одной из разновидностей спонгина служат так называемые толстые волокна, достигающие иногда нескольких миллиметров в диаметре, часто инкрустированные спикулами или даже песчинками и частицами детрита. У некоторых представителей роговых губок (Dictyoceratida и Dendroceratida) спонгиновые тяжи полностью лишены спикул, и именно эти губки с давних времен используются в качестве туалетных из-за

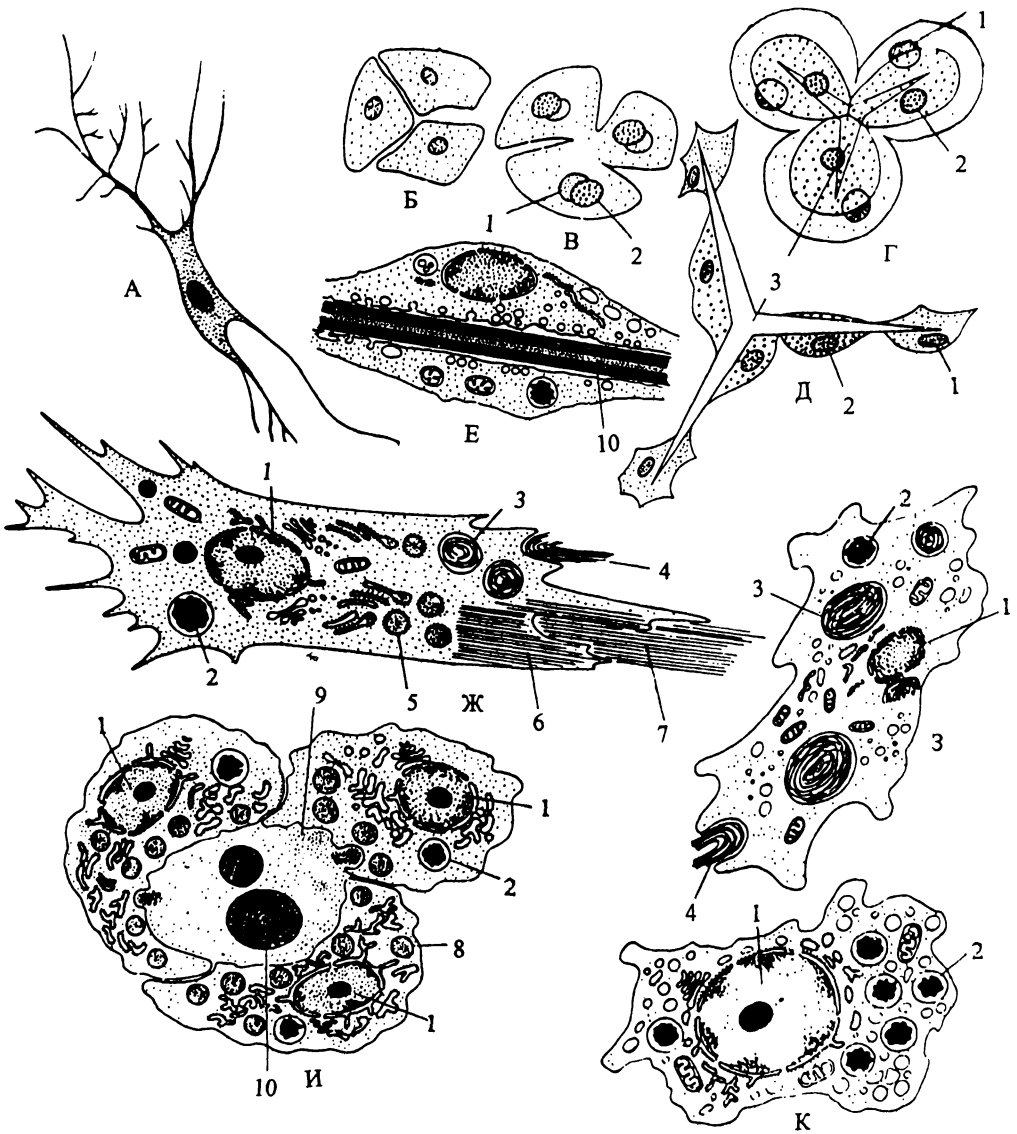


Рис. 27. Клетки мезохила губок подтипа Cellularia (Малахов, 1990):
А – колленцит губки *Petrobionta* sp.; Б–Д – последовательные этапы формирования известковой спикулы; Е – склеробласт (спикулоцит) демоспонгии *Haliclona* sp. с формирующейся кремниевой спикулой внутри; Ж – схема строения лофоцита демоспонгии *Chondrosia* sp.; *3* – схема ультраструктурной организации колленцита; И – то же спонгоцитов *Haliclona*, выделяющих периспикулярный спонгин; К – схема строения археоцита (ядрышкового амебоцита); А–Д: *1* – ядро периферической клетки; *2* – ядро центральной клетки; *3* – кремниевая спикула; Е–К: *1* – ядра; *2* – пищеварительные вакуоли; *3* – вакуоли с коллагеновыми фибриллами; *4* – высвобождение коллагеновых волокон наружу; *5* – цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулюма, содержащие предшественников коллагена; *6* – микротрубочки на заднем конце лофоцита; *7* – коллагеновые фибриллы; *8* – вакуоли, содержащие предшественников спонгина; *9* – спонгиновый чехол, формирующийся вокруг спикул; *10* – спикулы

их удивительной способности абсорбировать воду. Небольшой кусок очищенной от жира губки, сухая масса которого составляет 3–4 г, имеет внутреннюю поверхность от 25 до 34 м^2, что позволяет удерживать количество воды, в 35 раз превосходящее массу этого кусочка благодаря высоким капиллярным свойствам.

Особую форму спонгина представляет базальный спонгин, прикрепляющий губку к субстрату. Он содержит два сорта филаментов: тонкие соответствуют типичным спонгиновым микрофибриллам, а толстые идентичны коллагеновым микрофибриллам.

У многих демоспонгий скелет представлен кремневыми спикулами, цементированными органическим материалом — периспикулярным спонгином. Он или соединяет спикулы в месте их стыковки, или одевает спикулы целиком (рис. 27 Е, И).

У некоторых губок в мезохиле могут образовываться длинные цепочки цилиндрических клеток, содержащих стержни плотного спонгина. Эти внутриклеточные спонгиновые стержни функционируют как мобильный, быстро перестраивающийся скелет.

Неорганические спикулы (известковые или кремневые) — почти обязательный компонент тела губок. Скелет, построенный из спикул, наиболее обычная форма неорганического скелета губок.

Известковые спикулы Calcarea представляют собой одиночные кристаллы кальция с примесью стронция, бария, марганца, магния и др. Наиболее заметная примесь — $MgCO_3$ (до 13 %).

Кремнеземные спикулы состоят из гидратированной формы аморфного кремнезема (опала), откладывающегося концентрическими слоями вокруг осевой органической нити, в сечении представляющей собой треугольник, квадрат или шестиугольник.

У коралловых губок минеральный скелет образован массивным арагонитовым основанием. Волокнистые кристаллы веерообразно расходятся от центров кристаллизации.

Спикулы играют основную роль в систематике губок. Для демоспонгий и стеклянных губок характерно наличие крупных спикул из окиси кремния — мегасклер, и мелких — микросклер. У известковых губок микросклер нет.

Главная функция спикул — опорная. Наличие твердых спикул в скелете дает возможность губкам достигать крупных размеров, поддерживать определенную внешнюю форму тела и архитектуру ирригационной системы. В некоторых случаях губки могут становиться твердыми, как камень. Это не защищает их, правда, от других животных. Моллюски, рыбы и черепахи едят твердых губок с не меньшим удовольствием, чем мягких. От своих врагов губка защищается не механическими, а химическими средствами, вырабатывая токсические вещества, делающие их ядовитыми или неприятно пахнущими, или невкусными.

Способность губок образовывать спикулы имеет большое геологическое значение. Благодаря этому мы относительно хорошо знаем геологическую историю губок. В некоторых районах субантарктики дно океана покрыто метровым слоем их спикул.

Кроме колленцитов и лофоцитов, вырабатывающих коллагеновые волокна, существуют спонгиоциты (рис. 27 И), вырабатывающие спонгин. Они действуют группами, собираясь вокруг спикул или растущих волокон. Это связано с тем, что спонгиоциты продуцируют крупные волокна.

Минеральные спикулы образуются за счет деятельности склероцитов (рис. 27 Б–Д). У известковых губок они происходят от экзопинакоцитов. Сначала клетка-предшественница склероцита испытывает деление ядра. Такая двуядерная клетка погружается в мезохил и там завершает деление. В формировании одноосной спикулы

участвуют обе клетки. Трехосная спикула образуется склероцитами, происходящими от трех клеток. Клетки, дающие начало спикуле, собираются вместе, и затем ядро каждой клетки делится. Из двух ядер в каждой клетке одна занимает более центральное, а другое — более периферическое положение. В дальнейшем происходит и подразделение цитоплазмы. Каждая дочерняя пара клеток формирует один луч спикулы. Три центральных расположены ближе к поверхности, а три другие погружены внутрь мезохиля. Внутренние склероциты каждой пары движутся от центра, удлиняя лучи спикулы, а наружные остаются в центре соединенными друг с другом, утолщая образующиеся лучи. Потом центральные клетки также мигрируют вдоль лучей, наращивая их толщину. В итоге обе клетки соскальзывают с концов лучей спикулы.

Известковые спикулы растут со скоростью 1–2,5 мкм в час.

Кремневые спикулы формируются внутриклеточно за счет деятельности одиночных клеток (рис. 27 Е).

Кроме скелетогенных клеток в мезохиле губок имеются клетки других типов, из которых в первую очередь надо назвать археоциты (или ядрышковые амебоциты — рис. 27 К). Это крупные, подвижные амебоидные клетки с большим пузырьковидным ядром и ядрышком. В них почти всегда присутствуют пищеварительные вакуоли — фагосомы. Археоциты дисперсно распределены в мезохиле. Их скопления обнаруживаются в местах развития геммул (формирования зимующих почек пресноводных губок) и в местах активной регенерации.

Археоциты обладают хорошо выраженной фагоцитарной активностью. Они заглатывают и переваривают бактерии и иные пищевые частицы, полученные от хоаноцитов и других археоцитов или захваченных самостоятельно в мезохиле или через просветы в хоано- или пинакодерме. Они также захватывают и переваривают стареющие клетки мезохиля. Считают, что археоциты — это так называемые тотипотентные клетки, способные превращаться (дифференцироваться) в любые другие клеточные типы губок. Следует, однако, отметить, что и другие клетки губок способны передифференцироваться и давать клетки другого типа. Так, пинакоциты известковых губок дают склероциты, а хоаноциты — половые клетки, пинакоциты и амебоциты.

Вокруг оскулюмов и крупных каналов ирригационной системы губок концентрически расположены веретеновидные миоциты, имеющие в цитоплазме сократимые филаменты. Благодаря этому губки способны к медленному изменению диаметра оскулюма.

Кроме того, в мезохиле губок могут встречаться сферулярные, микрогранулярные, глобулярные и некоторые другие клетки, отличающиеся формой клеточных включений. Функции этих клеток неизвестны или предположительны.

Огромное разнообразие форм губок, даже когда мы имеем дело с бокаловидными видами, базируется на трех основных морфоанатомических типах их организации, которые отличаются между собой особенностями размещения и развития трех основных клеточных ансамблей губок (рис. 28).

Наиболее простой тип, свойственный известковым губкам Homocoela (например, *Leucosolenia* и *Clathrina*), а также ранним стадиям онтогенеза других более сложных губок (стадия олинтуса), известен под названием «аскон» (рис. 28, 29). Для него характерна бокаловидная форма тела и размеры 1–8 мм. Наружная стенка тела аскона выстлана экзопинакодермой, подошва — базипинакодермой. Единственная внутренняя полость «бокала» — псевдогастральная полость, атриум или спонгоцель — выстлана хоанодермой. Между пинакодермой и хоанодермой имеется тоненький слой мезохиля. Слой хоанодермы прерывается только в местах выхода каналов, образованных специализированными клетками пинакодермы — пороцитами. Они связывают окружающую среду с атриумом. Скелетные иглы распределены, в основном, в апикально-базальном направлении. Вода входит через поры в пороцитах в выстлан-

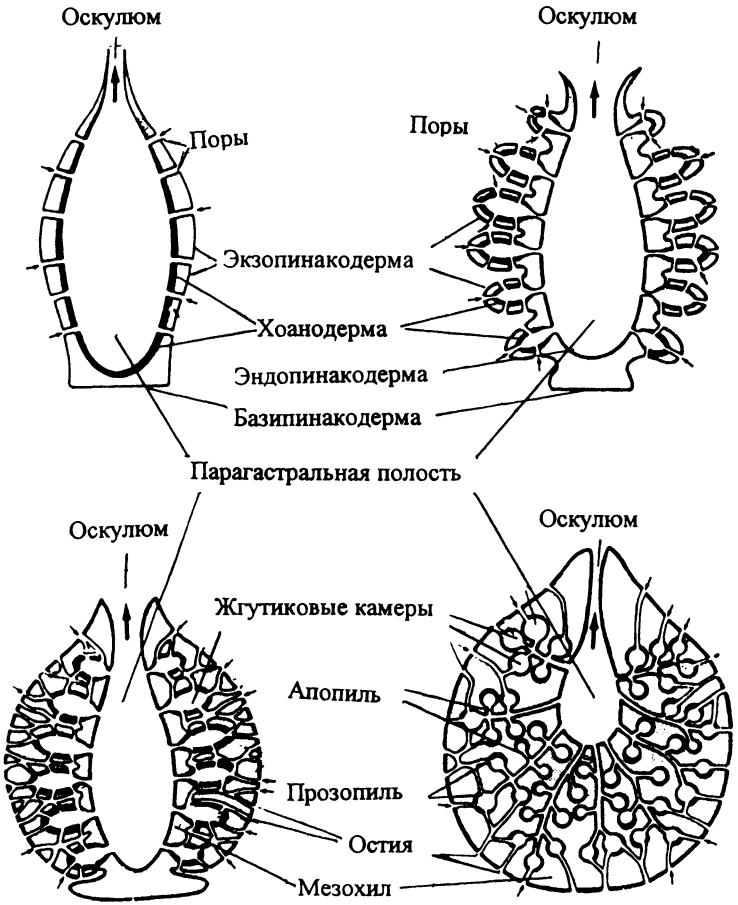


Рис. 28. Морфоанатомические типы организации губок подтипа Cellularia (Kilian, 1993) (схематически; хоанодерма изображена более жирной линией):
А — аскон; Б — простой сикон (со слаборазвитым мезохилом); В — сложный сикон (с хорошо развитым мезохилом); Г — лейкон (стрелками указано направление движения воды)

ную хоаноцитами парагастральную полость, а затем выбрасывается через устье «бокала» — оскулюм.

Простой сиконоидный тип организации («сикон») в общем также имеет бокаловидную форму и более крупные размеры — 20–30 мм. Особенность сикона в том, что его стенки выпячиваются, образуя большее или меньшее количество «бокальчиков» или карманов, оси которых перпендикулярны апикально-базальной оси всей губки (рис. 28, 30 А). Этот тип свойственен некоторым представителям рода *Sycon* (например, *Sycon raphanus*). Три клеточных ансамбля распределяются у таких губок следующим образом. Наружная стенка выстлана экзопинакодермой, подошва — базипинакодермой. Внутренняя полость губки теперь подразделяется на две части: залегающую в стенках боковых «бокалов», которые называются жгутиковыми камерами, и центральную полость, сохраняющую свое название атриума или парагастральной полости. Ее стенки выстланы эндопинакодермой. Все хоаноциты сосредоточены внутри жгутиковых камер. Мезохил тонкий и каналы, соединяющие внешнюю среду со жгутиковыми камерами, образованы отдельными клетками — пороцитами.

Путь воды у губок с простым сиконоидным строением: из внешней среды через каналы в пороцитах в жгутиковые камеры, оттуда в парагастральную полость и через устье — оскулюм — во внешнюю среду.

Усложненный сиконоидный тип, имеющий по-прежнему бокаловидную форму и несколько большие размеры, характеризуется утолщенным мезохилем (рис. 30 Б). Внешние покровы уже не повторяют очертания жгутиковых камер, которые ориентированы так же, как и в предыдущем типе. Выровненные наружные покровы, выстланные экзопинакодермой, пронизаны отверстиями — остиями, ведущими в выстланную эндопинакодермой систему вводных каналов или полостей — лакун. Из лакун вода попадает в выстланные хоанодермой жгутиковые камеры через типичные поры, образованные пороцитами, или через каналы, построенные несколькими эндопинакоцитами. Эти каналы называются прозопилями. Из жгутиковых камер вода выходит в парагастральную полость и через оскулюм возвращается во внешнюю среду. Утолщенный мезохил, пронизанный сложной системой каналов, содержит спикулы, ориентированные в радиальном направлении. Форма этих губок наиболее приближена к формам с радиально-лучистой симметрией.

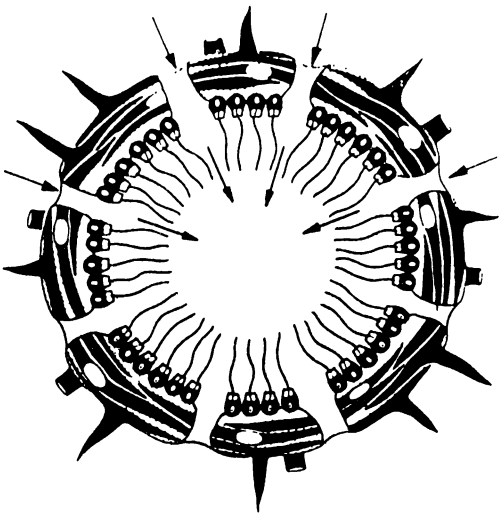


Рис. 29. Схема строения губки типа «аскон» (поперечный срез; Grasshoff, 1992) (стрелками указано направление движения воды)

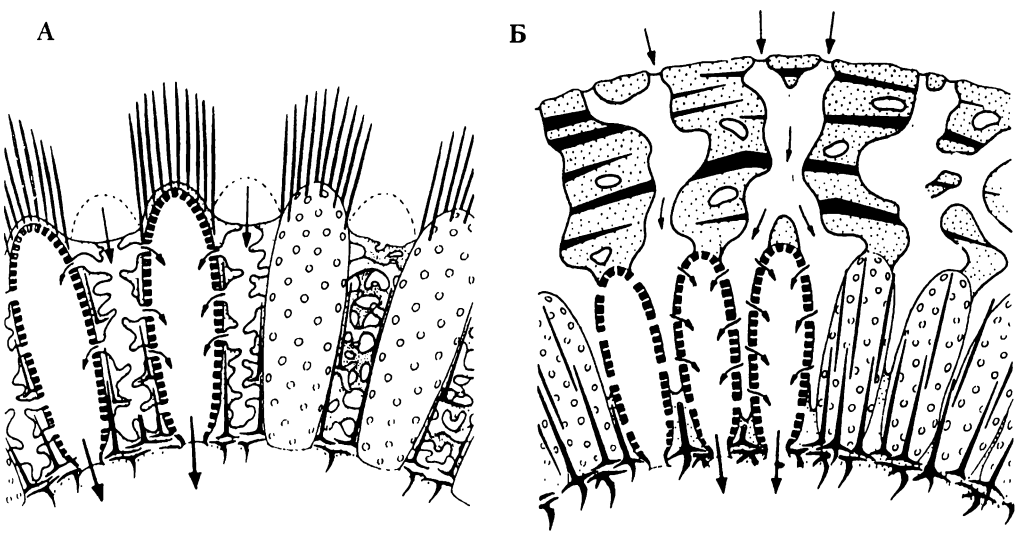


Рис. 30. Схема строения губки типа «сикон» (поперечный срез; Grasshoff, 1992):
А — простой сикон; Б — сложный сикон (стрелками указано направление движения воды)



Рис. 31. Схема строения разных губок типа «лейкон» из класса Demospongia (часть поперечного среза; Grasshoff, 1992):
А – тонкостенная кубкообразная губка из сем. Chalinidae с относительно простой канальной системой (черным показан спонгиновый скелет, белым – инкрустирующие его спикулы); Б – толстостенная губка из рода *Stelletta* (черным изображены спикулы); В – толстостенная губка *Ircinia variabilis* (черным показан спонгиновый скелет, белым – инкрустирующие его спикулы) (стрелками указано направление движения воды)

Губки, принадлежащие к морфологическому типу «лейкон», прежде всего отличаются своими более крупными размерами (до 2 м) и разнообразием форм (рис. 28, 31, 32). В результате усиленного развития мезохиля жгутиковые камеры полностью погружаются в его толщу. Поверхность губки и ее подошва по-прежнему выстланы экзо- и базипинакодермой. Стенки же всей внутренней ирригационной системы и парагастральная полость выстланы эндопинакодермой. Вода попадает через остии в наружной стенке тела во вводные камеры-лакуны, оттуда через прозопили в выстланные хоаноцитами жгутиковые камеры и из них через выводные каналы, образованные несколькими пинакоцитами — апопили — в выводные каналы. Они сливаются между собой, образуя более крупные выводные каналы, которые объединяются в общую полость, связанную оскулюмом с внешней средой. К типу лейкон принадлежат многие известковые губки, Sclerospongia и все Demospongia.

Суммарная протяженность каналов ирригационной системы в теле лейкона достигает очень большой величины. Это требует резкого усиления затрат энергии на прокачивание воды через губку и, следовательно, увеличения количества жгутиковых камер. Они располагаются очень плотно в теле губки на часто разветвляющихся каналах. У пресноводной губки *Ephydatia*, построенной по типу лейкон, в 1 мм^3 тела губки имеется 7600 жгутиковых камер объемом 0,002 мм^3 каждая, у *Leuconia aspera* 7,6 мм высотой и 1 см в поперечнике развивается 2,5 миллиона камер с общей поверхностью, занятой хоаноцитами, достигающей 52,2 см^2.

Аскон можно рассматривать в качестве исходного типа губок как в филогенетическом смысле, так и в качестве раннего этапа онтогенеза. Рассматривая строение губок с другими морфологическими типами, легко обнаружить, что все они построены по так называемому модульному типу. Это значит, что организм как бы сложен из большого количества элементарных «кирпичиков» — модулей. Таким модулем служит аскон. Происхождение более сложных типов (сикона и лейкона)

можно трактовать, как результат недоведенного до конца бесполого размножения — почкования. Усложнение губки в онтогенезе чаще всего сопровождается той или иной формой недоведенного до конца деления или почкования исходного однооскулюмного организма, по своему строению близкому к аскону (олинтуса, рагона). Другие способы описаны ниже. Отсюда одиночные губки типа сикон и лейкон можно представить в виде высоко интегрированных колоний. Такие колонии, в которых отдельные особи имеют очень слабо выраженную индивидуальность или теряют ее вовсе, называются кормусами. По отношению к губкам такой отдельной особью можно считать жгутиковую камеру с прилегающим участком мезохиля.

Можно себе представить, что сикон — это колония асконов, а лейкон — колония сиконов.

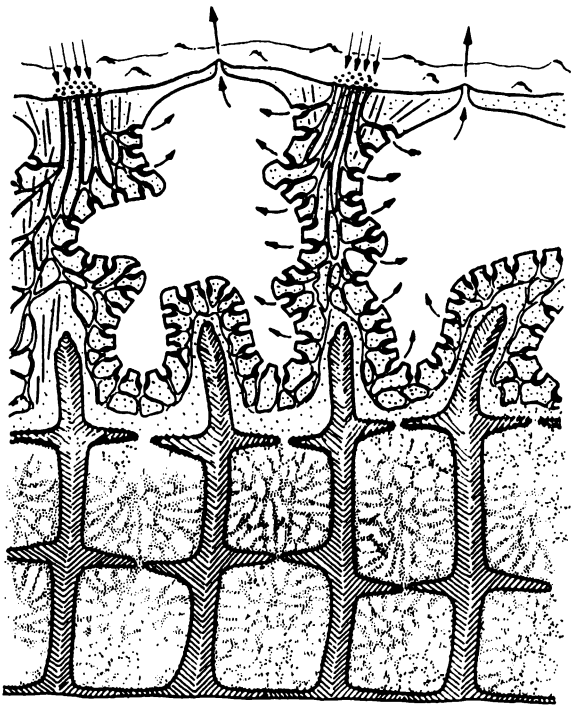


Рис. 32. Схема строения губки из класса Sclerospongia (часть поперечного среза; по Grasshoff, 1992) (стрелками указано направление движения воды)

Как говорилось выше, губки — интенсивные фильтраторы. Источником пищи им служат бактерии, одноклеточные водоросли, частицы полуразложившегося органического вещества микроскопического и субмикроскопического размеров, взвешенного в воде (детрита), а также растворенное органическое вещество.

Именно для того чтобы пища была разнесена буквально по всему телу, достигающему у многих губок значительных размеров, стенка их тела пронизана многочисленными каналами водоносной системы. Как уже описывалось, вода из внешней среды поступает в эту систему через внутриклеточные (или реже — межклеточные) поры (остии) эктопинакодермы. Пройдя через жгутиковые камеры, выводные каналы, она попадает в общую полость, открытую на верхнем конце широким отверстием — оскулюмом. Она тоже, собственно, служит расширенным участком водоносной системы, а не полостью тела, и содержит все ту же воду — жидкость окружающей среды.

Следовательно, губки — фильтрующие системы, пропитанные, заполненные внешней средой, и эта их специфическая особенность — следствие противоречия между многоклеточностью, крупными размерами и протозойным способом питания.

Оформленные частицы (бактерии, водоросли) могут фагоцитироваться археоцитами и амебоцитами еще в приводящих каналах путем захвата этих частиц у стенок каналов, или прямо в мезохиле. Основная часть пищевых частиц улавливается в жгутиковых камерах. У демоспонгий 81 % органического углерода; 96 % бактерий захватываются именно там (рис. 33).

Пищеварительные вакуоли формируются в апикальной части клетки, мигрируют через цитоплазму и уже через 30 минут оказываются в базальной части хоаноцитов.

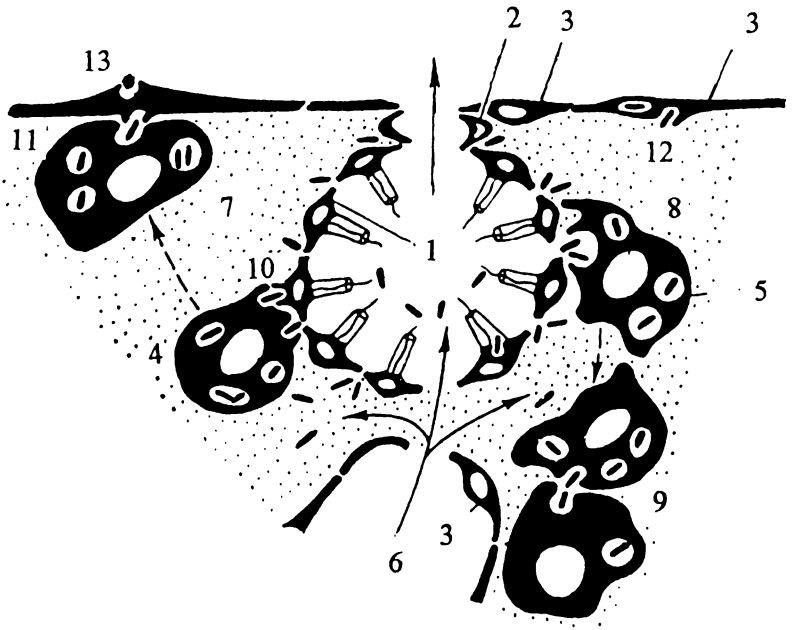


Рис. 33. Схема поглощения пищевых частиц у пресноводной *Ephydatia* (Малахов, 1990): *1* — хоаноциты; *2* — пороциты; *3* — эндопинакоциты; *4* — археоциты; *5* — полость выводного канала (апопиля); *6* — полость вводного канала (прозопиля); *7* — толща мезохила; *8* — археоцит, заглатывающий бактерий в промежутках между хоаноцитами; *9* — передача пищи от одного археоцита другому; *10* — передача пищевых частиц от хоаноцита археоциту; *11* — передача пищевых частиц от археоцита пинакоциту; *12* — захват пищевых частиц пинакоцитом из толщи мезохила; *13* — выведение непереваренных остатков. Сплошные стрелки показывают токи воды, пунктирные — перемещение клеток

Хоаноциты передают их археоцитам, а те мигрируют в толщу мезохиля, выполняя функцию распределения пищи. Непереваренные остатки передаются мигрирующими клетками пинакоцитам, которые выбрасывают их в полость выводных каналов.

Мечение бактерий радиоактивными изотопами показало, что через три часа они уже в хоаноцитах не обнаруживаются и все находятся в клетках мезохиля. Через 24 часа меченый материал обнаруживается в археоцитах, скапливающихся вдоль выводных каналов ирригационной системы губок. Через 48 часов в губке не остается никаких следов меченого материала. В фагосомах хоаноцитов бактерии не перевариваются. Следовательно, существует распределение функций: у хоаноцитов — вододвижение и лов добычи, у клеток мезохиля — переваривание пищи. Но жестко эти функции не фиксированы, и у разных губок наблюдаются все переходы в степени разделения функций между различными клетками.

Есть губки, которые не ограничиваются только фильтрацией. У многих губок (у 9 из 10), обитающих на Большом Барьерном рифе Австралии, обнаружены симбиотические цианобактерии. В связи с их большой фотосинтетической активностью губки оказались первичными продуцентами. В дневное время они выделяют втрое больше кислорода, чем поглощают при дыхании. С другой стороны глубоководные губки из рода *Asbestopluma* (Demospongia, семейство Cladorhizidae) вовсе не имеют фильтрационного аппарата. Они несут на теле длинные тонкие выросты, поверхность которых плотно усажена сложно устроенными мелкими кремневыми спикулами с острыми зубчиками. Каждая спикула одета в слизистый чехольчик (выделяющая

спикулу клетка), а ее основание окружено коллагеновым волокнами. Из-за обилия острых спикул выросты губки очень похожи на поверхность застежки-«липучки». Этими выступами губка и ловит свою добычу. Зацепившийся за острые зубчики спикул рачок не может освободиться, хотя борется за свою жизнь еще несколько часов. Это говорит о том, что губка не выделяет каких-либо парализующих или ядовитых веществ. Когда рачок зацепляется за выступ, пинакоциты выростов начинают сползаться к еще живой добыче. В течение суток рачок бывает полностью окружен ими. Несколько дней губка переваривает рачка, как растение росянка — муху.

Своеобычность губок по сравнению с другими многоклеточными, в том числе и относящимися к подцарству Prometazoa, особенно хорошо вырисовывается при рассмотрении применимости к губкам, относящимся к подтипу Cellularia, таких важных понятий, как «индивидуальность» .

Индивидуальность, с одной стороны, это свойство организма обладать признаками уникальности и неповторимости. С другой стороны, обладая индивидуальностью как свойством, далеко не каждый организм оказывается индивидом, поскольку индивид — особая его форма, характеризующаяся прежде всего неделимостью. Это обусловлено высоким уровнем морфофункционального единства, то есть настолько тесной взаимосвязью друг с другом разных систем организма, что его уже нельзя разделить таким образом, чтобы каждая его часть сохранила структуру полноценного организма.

Наличие индивидуальности для каждой особи губки, как и для любого другого организма, несомненно. Однако насколько присущи особи губки свойства индивидуума, требует выяснения. Само ее модульное строение, которое может толковаться, как разновидность колониальности, дает основу для такого сомнения. Признаком колониальности для губок, правда, считают наличие нескольких оскулюмов. Одноосculюмные губки, несмотря на их модульное строение, все же признают отдельной особью. С другой стороны, издавна бытует мнение, что губок вообще следует называть дивидуумами, то есть делимыми, поскольку любой отсеченный от этих существ кусочек тела обладает всеми свойствами целой особи (как следствие далеко зашедшего модульного строения). Более того, в опытах по потреблению кислорода губки ведут себя подобно совокупности мало связанных друг с другом клеток. Это явление — чрезвычайно низкая степень интеграции — также специфическая особенность губок, тоже следствие противоречия между их многоклеточной организацией и протозойным способом питания.

Сравнительно недавно у губок обнаружена способность к медленной, но непрерывной смене формы тела. Они могут формировать короткие или длинные, широкие или узкие, простые или разветвленные отростки, которые могут отсоединяться и, прикрепившись к субстрату, давать начало новым особям. Одна губка способна фрагментироваться на несколько.

Однако считать эту особенность губок бесполым размножением нельзя, так как одновременно наблюдается противоположный процесс: при соприкосновении друг с другом особи одного и того же вида, напротив, могут сливаться в единый организм.

Эта способность губок к серьезным структурным перестройкам — еще одна черта, характерная для Spongia. Это очень важная адаптация к характерному для губок фильтрационному способу добывания пищи. Огромные количества воды, проходящие через ирригационную систему губок, несут не только пищевые частицы, но большее или меньшее количество несъедобной взвеси, которая засоряет фильтрационную систему губок. Постоянный процесс засорения фильтра требует постоянства процессов его восстановления. В результате и сформировалась способность губок к постоянным так называемым морфодинамическим процессам, которые затрагивают не только форму губок, их целостность, но все другие стороны их организации.

Так, специальные съемки обнаружили, что пинакоциты и клетки мезохиля постоянно движутся и меняются местами. Наиболее подвижны последние. Их скорость 2–15 мкм/мин. Иногда клетки мезохиля несут с собой спикулы. Отдельные хоаноциты не передвигаются. Движутся целые жгутиковые камеры, не соединенные с каналами, со скоростью 0,8–1,2 мкм/мин. Могут перемещаться и выводные каналы, хотя механизм их передвижения неясен.

Размах морфодинамических процессов чрезвычайно велик. На одном их полюсе — просто изменение формы губки, а на другом — ее полная деструкция, как правило, с последующей регенерацией. Такие глубокие перестройки наблюдаются у взрослых губок, например, при обычном половом размножении. Эмбриональное развитие у большинства губок протекает внутри материнского организма. В это время происходит регрессия клеточного материала родителя. У некоторых видов она столь велика, что материнское животное после массового выхода сформировавшихся личинок погибает или распадается на ряд жизнеспособных фрагментов разной величины. Регрессивные морфологические изменения могут протекать и в неблагоприятный период года (осенне-зимний — у пресноводных губок в северных широтах, или в сухой сезон — в пойме Амазонки). Для переживания этого периода внутри губки образуются многочисленные зимующие почки — геммулы, или редукционные тела. Они представляют собой конгломерат из различных типов клеток (причем хоаноциты могут полностью отсутствовать), одетых снаружи слоем пинакоцитов и спикул. При возникновении благоприятных условий возникают восстановительные процессы, и каждое такое тельце преобразуется в маленькую губку.

Следовательно, бесполое размножение у губок — также разновидность характерной для них способности к морфодинамическим перестройкам.

Необходимость постоянно поддерживать фильтрующую систему в состоянии оптимального функционирования, которое и привело к возникновению способности к ее постоянным перестройкам, потребовало выработки способности к постоянному перемещению в поисках оптимальной позиции.

Передвижение губок по субстрату происходит следующим образом. Когда губка прикрепляется к субстрату, она образует от своего основания несколько тонких лентовидных выростов; наружная их поверхность покрыта слоем пинакоцитов, а внутри расположен мезохил. Во фронтальной зоне одного из таких выростов, стелющихся по субстрату, возникает ведущая зона. Здесь клетки пинакодермы формируют ундулирующие мембраны и начинают проявлять амебоидную активность. Совместная деятельность таких пинакоцитов ведущего края при наличии сцепления с субстратом приводит к появлению тянущих сил. Они достаточны для того, чтобы губка чрезвычайно медленно, но непрерывно начала смещаться в определенном направлении. Внутри активного лентовидного выроста происходит массовое перемещение амебоидных клеток мезохиля в направлении движения. Некоторые из них несут скелетные спикулы, начиная сооружать новый скелет. Передислокация и перераспределение клеточного материала тела, происходящее при этом, ничем принципиально не отличается от остальных морфодинамических перестроек тела, характерных для губок, но как способ передвижения уникален по сравнению со всеми остальными Metazoa. Поэтому он назван морфодинамическим и также является особенностью, присущей только губкам.

Закономерным следствием этих перестроек и морфодинамического перемещения оказалась уже упомянутая способность к слиянию друг с другом особей одного вида.

На самом деле эта способность также варьируется в широчайших пределах. Распространено не только полное объединение двух или нескольких взрослых осо-

бей. Столь же широко встречается спонтанное (то есть самопроизвольное, возникающее в силу неизвестных причин) слияние плавающих или оседающих личинок различных губок. Объединяться вместе могут от двух личинок до десятка и более, образуя в процессе метаморфоза чаще всего одну крупную молодую губку или колонию губок.

Могут сливаться между собой только что проросшие почки или геммулы, давая начало единой особи, даже если они возникли от разных особей. Образуются химеры, то есть особи, состоящие из генетически неидентичных клеток. У демоспонгии *Halichondria panicea* вышедшие из тела матери личинки часто оседают на фрагменты родительского организма, разрушенного ими в процессе выхода и далее не развиваются, и диссоциируют на отдельные клетки, которые включаются в морфогенетические восстановительные процессы.

Наблюдается и противоположная картина — передача клеток материнского организма развивающемуся зародышу. У таких личиночных форм, как цело- и амфибластулы (см. ниже, рис. 34), формирующихся внутри материнского организма, родительские клетки легко проникают в полость личинки, иногда полностью заполняя ее. Этим они имитируют процесс уни- или мультиполярной иммиграции. У паренхимульных личинок родительские клетки внедряются между внутренними недифференцированными клетками.

Демоспонгия *Clione celata* откладывает яйца в воду, где происходит их развитие. Обнаружено, что яйца на своей поверхности всегда уносят 20–35 маленьких амебоидных клеток, принадлежащих материнскому организму. Во время дробления они проползают между бластомерами внутрь зародыша и становятся его неотъемлемой частью.

Материнские клетки не утилизуются зародышем в качестве пищи. Их судьба прослежена в течение всего личиночного периода и начала стадий метаморфоза. Сейчас полагают, что образование химер губками, в том числе включение материнских клеток в состав дочернего организма, — также специфическая особенность губок.

Еще одно свойство губок, тоже являющимся закономерным следствием лабильности их морфоанатомических структур, — так называемая тотипотентность их клеток. Три клеточных пласта — пинакодерма, хоанодермы и мезохил — при всей своей хорошей выраженности, крайне нестабильны, динамичны. Они легко дезорганизуются и перестраиваются. При постоянно протекающих перестройках и восстановительных морфогенезах некоторые типы клеток относительно легко превращаются в другие типы. У Demospongiae археоциты (ядрышковые амебоциты) можно считать камбиальными клетками, так как они могут давать начало всем другим клетками — хоаноцитам, пинакоцитам и др. У Calcarea такой же способностью обладают хоаноциты. Это же свойство присуще и другим типам клеток (пинакоцитам, миоцитам и др.). Для этого они сначала дедифференцируются. Это породило большое количество дискуссий по поводу того, можно ли считать клеточные ансамбли губок тканями. Сейчас их таковыми не считают, называя тканоидами или гистобластами. Между ними прямо или через предварительную дедифференцировку осуществляется взаимный обмен клетками, в разной степени выраженный у разных видов (или у разных групп) Spongia.

Следствие этого свойства губок — отсутствие у них зародышевых пластов, которые эволюционно возникли как эмбриональные зачатки дифференцированных тканевых структур. Если у взрослого животного нет устойчивых тканей, не может быть и зародышевых листков.

Отсутствие у губок специальных пищеварительных органов со специализированной пищеварительной тканью ставит их на уровень организации, когда еще не достигнуто четкое разделение клеток тела на «кинобласт» и «фагоцитобласт».

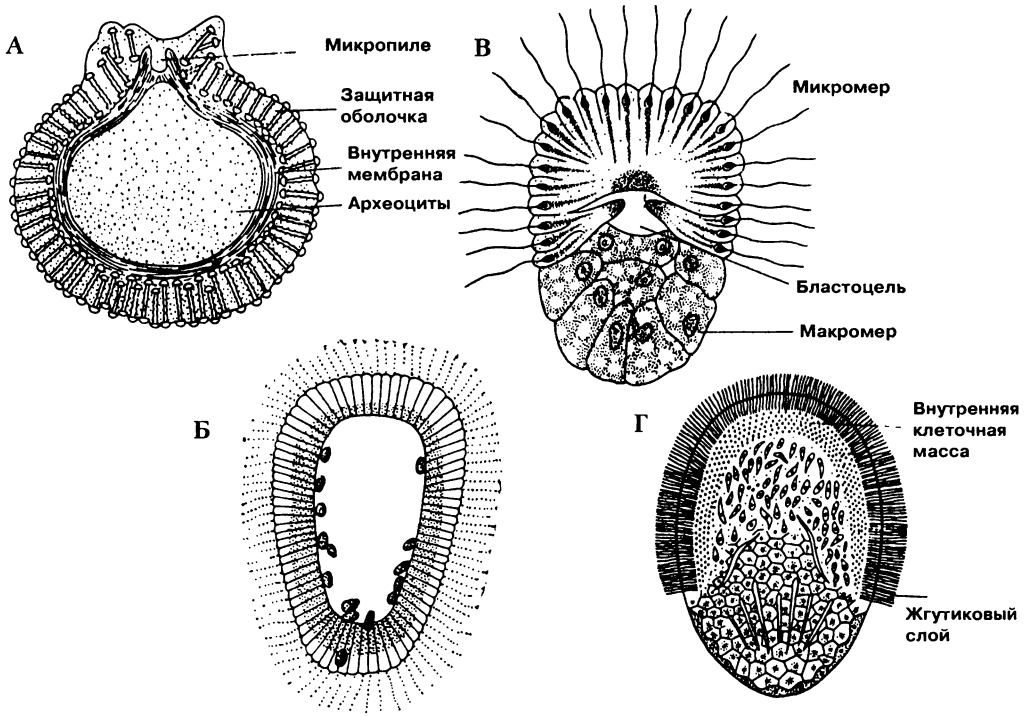


Рис. 34. Покоящиеся почки и личинки губок подтипа Cellularia (А, В, Г — Барнс и соавт., 1992; Б — Колтун, 1968):
А — геммула пресноводных губок; Б — целобластула (в ее полости видны захваченные личинкой клетки материнской особи); В — амфибластула; Г — паренхимула

Несмотря на то, что пинакодерме и хоанодерме больше присущи черты кинобласта (хотя с их помощью двигается не само животное, а вода в ирригационной системе), а клетками мезохиля — черты фагоцитобласта, границы между этими функциями еще размыты.

То же самое, кстати, присуще и клеткам трихоплакса (см. выше).

РАЗМНОЖЕНИЕ

Перечисленные выше особенности губок, отличающих эту группу животных от прочих Metazoa, сформулированные в такой полноте сравнительно недавно Л. Н. Серавиным, создали богатую почву для самого разного толкования разными исследователями одних и тех же явлений. Особенно это касается процессов размножения и морфогенеза губок на ранних стадиях их онтогенеза.

Изученность репродуктивной биологии Spongia еще недостаточна, но несмотря на это, бросается в глаза, что способы образования половых клеток, их созревания и оплодотворения, дробления, образования личинок, их строения у изученных в этом отношении губок очень разнообразны.

У пресноводных губок широко распространено бесполое размножение путем образования покоящихся стадий, так называемых геммул (рис. 34 А). Для образования геммул губки высвобождают небольшие фрагменты тела или скопления необходимых для развития клеток, в основном археоцитов. Эти скопления покрыты прочной

твердой оболочкой из спонгина и спикул, позволяющих им переживать неблагоприятное время (зиму для наших пресноводных губок или сухой период, например, для амазонских видов).

Общим для всех губок является отсутствие оформленной гонады. Гаметы диффузно разбросаны в теле губок. Правда, у некоторых губок (например, у известковой губки *Clathrina* с асконоидным типом организации) в репродуктивный период образуются так называемые «гнезда». Это особая область мезохиля, где локализуются яйцеклетки и зародыши на разных стадиях эмбриогенеза, а также дегенерирующие соматические клетки и фагоциты. Однако подобные гнезда тоже разбросаны в мезохиле.

Некоторые авторы описывают развитие яйцеклеток из амебоцитов мезохиля, а спермиев — из хоаноцитов. В последнее время появляется все больше данных о том, что оогонии и сперматогонии — клетки, из которых развиваются гаметы, образуются из хоаноцитов. Это происходит по-разному у разных видов. У *Aplisilla rosea*, например, все хоаноциты жгутиковой камеры преобразуются в мужские половые клетки. Они теряют связь с основным веществом мезохиля и мигрируют в просвет камеры, их воротнички дегенерируют, тело удлиняется в апикально-базальном направлении. Часть цитоплазмы отделяется. У губки *Suberites* (Demospongia) вначале наблюдается рост ядра и цитоплазмы и исчезновение жгутика и воротничка у небольших групп хоаноцитов в данной камере. В ядрах появляются крупные ядрышки. После этого клетки погружаются в мезохил, митотически делятся и окружаются фолликулярной оболочкой из археоцитов. Образуются своеобразные цисты, в которых клетки претерпевают мейоз и превращаются в спермии. Аналогичный процесс описан для *Neocoelia crypta* (Sclerospongia), а также для известковых губок. Правда, у последних хоаноциты мигрирует в мезохил, приобретает амебоидное строение и начинает дифференцировки в оогонии или сперматогонии.

Подобный процесс описан для развития яйцеклеток у губки *Suberites massa* и целого ряда других демоспонгий. На ранних стадиях оогоний сохраняет способность к амебоидному движению. По достижении размеров примерно 20 мкм он, как правило, округляется. Дальнейший рост ооцита происходит при помощи уже упоминавшихся фолликулярных клеток.

У демоспонгий последние происходят, вероятно, от археоцитов, которые образуют оболочку из клеток уплощенной формы. По мере роста ооцита вокруг него, кроме фолликулярных клеток, скапливаются питающие клетки, которые постепенно поглощаются растущим ооцитом. У известковых клеток растущий ооцит способен фагоцитировать соседние хоаноциты. У реликтовой губки *Petrobiona* рост ооцита продолжается еще некоторое время после оплодотворения и поедание хоаноцитов продолжается даже в процессе начавшегося дробления.

Оплодотворение у губок происходит с помощью специальной клетки-носительницы, в качестве которой у известковых губок выступает одна из вспомогательных клеток, образовавшихся из гипертрофированных хоаноцитов, расположенных над ооцитом. Все эти клетки способны захватывать спермии. Внутри цитоплазмы ядро спермия одевается белковой капсулой — сперматоцистой. Клетка-носительница проникает в ооцит и передает сперматоцисту в его цитоплазму.

Данные по эмбриогенезу губок очень разноречивы. До недавнего времени многие процессы и явления, наблюдаемые у губок, толковали с точки зрения гомологии с настоящими многоклеточными. Это приводило к серьезным отклонениям от истинного понимания сути наблюдаемого.

Известно, что у губок и этот этап онтогенеза характеризуется широчайшей вариабельностью. Так, выше упоминались демоспонгии *Clione*, откладывающие яйца. У известковых *Clathrina*, построенных по асконоидному типу, в специальных гнездах

развиваются зародыши. Когда образовавшаяся бластула преобразуется в однослойную личинку целобластулу с обширной полостью, в которой находятся относительно немногочисленные клетки, полученные от материнского организма (рис. 34 Б), личинка покидает его. Пока она плавает, никаких серьезных морфологических событий не происходит. На четвертый день жизни личинка оседает на субстрат и претерпевает метаморфоз. Он начинается с дезорганизации всей стенки целобластулы. Жгутиковые клетки, теряя жгутики, дедифференцируются. Образуется аморфная сферула — масса одинаковых клеток. Позднее те из них, что оказались на поверхности, дифференцируются в пинакодерму. Возникает стадия «куколки», внутри которой появляются и хоанодерма, и клетки мезохиля.

Известны у губок и другой тип личинок: амфибластулы (рис. 34 В). Они имеют примерно сферическую форму и состоят как бы из двух полушарий, одно из которых сложено из снабженных жгутиками клеток. После некоторого периода парения в толще воды амфибластула садится на субстрат. Все клетки, входящие в ее состав, дедифференцируются и клеточные ансамбли молоденькой губки развиваются из совершенно одинаковых клеток, среди которых присутствуют и материнские клетки, внедрившиеся в личинку. Дифференцировка клеток личинки, как и у *Clathrina*, является временной, провизорной.

Личинки пресноводных демоспонгий из семейства Spongillidae, которые напоминают внешне паренхимулы — личинки низших настоящих многоклеточных (Cnidaria) — характеризуются сильной дифференцировкой клеток, находящихся внутри нее (рис. 34 Г). Там представлены семь типов клеток, включая склероциты, пинакоциты и хоаноциты. Последние даже образуют маленькие жгутиковые камеры; склероциты формируют первые спикулы. Это фактически маленькая плавающая губочка. Следовательно, мы имеем дело с разновидностью живорождения. Наружные жгутиковые клетки вообще не участвуют в формировании сидячей, взрослой губки. В процессе метаморфоза они уходят внутрь личинки, где и фагоцитируются амебоидными клетками.

Эти явления — выполнение поверхностным слоем клеток личинки лишь временной, личиночной, функции и практически обязательное участие материнских клеток, проникших в личинку или захваченных ею, в формировании тела дочерней губки — отмечено сейчас у многих демоспонгий. Отсутствие процессов, хотя бы отдаленно напоминающих образование двухслойного зародыша или тем более гаструляцию, говорит о глубоком своеобразии губок (как и других представителей Prometazoa), по сравнению с настоящими многоклеточными.

Продолжительность жизни, или возраст, которого достигают губки, колеблется у разных видов от нескольких недель и месяцев до многих лет. Известковые губки обычно живут в среднем до одного года. Среди них есть моноциклические виды. Они погибают сразу после того, как сформировавшиеся личинки нового поколения покидают материнский организм. Большинство мелких демоспонгий живут в пределах 1–2 лет. Более крупные губки более долговечны. Так, экземпляры губки *Hippospongia communis* около 1 м в диаметре, по мнению специалистов, достигают возраста не менее 50 лет.

Скорость роста и продолжительность жизни губок во многом зависит от различных факторов. Например, у живущих на мелководье заметную роль играют симбиотические одноклеточные водоросли. В их присутствии губки растут значительно быстрее. Напротив, коралловая губка *Vaceletia cripta*, которую считают «живым ископаемым», обнаруженная на глубинах 170–300 м на подводном хребте Норфолк (к юго-западу от Новой Каледонии), характеризуется крайне низким темпом роста. Возраст базальной конструкции губки высотой 10 см составляет 600–740 лет.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП ПОДТИПА CELLULARIA

☐ Класс Calcarea

Представители этого класса характеризуются скелетом, спикулы которого состоят из карбоната кальция в виде минералов кальцит или арагонит. Различают три типа известковых спикул: одноосные, имеющие вид игл, обычно заостренных на обоих концах; трехлучевые, состоящие из трех лучей, лежащих в разных плоскостях (трирадиаты), и четырехлучевые, сходные с трирадиатами, но имеющие четвертый луч, отличный по форме и размерам. Каждый луч таких спикул строится парой клеток; утолщение и рост в длину осуществляется новыми клетками, возникшими в результате деления этой пары. Основной формой известковых спикул являются трирадиаты. Спикулы очень мелкие, не более 3 см (одноосные), в основном менее 0,3 мм. Обычно спикулы располагаются в мезохиле несвязно, реже они образуют связный, или фаретронный, скелет.

У известковых губок встречаются все три типа организации — аскоидный, сиконоидный и лейконоидный. Высота большинства видов губок менее 10 см. Тело их часто имеет трубчатую, бочонковидную или цилиндрическую форму.

Исключительно морские формы. Подразделяются на две группы, в одну из которых включены мелкие губки с аскоидным строением (пример — Clathrina, *Leucosolenia*). Вторая группа объединяет известковых губок с сиконоидным и лейконоидным типами организации.

В ископаемом состоянии известны только фаретронные губки. Это, видимо, объясняется особенностями строения их скелета, лучше сохраняющегося в ископаемом состоянии, чем отдельные спикулы прочих известковых губок. Известны с девона. Особенно широко они были распространены в юрском и меловом периодах.

☐ Класс Demospongia

Самый крупный класс, объединяющий 90 % всех известных видов. Скелет состоит из кремнеземных спикул и (или) спонгиновых волокон. Организация у взрослых особей только лейконоидная. Некоторые формы достигают значительных размеров (например, тропическая Spheciospongia — более 1 м в диаметре и в высоту). Большая часть видов обитают в море, но имеются и пресноводные формы, объединяемые в семейство Spongillidae (около 120 видов). Они чрезвычайно широко распространены в проточных и стоячих водоемах всех континентов.

Среди морских выделяются так называемые сверлящие губки, способные делать отверстия в известковых образованиях, например, в раковинах двустворчатых моллюсков. Механизм сверления еще не выяснен. Самые известные — губки из рода Cliona — являются серьезными вредителями устричных банок. Они вызывают так называемую пряничную болезнь устриц, которая приводит их в конце концов к гибели.

Поселяясь также на прибрежных известковых породах, губки способствуют разрушению берегов.

Другая группа демоспонгий, издавна (с античных времен, о чем говорят находки изображений употребления губок на античных вазах и фресках) играет заметную роль в человеческой культуре. Они и сегодня используются для туалета, в медицине и для технических целей. Это так называемые роговые губки (Keratosa — в отличие от кремневых или кремнероговых, или Silicea). Роговые губки относятся к отряду Dictyoceratida, семейству Spongiidae. Их отличительной особенностью является отсутствие кремнеземных спикул или очень небольшое их количество в скелете. У некоторых видов он представлен только спонгином. Благодаря этому роговые губ-

ки эластичны, обладают очень высокой гигроскопичностью и химической устойчивостью, перенося даже кипячение в слабых щелочах и кислотах. Последнее качество позволяет подвергать скелет таких губок стерилизации. Гигроскопичность губок до сих пор превосходит все синтетические аналоги.

Промышляют около 200 сортов губок, идущих в продажу. Например, во Флориде известны такие сорта, как «турецкий кубок», «туалетная», «Зимокка» (вид *Spongia zimocca*), «шерстяная», «вельветовая», «желтая», «травяная», «проволочная» и «слоновое ухо». Они различаются между собой формой, текстурой, мягкостью, эластичностью скелета и стойкостью к истиранию. Отличия в качестве могут зависеть от целого комплекса факторов, в том числе от места обитания, типа грунта. Лучшие сорта туалетных губок встречаются в тропических и субтропических морях.

Промысел губок *Spongia officinalis* и *Hippospongia communis* с античных времен и до сегодняшнего дня — то есть более двух с половиной тысяч лет — ведется в Средиземном море в районе восточнее линии Сицилия — мыс Бон (Тунис) и до Мраморного моря. На нем специализируются преимущественно греческие ловцы с островов Калимнос, Сими, Гидра, Эгина и Лемнос.

Интересно отметить, что и в других районах Мирового океана, где существует промысел губок (в Мексиканском заливе, у берегов Кубы, у Багамских островов и западного побережья Флориды), он сконцентрирован преимущественно в руках греков. Еще один район Мирового океана, где существует развитый промысел туалетных губок, — это шельф между Японскими островами и Филиппинами. Губок добывают преимущественно на мелководье и до глубин около 200 м.

Вылов туалетных губок до сих пор сохраняется на довольно высоком уровне. Правда, в водах Флориды в 1938–1939 годах внезапно вспыхнула эпидемия, поразившая до 100 % шерстяных и 80 % вельветовых губок. Затронула она и прочие разновидности, но меньше. Эпидемия была вызвана микроскопическим грибком. Это привело к падению мирового улова губок. К 1950-м годам численность губок в водах Флориды опять стала расти. В последнее десятилетие мировой вылов туалетных губок колеблется между 275–350 т в сухом весе. Это весьма значительная цифра, так как одна губка подушковидной формы до 20 см величины весит всего около 40 г. Почти половину мирового улова до сих пор приходится на долю стран Средиземного моря, хотя вылов в этом регионе последние годы падает. Напротив, растет вылов в водах США и Кубы, которые сейчас вдвоем поставляют на рынок столько же губок, сколько весь средиземноморский бассейн.

☐ Класс Sclerospongia

Класс содержит очень небольшое число специализированных морских видов, обитающих в разных частях света в гротах и тоннелях, связанных с коралловыми рифами. Его представители напоминают обыкновенных демоспонгий, но отличаются сложным скелетом из кремнеземных спикул и спонгиновых волокон внутри тонкого поверхностного слоя живой ткани, лежащего на массивном основании из карбоната кальция в минеральной форме арагонит. Все виды имеют лейконоидное строение.

Коралловые губки описаны сравнительно недавно — лет 30 назад. До этого долгое время они были известны, но считались химерами, образовавшимися в результате проедания мертвых кораллов сверлящими губками. Их более подробное изучение позволило придти к выводу, что они чрезвычайно близки к классу Sphinctozoa — ископаемым раннекембрийским морским сидячим организмам из Archaeocyathi, выделявшимся ранее в отдельный тип. Почти одновременно 150 лет назад их остатки были найдены на п-ове Лабрадор и в Якутии. Как и многие другие «живые ископаемые», коралловые или сфинктозойные губки сохранились лишь в труднодоступных местах обитания (пещеры, туннели и тому подобное).

— Подтип Symplasma —

☐ Класс Hexactinellida

Шестилучевые или стеклянные губки — сравнительная немногочисленная группа морских организмов, насчитывающая в своем составе около 500 видов. Большинство их обитает на значительных глубинах и поэтому детальное исследование этой группы губок началось сравнительно недавно. В некоторых районах Мирового океана стеклянные губки очень многочисленны. Так, фактически вокруг всего антарктического материка на глубине 100–500 м тянется широкий пояс массовых поселений губок, среди которых абсолютно преобладают крупные стеклянные губки из семейства Rossellidae. В некоторых местах слой спикул стеклянных губок в осадках достигает метровой толщины.

Среди стеклянных губок встречаются бокало- и мешковидные, бочонкообразные, овальные, трубчатые и грибовидные формы. Гораздо реже они имеют вид неправильных колониальных образований, возникающих в результате неравномерного разветвления трубчатых, воронковидных и иных форм (рис. 36, 37).

Стеклянные губки относятся к числу довольно крупных беспозвоночных. Большинство их достигает высоты 10–50 см. Иногда встречаются особи, достигающие 1 м и более. К этой группе относится знаменитая *Monorhaphis chuni* с осевой прикрепительной иглой до 3 м длины при толщине 8,5 мм, которая пронизывает цилиндрическое тело, имеющее около 1 м в высоту (рис. 37 Б).

Губки прирастают основанием к твердому субстрату либо при помощи игл укореняются в илистом грунте. Тело у многих мягкое, эластичное, легко разрушающееся, а у некоторых, напротив, жесткое и хрупкое благодаря развитию внутреннего скелета. Поверхность губки редко совершенно ровная и гладкая. Обычна она в той или иной степени игольчатая, иногда щетинистая. Стеклянные губки окрашены однообразно: чаще всего в коричневый или желтый цвет, реже в светло-серый, иногда пигмент почти совершенно отсутствует.

В наиболее простом и типичном случае тело стеклянной губки содержит внутри обширную атриальную или парагастральную полость, которая открывается на вершине широким устьем. В толще стенок в один слой располагаются жгутиковые камеры. Этот слой может образовывать большое количество складок, что значительно увеличивает его суммарную поверхность. Жгутиковые камеры сообщаются с внешней средой посредством приводящих каналов, внутри отводящие каналы соединяют жгутиковые камеры с атриальной полостью. Следовательно, ирригационная система стеклянных губок построена по типу упрощенного лейкона, при котором жгутиковые камеры не разбросаны в толще мезохиля, а располагаются в один слой (рис. 35).

Стенки тела снаружи покрыты дермальной мембраной, сквозь которую просвечивают многочисленные поры, ведущие в ирригационную систему губок. Подобная же картина может наблюдаться и со стороны атриальной полости, выстланной аналогичной мембраной, называемой гастральной. Устья обычно круглые или овальные. У представителей семейства Euplectellidae они затянуты ситовидной решеткой.

В отличие от известковых и кремнероговых губок, у стеклянных губок нет пинакоцитов. Их дермальная и гастральная мембраны — это тончайшая пленка толщиной 1–2,5 мкм, перфорированная овальными отверстиями диаметром 4–30 мкм. В толще мембраны проходит срединная пластинка толщиной 0,05–1 мкм, содержащая тончайшие коллагеновые волокна. С обеих сторон эта пластинка одета тонкими слоями цитоплазмы, не имеющей ни ядер, ни клеточных границ. Срединная пластинка (мезоламелла) в дермальной мембране переходит в мезоламеллу так называемого

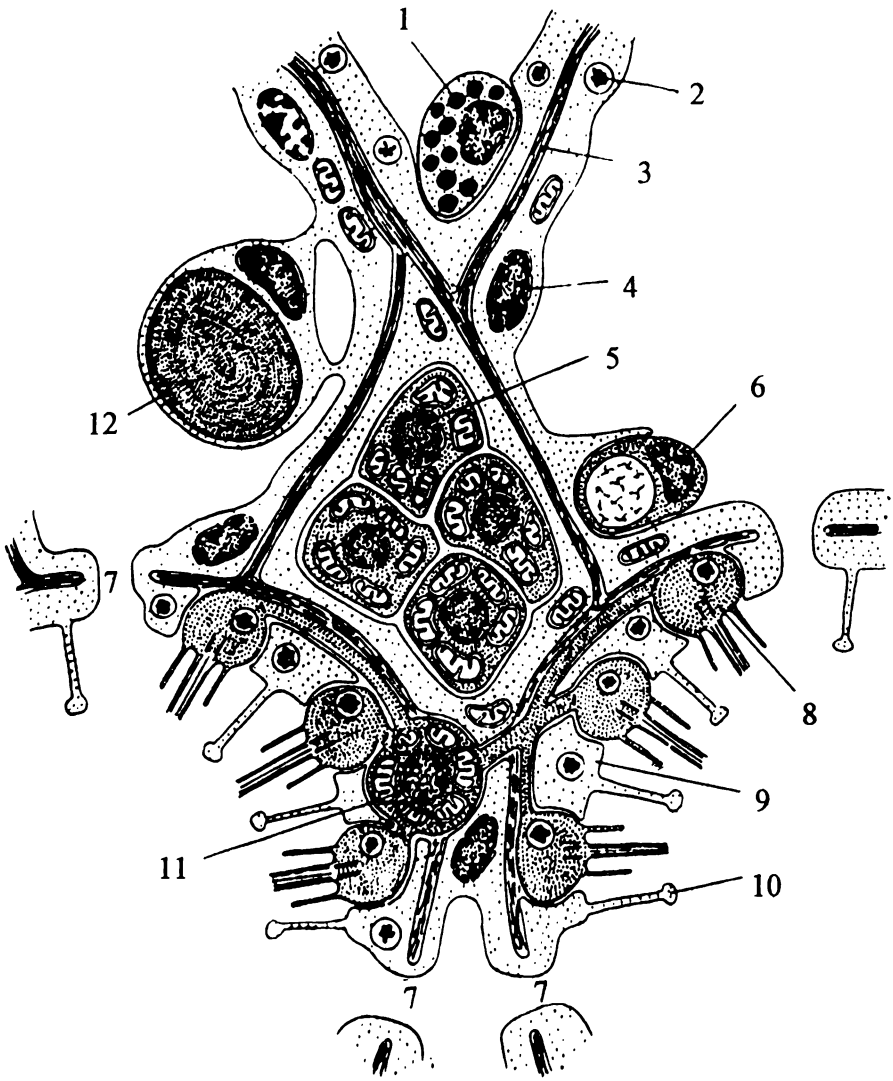


Рис. 35. Схема гистологической организации стеклянных губок (подтип Symplasma) (Малахов, 1990): *1* — гранулярная клетка; *2* — пищеварительные вакуоли; *3* — срединная пластинка; *4* — ядра трабекулярного синцития; *5* — археоциты; *6* — сферулярные клетки; *7* — прозопили; *8* — воротничковое тельце; *9* — трабекулярный синцитий в стенке жгутиковой камеры; *10* — вторичный, или внутренний, ретикулюм; *11* — хоанобласт; *12* — телоцит

трабекулярного синцития, который представляет собой трехмерную сеть, простирающуюся от дермальной пластинки до жгутиковых камер и атриальной полости, оплетающую спикулы и вмещающую большую часть живой ткани губки. Скелетной основой этого синцития служат коллагеновые тяжи переплетающихся мезоламелл, одетых синцитиальной цитоплазмой. В цитоплазме трабекулярного синцития часто встречаются пищеварительные вакуоли. Это говорит о том, что одна из его функций — трофическая. В синцитиальной массе разбросаны ядра, не отделенные друг от друга клеточными стенками.

Стеклянные губки также лишены хоанодермы в том виде, в каком она существует у прочих губок. Стенки жгутиковых камер у них устроены иначе. Утолщенные тяжи трабекулярного синцития подходят к камерам и образуют разветвленную систему перемычек, между которыми залегают хоанобласты. Они соединены между собой отростками, образуя хоаносинцитий. От него отходят отдельные воротничковые комплексы, состоящие из жгута и окружающей его корзинки микроворсинок. Собственно хоаноцитов у стеклянных губок нет. Отростки, отходящие от хоанобласта, лежащего в стенке жгутиковой камеры, могут поступать в две соседние камеры, а количество воротничковых комплексов значительно превосходит количество ядер хоанобластов. В цитоплазме хоаносинцития часто встречаются фагосомы — вакуоли с захваченными пищевыми частицами.

Трабекулярный синцитий дает отростки, образующие сложную трехмерную сеть вокруг апикальных частей корзинок из микровиллей, окружающих жгутики. Эта сеть называется вторичным или внутренним (по отношению к полости жгутиковой камеры) ретикулюмом, а сеть отростков хоанобластов, несущая воротничковые комплексы, называется базальным ретикулюмом.

Как следует из приведенного выше описания, у стеклянных губок нет мезохиля. Их тело построено из трабекулярного синцития с многочисленными лакунами, в которых циркулирует вода, поступающая через дермальные поры. Археоциты стеклянных губок лишены амебоидной активности и не содержат пищеварительных вакуолей. Миоциты или какие-либо другие сократимые клетки отсутствуют. Имеются клетки с включениями неизвестной функции. Это крупные тезоциты, а также гранулярные и сферулярные клетки.



Рис. 36. Скелет стеклянной губки корзинка Венеры (*Euplectella aspergillum*) (Колтун, 1968)

Синцитиальность строения стеклянных губок позволяет им отвечать на раздражение как единое целое. Поэтому в ответ на прикосновение или электрическое раздражение губка прекращает фильтрацию (прекращается биение жгутов). Губки из подтипа Cellularia на подобные раздражения отвечают лишь очень локальной, местной реакцией, так как основным средством взаимосвязи между отдельными частями губки служат только химические мессенджеры (посредники) среднего и дальнего действия. Вероятно, применение понятия индивидуум для стеклянных губок более ограничено, чем для представителей подтипа Cellularia, а может быть вообще неприменимо.

Скелет стеклянных губок состоит из гидроокиси кремния в скрытно кристаллической форме. Такая минеральная разновидность окиси кремния называется опалом. Это иглы, у которых из одного центра в трех взаимно перпендикулярных плоскостях расходятся шесть лучей. Поэтому-то стеклянные губки называются еще шестилучевыми или трехосными. Лучи спикул в зависимости от их ориентации называются

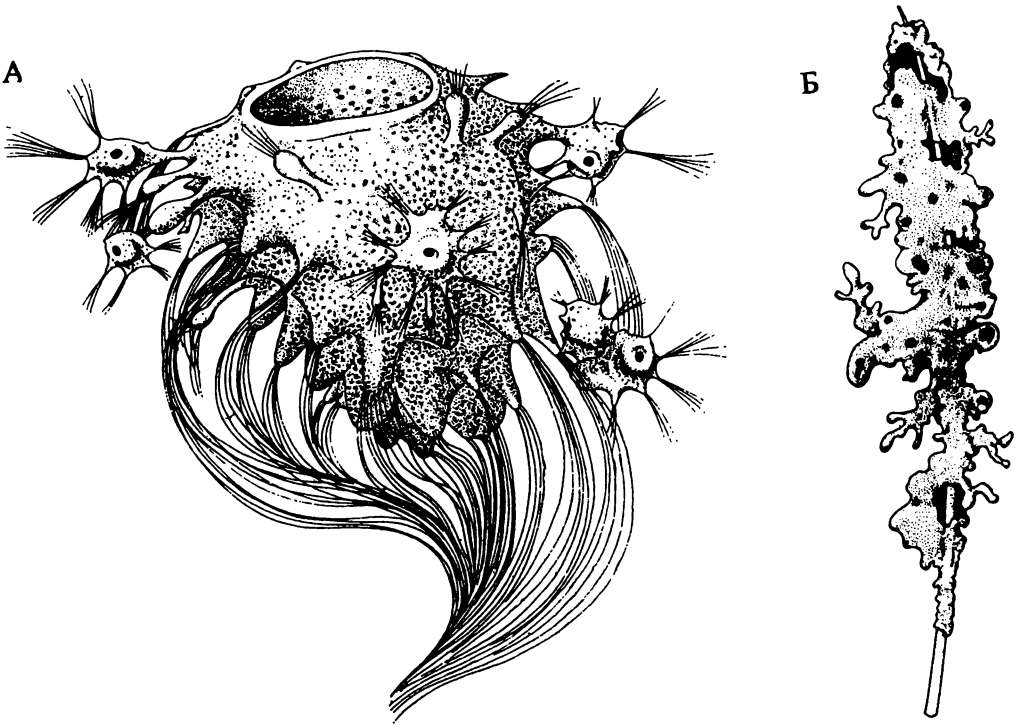


Рис. 37. Стеклянные губки (класс Hexactinellida) (Kilian, 1993):
А — почкование у *Lophocalyx phillippinensis*; Б — *Monoraphis chuni* на опорной стеклянной игле длиной 70 см

по-разному. Один из них, направленный наружу или в сторону поверхности, называется дистальным; противоположный ему — проксимальным, а четыре боковых — тангентальными лучами. Путем различных видоизменений такой иглы получается все разнообразие скелетных элементов у стеклянных губок. Кроме крупных игл имеются так называемые микросклеры — маленькие, иногда очень причудливые спикулы, в принципе также имеющие шестилучевое строение.

Разные сорта игл располагаются в теле стеклянных губок довольно закономерно, у некоторых форм срастаясь и формируя прочный решетчатый остов. Иглы образуют сложные причудливые рисунки. В соотношениях отдельных деталей скелета обнаружены признаки так называемого «золотого сечения», широко используемого в архитектуре и других областях изобразительного искусства. Это придает ажурным скелетам стеклянных губок черты изысканной красоты и изящество (см. рис. 36).

Биология стеклянных губок изучена очень слабо ввиду их глубоководного образа жизни. Известны лишь отдельные случаи находки у них яиц, а также ресничной плавающей личинки; ничего не известно относительно ее метаморфоза во взрослую губку.

Лучше изучено бесполое размножение, которое происходит наружным или внутренним почкованием (рис. 37 А), или путем образования пальцевидных полых выростов в нижней части губки, которые затем открываются на дистальном конце устьевым отверстием.

Все стеклянные губки типично океанические животные. В морях, если они и встречаются, то только там, где имеется достаточно тесная и глубокая связь с океаном.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анакина Р. П. Начальные стадии оплодотворения баренцовоморской губки *Leucosolenia complicata* Montagu (Calcispongia, Leucosoleniida) // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследования. Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1988. С. 8–12.
2. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
3. Друщиц В. В. Палеонтология беспозвоночных. М.: МГУ, 1974. 527 с.
4. Ефремова С. М. Происхождение половых клеток и проблема «зародышевого пути» у губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследования. Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1988. С. 17–22
5. Журавлев А. Ю. Система археоциат // Систематика и филогения беспозвоночных. Критерии выделения высших таксонов. М.: Наука, 1990. С. 28–54.
6. Колтун В. М. Четырехлучевые губки северных и дальневосточных морей СССР (Отряд Tetraxonia) // Определители по фауне СССР. М.; Л.: Наука, 1966. Т. 90. 111 с.
7. Колтун В. М. Стеклянные, или шестилучевые, губки северных и дальневосточных морей СССР (Класс Hyalospongia) // Определители по фауне СССР. М.; Л.: Наука, 1967. Т. 94. 124 с.
8. Колтун В. М. Развитие индивидуальности и становление индивида у губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследования. Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1988. С. 24–34.
9. Колтун В. М. Тип губки (Porifera, или Spongia) // Жизнь животных. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 1. С. 182–223.
10. Короткова Г. П. Своеобразие организации и типов развития губок // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследования. Сб. науч. тр. ЗИН АН СССР. Л., 1988. С. 34–46
11. Малахов В. В. Загадочные группы морских беспозвоночных. Трихоплакс, ортонектиды, дициемиды, губки. М.: МГУ, 1990. 145 с.
12. Несис К. Н. Хищные губки // Природа. 1996. № 1. С 70–71.
13. Серавин Л. Н. Своеобразие организации и эмбрионального развития губок (Spongia) // Вестник СПбГУ, 1992. Сер. 3, вып. 2 (№ 10). С. 13–28.
14. Серавин Л. Н. Современные представления о месте губок в системе эукариот // Вестник СПбГУ, 1997. Биология. Сер. 3, вып. 3. С. 34–41.
15. Слюсарев Г. С. Тип ортонектида (Orthonectida): строение, биология, положение в системе многоклеточных животных // Журн. Общей биологии. 2006. Т. 69. С. 403–427.
16. Шульман С. С. Многоклеточная природа миксоспоридий и роль полимеризации в происхождении многоклеточности // Паразитология. 1968. Т. 2. С. 486–494.
17. Шульман С. С. Проблема происхождения Metazoa // Теорет. вопросы систематики и филогении животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1974. Т. 53. С. 47–82.
18. Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. Класс миксоспоридий (Myxosporea) мировой фауны. Общая часть. СПб.: Наука, 1997. Т. I. 578 с.
19. Шульман С. С., Подлипаев С. А. Положение Cnidosporidia в системе Protozoa // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Тр. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 94. С. 85–120.
20. Bond C. Continuous cell movemenths rearrange anatomical structures in intact sponges // J. Exp. Zool. 1992. Vol. 263, № 3. P. 284–302.
21. Galtsoff P. S. Sponges // U. S. Dept. Int. FaWS. Washington. 1960. Fishery Leaflet. 490. 17 p.
22. Grasshoff M. Die Evolution der Schwamme. II. Bautypen und Vereinfachungen. Natur und Museum. 1992. Bd. 122. Heft 7. S. 237–247.
23. Kilian E. F. Stamm Porifera. 3 // Lehrbuch der Speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 1. Teil. Gustav Fischer Verlag. 1993. S. 251–288.
24. Kobayashi M., Furuya H., Holland P. W. H. Dicyemids are higher animals // Nature. 1999. Vol. 401, № 6755. P. 762.
25. Vacelet J., Cuif J.-P., Gactret P., Massot M., Richer de Forges B., Zibkowius H. Un spongiaire Sphinctozoaire colonial apparentй de Nouvelle-Calédonie // C.-r. Acad. sci. Sér. 3. 1992. Vol. 314, № 9. P. 379–385.

Подцарство Eumetazoa

Настоящим многоклеточным животным, объединяемым в подцарстве Eumetazoa, свойственно наличие рта и, как правило, кишечника (отсутствие кишечника, наблюдаемое у некоторых представителей подцарства, вероятнее всего, явление вторичное), нервной системы и мускулатуры. С появлением кишечника связана и дифференциация настоящих зародышевых листков. Энтодерма представляет собою первичную выстилку кишечника, эктодерма — первичные покровы тела, а мезодерма — клеточные элементы, выселяющиеся из экто- и энтодермы и залегающие между двумя зародышевыми листками. По своему происхождению в филогенезе эктодерма связана с кинобластом, а энто- и мезодерма — с фагоцитобластом.

Сами Eumetazoa, по-видимому, монофилетическая (то есть ведущая происхождение от одного корня) группа, происходящая от каких-то паренхимулообразных предков, по уровню развития и плану организации сравнимых с Prometazoa. Это доказывается эмбриональным развитием низших Eumetazoa, в котором широко представлены паренхимулообразные личинки, весьма близкие по своему строению к паренхимулам губок, и подтверждается тем, что у большинства низших Eumetazoa, у так называемых целентерических животных, рот располагается на заднем конце тела, и перемещение рта на его передний конец происходит как раз в пределах этой группы животных.

Появление рта, мускулатуры и нервной системы в эволюции произошло «одновременно», поскольку было вызвано общей причиной. Это переход на принципиально новые источники пищи, способы ее добычи и потребления.

Примитивные многоклеточные организмы, объединяемые в подцарство Prometazoa, были и есть микрофагами, то есть питались и питаются чрезвычайно мелкими организмами или пищевыми частицами, Их способы питания (фагоцитоз и пиноцитоз) связаны с индивидуальной клеточной активностью: каждая клетка сама добывает себе пропитание. Выше уже говорилось, что по механизму захвата пищи Prometazoa по существу не отличаются от простейших («протозойный» тип питания).

Переход к макрофагии, то есть к питанию относительно крупной добычей и, следовательно, активное хищничество, и был тем стимулом, который привел к возникновению Eumetazoa. Все ныне существующие низшие Eumetazoa — целентерические животные (книдарии, гребневики, турбеллярии — см. ниже) — хищники, питающиеся относительно крупными животными. Кстати, и появиться настоящие многоклеточные животные не могли раньше, чем появились их объекты питания.

Для овладения крупной добычей понадобилось объединение усилий многих клеток, разделение труда между ними, то есть специализация отдельных групп клеток для выполнения каждой из них определенных функций. Так и возникли мощная сократительная система, способная развивать большую силу, и система, позволяющая осуществлять взаимодействие между чувствующими и сократимыми элементами, а также координировать их действие при поиске и поимке добычи, то есть нервная система.

Возникновение мышечной системы именно для овладения добычей, а не для передвижения, подтверждается тем, что низшие Eumetazoa (большинство турбеллярий, гребневики, хищные личинки кораллов) сохраняют примитивную ресничную локомоцию и используют мускулатуру только для поимки добычи.

Вполне закономерно питание крупной добычей сделало необходимым наличие специального отверстия, через которое добыча попадает внутрь тела, то есть рта, и специальной полости для помещения добычи — кишечной полости.

Эволюция дала самые различные варианты планов организации настоящих многоклеточных, среди которых в настоящее время выделяют около 20 типов. Подавляющее большинство исследователей и авторов учебников, в том числе и В. А. Догель (1981), резко подразделяют все типы организации на два раздела: лучистые (Radiata) и двусторонне симметричные (Bilateria), хотя даже самый поверхностный обзор позволяет убедиться в очень большой приблизительности такого деления. Из двух типов, включаемых в раздел Radiata, собственно лучистыми, то есть имеющими радиально-лучистую симметрию тела, можно назвать лишь часть довольно специализированных представителей типа Cnidaria. Остальные имеют или хорошо выраженную, или замаскированную, или рекапитулируемую двустороннюю симметрию. Это позволяет предполагать, что радиально-лучистая симметрия в эволюции настоящих многоклеточных возникла вторично, как специализация к сидячему или относительно пассивному пелагическому образу жизни.

Однако среди всего богатства форм Eumetazoa выделяются группы типов, несущие на себе отпечаток общности происхождения, общности уровня организации, общности избранного направления эволюции или общности исходной адаптивной зоны, где сформировались общие черты их планов организации. Это определило фундаментальное сходство у них основных систем органов и даже самого плана организации.

Первая из таких групп, объединяющая своих членов как общностью происхождения, так и фундаментальным сходством, основывающемся на общности их уровня организации, — надтип Coelenterata. Этот уровень организации можно так и назвать — целентерическим. В него входят три типа: Plathelminthes, Cnidaria и Ctenophora.

Главный признак, объединяющий их, — наличие кишечника целентерического типа, то есть в простейшем случае в виде мешка с одним отверстием, служащим как для введения пищи, так и для выведения переваренных остатков. Главная его особенность в том, что он служит не только органом пищеварения, но и распределительной (гастроваскулярной) системой, закономерно и независимо развивающейся в разных группах при достижении их представителями достаточно крупных размеров (параллелизм, обусловленный общностью морфогенетической базы группы).

Несмотря на переход к макрофагии, целентерические животные сохраняют хотя бы частично внутриклеточное пищеварение.

Во-вторых, у Cnidaria и Ctenophora все представители во взрослом состоянии, а у Plathelminthes — личинки или взрослые у низших форм (бескишечные и многоветвистокишечные турбеллярии) имеют рот, лежащий на заднем конце тела.

В-третьих, для них является общим ресничный тип локомоции, хотя такой тип передвижения сохранился и у некоторых более высоко стоящих животных (например, коловратки).

В четвертых, у подавляющего большинства целентерических животных изменение формы тела, захват добычи и другие действия, связанные с сократительной функцией, осуществляется с помощью эпителиально-мускульных клеток. Правда, в пределах Coelenterata в разных группах с разной интенсивностью наблюдается функциональное и анатомическое разделение покровных и сократительных элементов. Оно происходит независимо друг от друга у разных целентерических животных. Так, среди Cnidaria эпителиально-мускульные клетки имеются у подавляющего большинства представителей, среди Plathelminthes — лишь у самых примитивных форм, а у высоко специализированных пелагических Ctenophora процесс разделения завершен полностью.

С тем, что мускульная система возникла именно для добывания пищи, связано и то, что, в-пятых, у целентерических животных в качестве средств защиты и нападения выработались своеобразные системы в виде оформленных секретов покровного

эпителия. Реализация этой функции (защиты и нападения) происходит на базе далеко зашедшей дифференцировки в пределах одной клетки, тогда как во всех вышестоящих группах это заменяется дифференцировкой целых клеточных комплексов, объединенных в органы. У турбеллярий это относительно просто устроенные рабдиты, секретируемые специализированными клетками; у книдарий эти оформленные секреты представлены стрекательными капсулами, секретируемыми специальными клетками-книдобластами, у гребневиков — также сложно устроенными клейкими элементами клеток-коллобластов.

Наконец, в-шестых, для всех целентерических животных характерно, что недифференцированные (камбиальные) клетки, дающие начало специализированным расходным клеткам с узкой специализацией (стрекательным, слизистым и т. д.), представляют собой так называемый внешний камбий (интерстициальные клетки), так как они мигрируют к месту своей специализации из паренхимы — клеток неопределенной формы, заполняющих полость тела. У Cnidaria это происходит лишь на самых ранних стадиях формирования личинки (планулы), а у плоских червей — в течение всей жизни.

Несмотря на такое большое количество объединяющих целентерий черт организации, они очень различны, так как уже на самых ранних стадиях эволюции группы освоили три основных адаптивных зоны гидросферы. Одна из этих ветвей, Plathelminthes, точнее, их свободноживущие представители из класса Turbellaria, перешли к активно-подвижному хищничеству у дна и на дне, на стыке двух главных адаптивных зон — дна и пелагиали. Этим они положили начало дальнейшей прогрессивной эволюции многоклеточных и наложили отпечаток двусторонней симметрии, присущей им, на организацию двух других типов. Cnidaria сложились под знаком адаптации к образу жизни прикрепленного к субстрату животного. Наконец, Ctenophora возникли в результате адаптации к жизни в пелагиали. Лишь позднее часть из них перешла к донному образу жизни.

В своей позднейшей эволюции каждая из этих трех групп в лице отдельных таксонов разного ранга освоили и другие адаптивные зоны, демонстрируя образцы конвергенции и параллелизмов самого разного уровня (например, ползающие гребневики и турбеллярии).

Несмотря на то что наиболее близкой к исходной (базовой) форме целентерических животных мы считаем плоских червей (вернее, входящих в состав типа Platelminthes представителей класса Turbellaria), мы начинаем описание с типа Cnidaria, так как переход к сидячему образу жизни привел к сохранению именно среди низших Cnidaria некоторых морфоанатомических структур, которые можно считать исходными для всех настоящих многоклеточных.

≡Тип Cnidaria≡

К типу Cnidaria или стрекающих относятся около 10 000 видов животных, обитающих преимущественно в море. Они освоили разные глубинные зоны — от литорали до абиссали. Среди них есть как донные, так и пелагические (то есть живущие в толще воды) животные. По целому ряду признаков их можно отнести к одним из самых примитивных гетероклеточных животных. С другой стороны, они демонстрируют удивительные образцы специализации.

Разнообразные книдарии существуют в виде и (или) полипоидной (сидячей), и (или) медузоидной (плавающей) форм. Это долгое время было и остается причиной незатихающей дискуссии между учеными, по-разному оценивающими роль той или иной формы в онтогенезе и филогенезе Cnidaria, а также по-разному строящих систему типа.

В данном курсе мы принимаем систему, по которой первичным считается полип. Это закономерно следует из предложенной выше концепции, по которой исходной формой целентерических животных следует считать паренхимеллоподобных предков, напоминающих бескишечных турбеллярий и ведших активный образ жизни у дна и на дне. Cnidaria, как группа, сложились как бы под знаком перехода к сидячему образу жизни.

В соответствии с современными представлениями для типа характерна следующая таксономическая структура:

1. Класс Hydrozoa
   Отряды: Athecata
   Milleporina
   Stylasterina
   Chondrophora
   Thecata
   Hydrida
   Limnomedusae
   Trachylida
   Siphonophora
   Actinulida
2. Класс Polypodiozoa (единственный вид Polypodium hydriformis)
3. Класс Scyphozoa
   Отряды: Stauromedusae
   Coronate
   Semaeostomae
   Rhizostomiae
4. Класс Cubomedusae
   Отряд Cubomedusa
5. Класс Anthozoa
   Подкласс Cerianthipatharia
   Отряды: Antipatharia
   Ceriantharia
   Подкласс Alcyonaria
   Отряды: Protoalcyonaria
   Stolonifera
   Telestacea
   Gastraxonea
   Gorgonacea
   Coenothecalia
   Alcyonacea
   Pennatulacea
   Подкласс Zoantharia
   Отряды: Actiniaria
   Zoanthinaria
   Scleractinia
   Coralliomorpharia
   Ptychodactiaria

☐ Класс 1. Hydrozoa

При описании стрекающих за многие годы сложилось множество стереотипов. Многие из них оказали очень важное воздействие на целые поколения ученых. В частности то, что книдарии сохранили множество примитивных черт среди про-

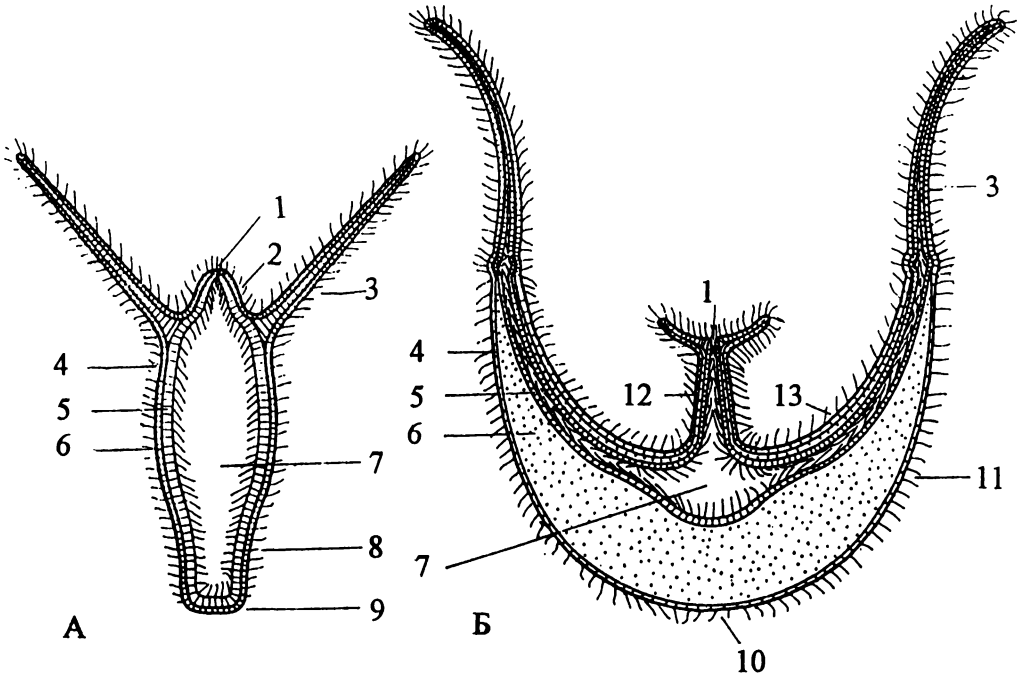


Рис. 38. План строения полипоидной (А) и медузоидной (Б) стадий жизненного цикла Cnidaria (Werner, 1993):
1 — ротовое отверстие; *2* — околоротовой конус (гипостом); *3* щупальца; *4* эктодерма; *5* — энтодерма; *6* — мезоглея; *7* — гастральная полость; *8* — стебель; *9* — подошва; *10* — апикальный полюс; *11* — эксумбрелла; *12* — субумбрелла; *13* — манубриум (ротовой стебелек)

чих настоящих многоклеточных, ассоциируется у нас с пресноводной гидрой. Это животное характеризуется многими примитивными чертами строения, как и другие представители типа. Но, с другой стороны, гидра — достаточно высокоспециализированное для типа Cnidaria животное, у которого анцестральные (доставшиеся от предков) признаки и черты узкой специализации к конкретным условиям среды тесно переплетаются.

Значительно менее специализированы морские гидроидные. Можно полагать, что именно среди них сохранились формы, наиболее близкие к предковым. Поэтому описание морфологии и анатомии будет в основном базироваться именно на этих представителях класса.

К гидрозоям относятся одиночные и колониальные Cnidaria, обычно ведущие сидячий образ жизни и, как правило, имеющие расселительную пелагическую стадию. Сидячая стадия жизненного цикла называется полипом, а расселительная — медузой. Они построены в принципе по единому плану (рис. 38). Многие ученые считают их разными поколениями и называют это явление метагенезом. Мы, вслед за Н. А. Ливановым, считаем медуз именно расселительной стадией, способной к половому размножению.

В пределах класса гидроидных наблюдаются все варианты: от типичного двухфазного жизненного цикла до полного исчезновения одной из стадий — полипоидной (например, у представителей отряда Trachylida) или медузоидной (пресноводная гидра).

1. ПОЛИПОИДНАЯ СТАДИЯ

СТРОЕНИЕ ОТДЕЛЬНОГО ПОЛИПА

Высота одиночного гидроидного полипа (собственно полипа — у колониальных, и высота от ротового отверстия до конца ножки — у одиночных, или солитарных) колеблются в довольно широких пределах: от 0,2–0,6 мм до 10–14 см. Преобладающие размеры полипов не превышают 5 мм. Полип высотой 10 мм считается крупным.

Полип имеет цилиндрическую или яйцевидную форму и разделяется на туловище и ножку (рис. 38 А). Последняя иногда может отсутствовать. При помощи ножки или непосредственно своей базальной частью полип прикрепляется к субстрату или соединяется с телом колонии — ценосарком. Конец тела, противоположный базальному, — оральная часть тела — направлен в толщу воды и несет ротовое отверстие, расположенное на особо дифференцированной задней части тела, называемой ротовым конусом или гипостомом (рис. 38 А, *1*, *2*). Обычно гипостом действительно имеет форму усеченного конуса, нижняя часть которого переходит в тело полипа. Границей между ними служит место прикрепления щупалец, которые на гипостоме всегда отсутствует. У некоторых групп гидроидов гипостом имеет форму булавы и отделен от тела полипа тонукой шейкой. Ротовое отверстие может замыкаться благодаря специальной мускулатуре.

На теле полипа под ротовым конусом располагаются щупальца. Различают постепенно утончающиеся к концу, нитевидные, и утолщенные на конце головчатые (булавовидные) щупальца. Как правило, гидроиды имеют или те, или другие типы щупалец, но у некоторых форм могут быть и те и другие.

Для нитевидных щупалец характерно более или менее равномерное распределение стрекательных капсул, тогда как на булавовидных они собраны в так называемые «батареи» на конце, где щупальца расширяются в головку.

Как расположение, так и число щупалец весьма характерно для каждой группы гидрополипов. Из огромного числа видов известны лишь три формы, полипы которых лишены щупалец (*Protohydra*, *Olindiae*, *Microhydra*). У всех других видов они имеются.

Первичным и наиболее примитивным считается беспорядочное расположение щупалец у гидроидов из родов Clava, Corune и др., где симметрия отсутствует. У Pennaria, например, есть один венчик щупалец, а остальные расположены беспорядочно. Наконец, все щупальца могут быть собраны в три (*Tiarella*), два (*Tubularia*) или один венчик (большинство гидроидов). Именно у последних наблюдается радиально-лучистая симметрия. Она возникает у самых разных животных (от простейших до иглокожих), когда они, перейдя к сидячему образу жизни, в качестве основного источника пищи используют органические частицы, падающие сверху.

Беспорядочное расположение щупалец у примитивных форм книдарий говорит о том, что они имеют другие объекты питания. И действительно, Н. Н. Марфенин описывает, как охотится на свою добычу примитивный полип *Clava multicornis*.

Это очень обычный беломорский гидроид, который можно легко найти в зоне нижней литорали на талломах бурой водоросли *Ascophyllum nodosum*. Они хорошо заметны благодаря ярко-красной окраске. Плотный комочек переплетенных столонов гидроризы (основная часть колонии гидроида) в виде лепешки располагается в пазухах разветвления таллома. Самые крупные гидранты (одиночные полипы вместе с ножкой) в спокойном состоянии достигают размеров 1 см, а их щупальца 5 мм. Взрослый гидрант обычно наклонен к субстрату, а его щупальца развернуты в разные стороны вокруг, в том числе стелятся и по субстрату, образуя что-то вроде ловчей сети. Гидранты одинаково хорошо заякоривают и планктонных, и бентосных животных, по размерам соизмеримых с ними, а то и больших по размерам (макрофагия).

Сеть из щупалец позволяет контролировать значительную окружающую площадь. В то же время даже незначительное течение спутывает щупальца, не давая им возможности оставаться в рабочем положении.

Число щупалец у гидроидных полипов также может быть весьма различным. Больше всего их у гигантского Branchiocerianthus imperator (до 380); наиболее же часто можно видеть 10–30 щупалец, но иногда их число уменьшается до четырех (*Rathkea octopunctata*), двух (*Lar*) или даже одного (*Monobrachium*).

Тело полипа представляет собой трехслойный мешок, отверстие которого — рот. Наружный слой называется эктодермой, внутренний — энтодермой (или гастродермой), а прослойка между ними — мезоглеей. Внутренняя полость этого «мешка» называется гастральной (рис. 38 А). Эктодерма и энтодерма сложены из нескольких типов клеток, а мезоглея имеет неклеточное строение.

Главная масса эктодермы представлена эпителиально-мускульными клетками (рис. 39, 40 А). Их цитоплазматическая часть имеет более или менее цилиндрическую форму, несколько расширенную дистально. Высота клеток зависит от места их локализации. На щупальцах они уплощены, на теле заметно удлинены. Ядра пузыревидные, с одним ядрышком, цитоплазма содержит различные включения. Клетки соединены между собой специальными мостиками — десмосомами, что обусловливает прочность эпителия. Базально каждя клетка несет мускульную фибриллу, непосредственно прилежащую к мезоглее и тянущуюся параллельно продольной оси животного. Большинство эпителиально-мускульных клеток полиплоидны, многие содержат 8–16 наборов ДНК, многие — 8 ДНК, и лишь немногие 2 и 4 набора ДНК.

Характерной составной чертой эктодермы книдарий вообще являются стрекательные клетки (рис. 39, 40 Б—Д). Они содержат ядро без ядрышка, цитоплазму и стрекательную капсулу (нематоциста или книда). Нематоцисты состоят из капсулы и отходящей от нее трубки. Отверстие капсулы, через которое проходит трубка при выстреливании, закрыто крышечкой или трехстворчатым клапаном, или каким-то другим образованием. На внешней поверхности стрекательной капсулы, содержащей книду, имеется выступ — книдоциль, или ресничный конус, или кольцо микроворсинок, которые, как предполагают, служат хемо- или механорецепторами, запускающими механизм выстреливания нематоцист.

В покоящемся состоянии трубка уложена витками внутри капсулы. Стенка ввернутой трубки большинства книд образует три складки, идущие по левой стороне спирали. Это делает трубку более компактной и часто позволяет уместить очень длинную трубку в относительно небольшую капсулу. При выстреливании трубка выворачивается, спиральные складки расправляются, увеличивая ее диаметр и длину.

У большинства книд трубка имеет вооружение в виде шипов. Шипы, как правило, располагаются тремя правыми спиралями. Форма шипов, их размеры, шаг спирали варьируются в широких пределах. Часто трубка делится на два отдела, различающихся характером вооружения. В таком случае проксимальный отдел называется рукояткой. Он обычно оснащен более крупными шипами и часто имеет больший диаметр. Дистальный отдел трубки называется нитью. Длина нити варьируется в очень широких пределах, но, как правило, значительно превосходит длину рукояти.

Общее количество типов стрекательных капсул у Cnidaria достигает 30. Из них у гидроидных полипов встречаются 22 типа. Наиболее разнообразны они у морских гидрозоа. У пресноводной гидры известны лишь три типа. Пенетранты служат гидре главным оружием нападения. Вольвенты меньше по размерам, с более короткой и толстой нитью, обвивают добычу, удерживая ее. Стилеты у вольвент отсутствуют. Наконец, глютинанты имеют лишенную шипиков нить, поверхность которой при выворачивании оказывается липкой и служит, вероятно, для прилипания к добыче.

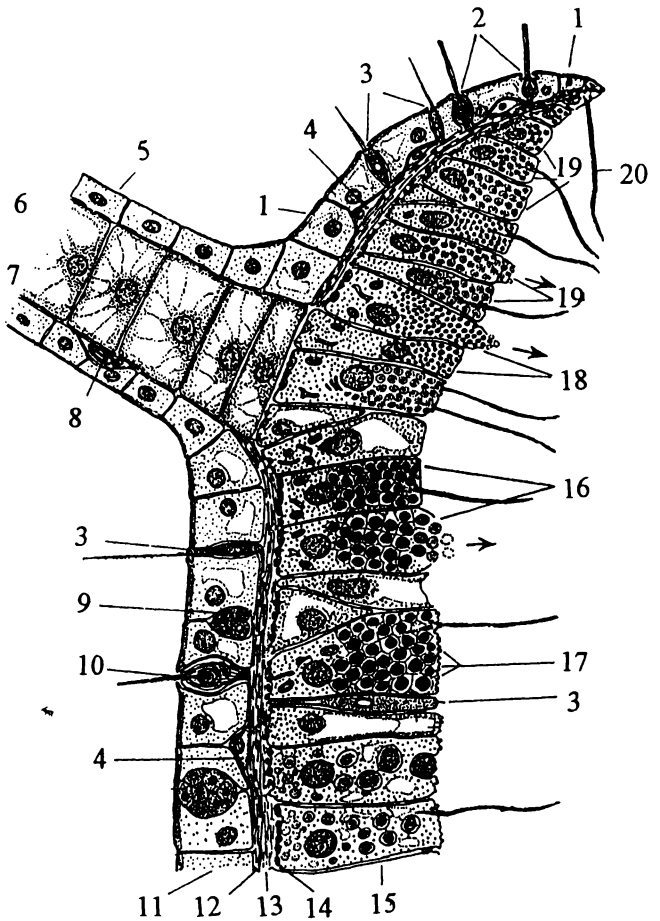


Рис. 39. Клеточные элементы Cnidaria и их распределение в теле полипа (Werner, 1993): *1* — гипостом; *2* — функционирующие стрекательные клетки; *3* — чувствительные клетки; *4* — нервные клетки; *5* — щупальце; *6* — опорные энтодермальные клетки щупалец; *7* — вакуоли опорных клеток; *8* — мигрирующая стрекательная клетка; *9* — интерстициальная клетка; *10* — книдобласты; *11* — эктодерма; *12* — эктодермальные мускульные волокна; *13* — мезоглея; *14* — гастродермальные кольцевые мускульные волокна; *15* — гастродерма; *16* — пищеварительные клетки гастродермы; *17* — микровилли; *18* — железистые клетки; *19* — гипостомальные слизистые клетки; *20* — жгутик

Книды разных типов по-разному распределены на теле гидры. Количество пенетрант возрастает от щупалец к стеблю; глютинанты расположены, в основном, на гипостоме и туловище, а вольвенты — почти исключительно на щупальцах.

Среди эпителиально-мышечных и стрекательных клеток располагаются интерстициальные или i-клетки (рис. 39, *9*). Они значительно мельче эпителиальных, округлые, с крупным ядром. Расположены группами. Различают два типа i-клеток: мелкие и крупные, или же так называемые «стволовые» и расходные.

Наконец, между эпителиально-мышечными и другими клетками разбросаны нервные клетки, соединяющиеся между собой своими отростками (рис. 39, *3*, *4*). В результате этого образуется нервное сплетение — плексус. Среди нервных клеток выделяются сенсорные (чувствительные), выходящие на поверхность эпителия концом, лишенным

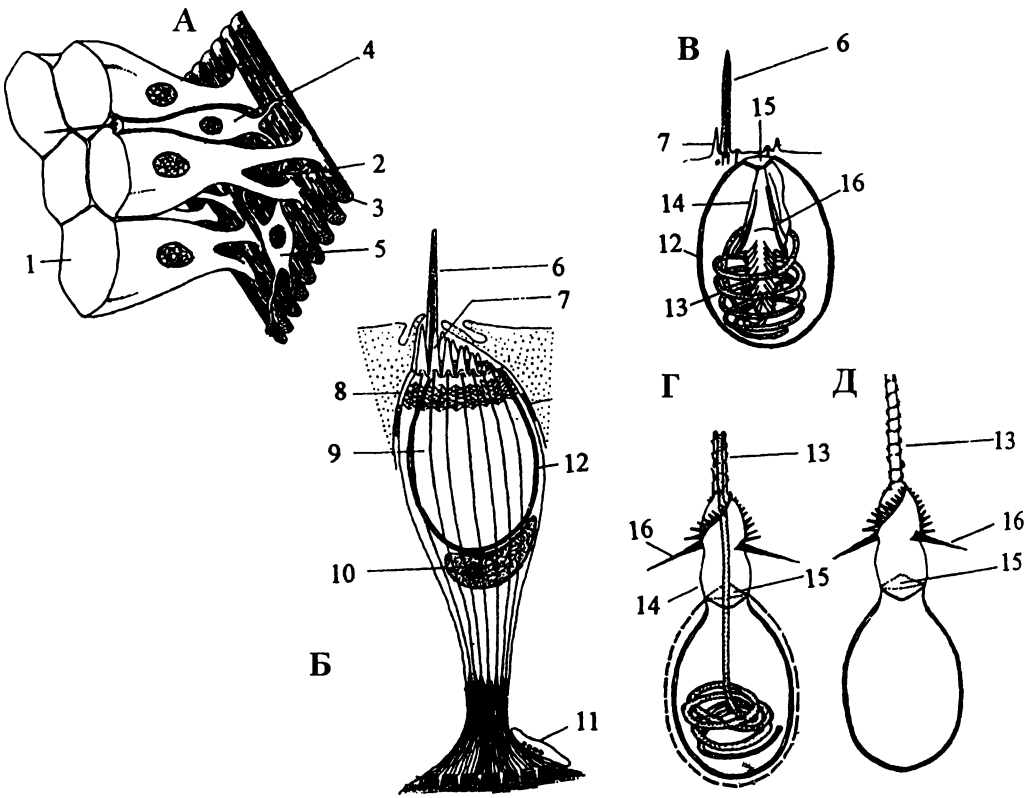


Рис. 40. Строение эктодермы (А) и стрекательных клеток (Б–Д) Cnidaria (Werner, 1993):
Б – стрекательная клетка в состоянии функциональной готовности; В – оптический разрез покоящейся стрекательной капсулы с книдоцилем; Г – капсула в процессе и Д – после выстреливания стрекательной нити;
1 – аникальная (эпителиальная) часть эпителиально-мускульной клетки; *2* – продольные мышечные волокна; *3* – мускульные фибриллы; *4* – чувствительная нервная клетка; *5* – ганглиозная нервная клетка; *6* – книдоциль; *7* – чувствительные выросты аникального конца клетки; *8* – опорная лента из поперечных филаментов; *9* – продольные опорные фибриллы; *10* – клеточное ядро; *11* – отросток нервной клетки; *12* – двойная стенка стрекательной капсулы; *13* – стрекательная нить; *14* – «рукоятка» стрекательной нити; *15* – крышечка (оперкулюм) капсулы

отростков. Другие клетки – ассоциативные и двигательные – расположены субэпителиально на уровне мышечных отростков. Густота сети заметно возрастает у базального и ротового отделов тела полипа, что вполне объяснимо поступлениями именно в этих местах наибольшего количества раздражителей (рис. 41). Интересной особенностью нервной системы гидрозоев (и книдарий вообще) является то, что нервные клетки соединены лишь между собой, а окончаний, иннервирующих сократительную систему, нет. Напротив, мышечные клетки посылают свои отростки к нервным.

Гастродерма, в основном, подобна эпидермису. Она содержит все четыре основных типа клеток, перечисленные выше. Есть и отличия. Так, мускульные фибриллы эпителиально-мышечных клеток гастродермы ориентированы поперек продольной оси полипа, образуя фибриллярно-мускульное кольцо, во всей своей совокупности – кольцевую мускулатуру полипа. В результате мускульные фибриллы эпи-

дермиса и гастродермы действуют как антагонисты: при сокращении эпидермальных фибрилл расслабляются гастродермальные, и тело полипа укорачивается и утолщается. Для того чтобы тело опять удлинилось, вернувшись к исходной форме, необходимо сокращение гастродермальных фибрилл. Оно приводит к расслаблению эпидермальных фибрилл и т. д.

Значительно больше здесь разнообразие клеток. Основную массу составляют пищеварительные клетки (рис. 39, *16–19*). На апикальной поверхности они несут 5–10 жгутов (у Obelia) и неправильной формы микроворсинки. Именно эти клетки имеют и миофибриллу.

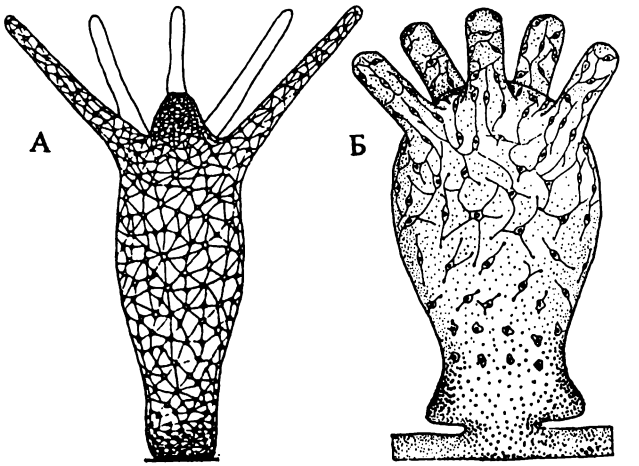


Рис. 41. Строение нервной системы Cnidaria (Werner, 1993): А — диффузная нервная система полипа; Б — развитие нервной системы у почкующейся гидры (видны интерстициальные клетки, превращающиеся в нервные)

Их жизненный цикл непродолжителен, исчисляется всего несколькими сутками. Выделяемый ими секрет принимает участие в усвоении пищи. У гидрозоев главный тип пищеварения — внутриклеточный. Поглощение пищевых веществ осуществляется путем эндоцитоза (фаго- и пиноцитоза).

Мезоглея или опорная пластинка у гидроидных полипов также содержит клеточные элементы, но очень немногочисленные. Это амебоциты. Они содержат в цитоплазме крупные вакуоли с запасами питательных веществ и служат для их транспортировки.

Наконец, в теле гидрозоев содержатся гоноциты — половые клетки.

I-клетки играют особую роль в функционировании организма Cnidaria. Их совокупность представляет собой самообновляющуюся систему, часть клеток которой поддерживает линию собственно i-клеток (так называемые стволовые клетки), а другая постоянно восполняет убыль специализированных клеточных элементов с ограниченным по времени жизненным циклом — нервных, половых, секреторных (зимогенных и т. п.) и нематоцист. Половые клетки образуются только из крупных i-клеток.

В результате все клетки полипа можно как бы подразделить на несколько клеточных популяций: экто- и гастродермальные клеток и не связанную с ними происхождением популяцию интерстициальных клеток и их производных.

Оказывается, у гидры, например, в популяции стволовых i-клеток в период роста 60 % i-клеток остаются стволовыми, а 40 % — дифференцируются. Если учесть, что у гидры ежесуточно формируется около 500 нервных клеток и 1800 гнезд нематоцист, то на этот процесс понадобится 3600 стволовых i-клеток, или 4 % от общего числа клеток гидры (в среднем у *Obelia loveni* около 90 000 клеток).

Довольно ограничен срок жизни и у эпителиально-мышечных клеток. Гибель стареющих клеток локализована в определенных зонах — на концах щупалец и на подошве (у гидры). Их пополнение происходит за счет размножения клеток эпидермы и гастродермы. Митозы происходят вдоль всей длины тела, но наибольшее их количество — непосредственно под гипостомом, и наименьшее — у подошвы.

Поддерживается как бы постоянный «ток» клеток от орального к аборальному полюсу и к концам щупалец.

Весь клеточный состав гидры обменивается за 3,5 суток. Число стволовых клеток при этом должно оставаться постоянным и превышать число ушедших в дифференцировку.

Как показали исследования *Obelia lovenii*, клеточный состав гидрозоев претерпевает и сезонные изменения. Весной в колонии обелий отсутствуют половые клетки, но идет интенсивная дифференцировка книдобластов. Позднее число книдогенных клеток уменьшается, начинает возрастать число больших i-клеток, из которых образуются половые клетки. В гастродерме возрастает количество зимогенных клеток, в эпидермисе — морулярных («задубливающих» оболочку колонии — перисарк).

Осенью, после завершения периода размножения, начинают рассасываться отдельные полипы — гидранты, а затем и вертикальные побеги колонии. Дегенерирующие клетки поступают в гастральную полость и утилизируются гастродермой в качестве вторичной пищи. Исключение составляют большие i-клетки и зимогенные клетки гидрантов, которые мигрируют в зимующую часть колонии.

В зимующей части колонии клеточный состав однообразен и очень характерен. Эпидермис утончается до слоя плоских клеток, нематоцит нет. Лишь число больших i-клеток остается прежним. Это резерв тех клеток-родоначальниц, которые весной обусловят восстановление нормального клеточного состава колонии. Зато гастродерма утолщена почти втрое: ее клетки заполнены гранулами питательных веществ.

Напрашивается некоторая аналогия с губками, у которых также наблюдается своеобразная клеточная «текучесть» организма. Правда, бросается в глаза относительно более высокая степень интеграции у книдарий. У губок хотя и имеются два клеточных ансамбля, один из которых выполняет функцию покровов, а второй — питания, но они полностью взаимозаменимы и клетки всех типов могут выполнять функцию добывания пищи. И здесь уже есть, с одной стороны, очень специализированные к одной узкой функции клетки (пороциты, склеробласты), с другой — напоминающие интерстициальные клетки археоциты, которые способны превращаться во все типы клеток.

У взрослых особей книдарий имеются три самостоятельных клеточных популяции: эпидермальных, гастродермальных и интерстициальных клеток. Первые две — это уже сложившиеся тканевые пласты с собственным внутренним камбием, а третья целиком носит камбиальный характер, производя все типы специализированных клеток. Они несколько напоминают археоциты губок.

Это сходство подкрепляется тем, что в экстремальных ситуациях (при регенерации поврежденного полипа) клетки эпидермиса могут преобразовываться в гастродерму (это наблюдалось у гидроида *Clava multicornis*).

СТРОЕНИЕ КОЛОНИИ

Среди гидроидных полипов имеются как одиночные, так и колониальные формы. Колониальность возникает как следствие недоведенного до конца бесполого размножения, что хорошо иллюстрируется примером пресноводной гидры, которая при обильном питании образует на стволе почки, приобретающие затем щупальца и ротовое отверстие, а затем целиком отделяющиеся от материнской особи.

Подавляющее большинство гидроидных полипов образуют настоящие постоянные колонии (рис. 42). Они состоят из собственно полипов и объединяющих всех полипов в единый колониальный организм ценосарка — общего тела колонии. Основание колонии, образованное из ползучего, ветвящегося столона, называется гидроризой. При помощи гидроризы осуществляется прикрепление колонии к суб-

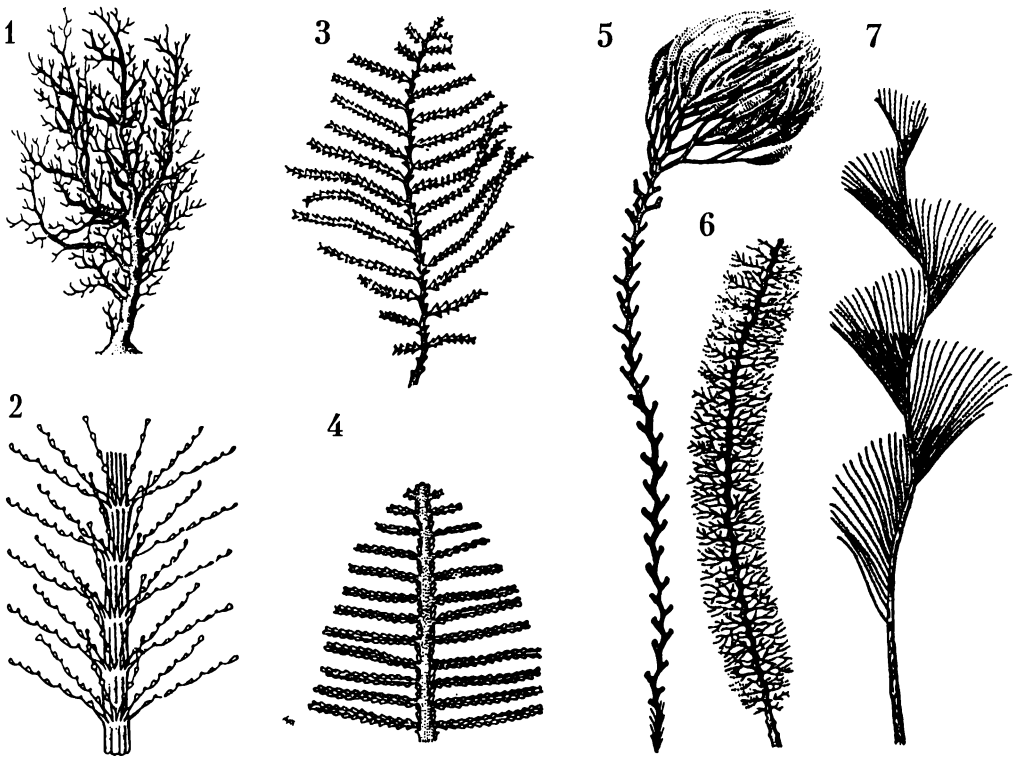


Рис. 42. Типы колоний у гидроидных полипов (Hydrozoa) (Наумов, 1960):
1 – беспорядочное ветвление *Eudendrion*; *2* — мутовчатое ветвление *Nemertesia*; *3* — чередующееся положение ветвей у *Abielinaria abielina*; *4* — супротивное положение ветвей у *Thuiaria articulata*; *5* — древовидная колония *Sertularia robusta*; *6* — туеобразная колония *Thuiaria thuja*; *7* — спиральное расположение ветвей у *Streptocaulus*

страту. Она же служит местом выпочковывания отдельных полипов или целых стволов колонии. Формы гидроризы очень разнообразны: нитевидные, пластинчатые, корневидные и т. п.

Поднимающиеся от гидроризы столоны называются стволами. Их форма, степень разветвления и формы ветвления очень разнообразны и причудливы. На ветвях в той или иной последовательности располагаются отдельные полипы — гидранты. Они могут сидеть на собственной ножке или прямо на ветке колонии.

Совокупность всех частей колонии (в том числе и скелета), за исключением гидрантов и их ножек, иногда называют гидрофитоном.

Полипы объединены с ценосарком общей гастральной полостью, которая выполняет функцию не только переваривания пищи, но и ее распределения. Она называется гастроваскулярной системой.

Ценосарк приобретает значительно более важную роль, нежели просто объединение всех полипов. В конечном случае в колониях гидрозоев ведущую роль играет именно ценосарк, а отдельный полип оказывается лишь ее органом. Пример — та же *Obelia loveni*, у которой отдельные гидранты появляются и исчезают, а именно гидрориза, то есть ценосарк, накапливает запасные питательные вещества, позволяющие животному перезимовать и на следующий год отпочковывать новые полипы и т. п. Постоянен ценосарк, а полип — лишь орган, появляющийся и исчезающий

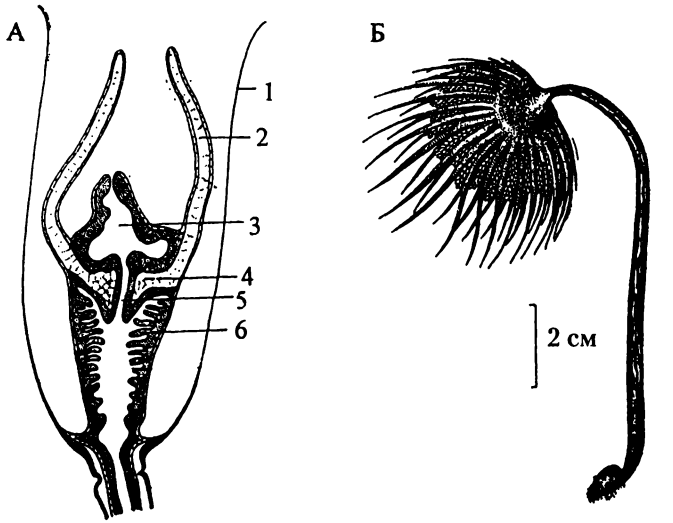


Рис. 43. Гастроваскулярная система у одиночных гидроидных полипов (Наумов, 1960):
А – продольный разрез через полип *Bonneviella enterivillosa*; Б – солитарный гидрополип *Corymorpha groenlandica*: *1* – гидротека; *2* – щупальце; *3* – «ротовая» полость; *4* – энтодермальное опорное кольцо щупалец; *5* – «глотка»; *6* – ворсинчатый эпителий гастрального отдела

по мере необходимости. В этом случае колония в целом переходит на другой уровень индивидуальности, превращаясь в особь третьего конструктивного ранга (по К. В. Беклемишеву): первый – моноэнергидный (Protozoa), второй – Eumetazoa, третий – то, что описано выше. Такие колониальные индивидуумы (не надо путать с колонией индивидуумов) называются кормусы.

Колонии, в зависимости от состава и функций, выполняемых ее членами, могут быть моно-, ди- и полиморфными. Мономорфная колония – это и есть колония индивидуумов, то есть колонии, каждый член которой равноправен со всеми остальными. При более строгом рассмотрении такие колонии найти очень трудно. Даже в колонии птиц (так называемые «птичьи базары»), которые представляют собой действительно колонии индивидуумов, объединенных только топически, то есть местом гнездования, волей-неволей образуется «разделение труда»: особи, которые самим местом своего гнездования – на краю колонии – обречены на несение сторожевых функций.

У колониальных гидрозоев, даже самых примитивно устроенных, колонии, как минимум, диморфны, то есть состоят из двух типов особей, несущих разную функцию: добывающих пищу полипов и медуз, еще не оторвавшихся от колонии или потерявших способность к этому и видоизмененных в медузоиды, гонофоры и т. п. (см. ниже).

В качестве примера полиморфной колонии можно привести гидроидный полип, который считается солитарным (одиночным полипом) – *Corymorpha groenlandica* (рис. 43 Б). Это крупные, окрашенные в темно-красный цвет полипы высотой до 10–12 см. Они имеют почти цилиндрическую ножку, несколько суженную в верхней части, основание несет тонкие ризоиды; перисарк в виде нежной трубки. Щупальца расположены в два ряда. Нижний, базальный венчик состоит из 25–37 щупалец, достигающих у крупных экземпляров 4 см в длину. Верхние, оральные щупальца очень многочисленны, длиной до 9 мм и расположены в несколько венчиков. Над базальными щупальцами прикрепляются от 9 до 32 неразветвленных длинных полых выростов – гонодендронов, несущих многочисленные гонофоры – медузоидные почки.

Они не превращаются в медуз, в их полости развиваются яйца, сразу превращающиеся в молодого полипа.

Гигантизм *C. groenlandica* сопровождается анатомическими особенностями. Полость гидранта подразделена так называемой гастродермальной диафрагмой на оральную и аборальную камеры, которые, как и дистальная часть стебелька, заполнены скоплениями вакуолизированных клеток — паренхимой. От первоначальной полости гидранта остается серия периферических каналов. Они, сливаясь в верхней, проксимальной части стебелька, образуют обширную полость. Паренхима выполняет здесь опорную функцию, становясь гидростатическим скелетом, а продольные каналы служат гастроваскулярной системой с очень большой внутренней поверхностью — значительно большей, чем если бы это был единый гастроцель. *C. groenlandica* — прекрасный пример того, как гастроцель превращается в гастроваскулярную систему. Это происходит всегда, когда наблюдается увеличение размеров тела целентерического животного (например, *Bonneviella enterivillosa* — рис. 43 А).

C. groenlandica обитает в наших арктических морях на глубинах 5–1375 м, а также в Норвежском море и у Гренландии. В начале полярного лета в базальной части полипа образуются многочисленные почки (папиллы) и так называемые фрустулы, каждая из которых дает начало новому гидранту. Наблюдаются случаи, когда образуется временная колония, состоящая из десятков гидрантов, не теряющих связь с материнским организмом, который единственный выполняет пищевую функцию. Бесполое размножение идет параллельно с половым, так как одновременно в гонодендронах идет гаметогенез.

Гидранты образуются не только из фрустул (развивающихся из папилл), но и из прикрепительных филаментов — ризоидов, которые не что иное, как видоизмененные полипы. Это иллюстрация того, что «одиночный» полип *Corymorpha* на самом деле — полиморфная колония, в которой различаются специализированные особи нескольких типов: единственный питающийся мощный гидрант, папиллы — рудиментарные гидранты, выполняющие роль фрустул, предназначенных для бесполого размножения; ризоиды (филаменты) — рудиментарные гидранты, выполняющие прикрепительную функцию и побочную — роль фрустул, и, наконец, медузоидные половые особи, расположенные на гидрантах.

Форма, а часто и размеры колонии, определяются ее скелетом. Строение скелетных образований чрезвычайно постоянно для каждого вида. Скелет гидрополипа, обычно называемый перисарком, выделяется эктодермой и поэтому всегда является наружным. Он представляет собой упругое, довольно прочное вещество хитиноидного характера. Цвет перисарка зависит от его толщины. Он прозрачен в более тонких местах, а более толстые участки обычно окрашены в желтый и темно-коричневый или даже почти черные цвета.

Непрозрачный скелет имеют так называемые гидрокораллы (представители отрядов Milleporina и Styllasterina), скелет которых пропитан известью и обычно окрашен в беловатые, светло-желтые, палевые, розоватые, оранжевые или фиолетовые тона.

Перисарк может покрывать только гидроризу (как у *Obelia*), ствол и ветви колонии, оставляя полипов без защиты (отряд Athecata), либо же он продолжается также и на полипов, которые вследствие своей сократимости целиком или частично могут втягиваться под его защиту (отряд Thecata). Скелетное образование, окружающее собственно полипа, носит название гидротеки, а гидрозои, обладающие ею, называются текоморфными.

Перисарк у текоморфных гидрозоев — не просто броня для ценосарка. Он предназначен для выполнение целого ряда функций. Так, у литорального гидроидного полипа *Dynamene pumila* гидротека закрыта крышечкой из двух тонких створок, изогнутых у основания, подобно пружине. Они раскрываются под давлением рас-

прямляющегося гидранта и закрываются, когда он втягивается в гидротеку. Ножки, на которых попарно сидят гидранты, — гидрокаулюсы — имеют колечки, состоящее главным образом из гибких белковых пластинок. Колечки позволяют гидрокаулюсу изгибаться без риска сломаться. У основания гидрокаулюса имеется сочленение, позволяющее его верхней части поворачиваться на 180°. Вследствие этого гидранты всегда повернуты вниз по течению и могут захватывать пищу из возникающих вокруг них водоворотов.

2. МЕДУЗОИДНАЯ СТАДИЯ

Плавающая стадия жизненного цикла книдарий называется медузой. Гидроидные медузы имеют диаметр колокола от 0,6–0,8 мм до максимум 5 см (океаническая гидромедуза *Aglantha*). Они чаще всего построены радиально симметрично — даже у тех гидроидных, у которых полипы лишены такой симметричности. Наиболее обычна четырехлучевая симметрия, но встречается и более высокая (иногда свыше 100). Нечетный порядок симметрии очень редок. Иногда в результате редукции щупалец с одной стороны зонтика возникает билатеральная симметрия.

Тело медузы сохраняет принципиальные черты организации книдарий и вполне сравнима с полипом (см. рис. 38 Б). Особенности ее строения обусловлены обитанием преимущественно в толще воды. Поэтому медуза имеет форму зонтика или колокола, выпуклая сторона которого носит название эксумбреллы, а вогнутая — субумбреллы (рис. 44). Центр эксумбреллярной стороны называется верхушкой, или вершиной. Зонтик может иметь очень разнообразную форму. Существуют все переходы от плоского через полушаровидный до высокого колокольчатого или даже конического. У некоторых видов зонтик поделен на две части поперечной перегородкой.

По внутреннему краю зонтика, вдоль всей его длины, проходит двойная складка эктодермы, имеющая форму кольца и называемая парусом (рис. 45 А). Парус (велум) играет важную роль при движении медузы, но развит не всегда достаточно хорошо и у отдельных видов, зонтик у которых уплощен, имеет рудиментарный характер (*Obelia*). Напротив, у некоторых видов он развит настолько, что при сокращении образует довольно сильную струю воды.

Пространство, ограниченное субумбреллой и парусом, называется субумбреллярной полостью. В центре субумбреллы находится рот, обычно на конце ротового хоботка или манубриума. В таких случаях манубриум, как и вся субумбрелла, видимо, гомологичен гипостому полипа. У некоторых видов субумбрелла несет в центре более или менее длинный вырост — желудочный стебелек, который служит для прикрепления манубриума. Края рта могут образовывать складчатые выросты, называемые ротовыми лопастями или губами. У некоторых гидромедуз края рта преобразуются в особые разветвленные щупальца.

Рот ведет в желудок, занимающий всю полость ротового хоботка. От желудка отходят радиальные каналы, которые на краю зонтика впадают в кольцевой канал; последний иногда может редуцироваться. Обычно бывает четыре радиальные канала, но иногда их имеется значительно больше.

Для некоторых видов гидромедуз описан еще апикальный вырост (или пуповина) — небольшой узкий канал, начинающийся от середины дна желудка и идущий сквозь толщу мезоглеи по направлению вершины зонтика. Иногда он, даже после отрыва от колонии, не исчезает, пронизывая в виде канала зонтик насквозь, открываясь на эксумбреллярной стороне.

Так же, как и у колониальных или солитарных полипов вроде *Corymorpha groenlandica*, совокупность желудка и всех каналов медузы представляет собою гастроваскулярную систему. Кроме довольно редко встречающихся околоротовых щупалец, все гидромедузы имеют щупальца по краю зонтика. Здесь же располагаются

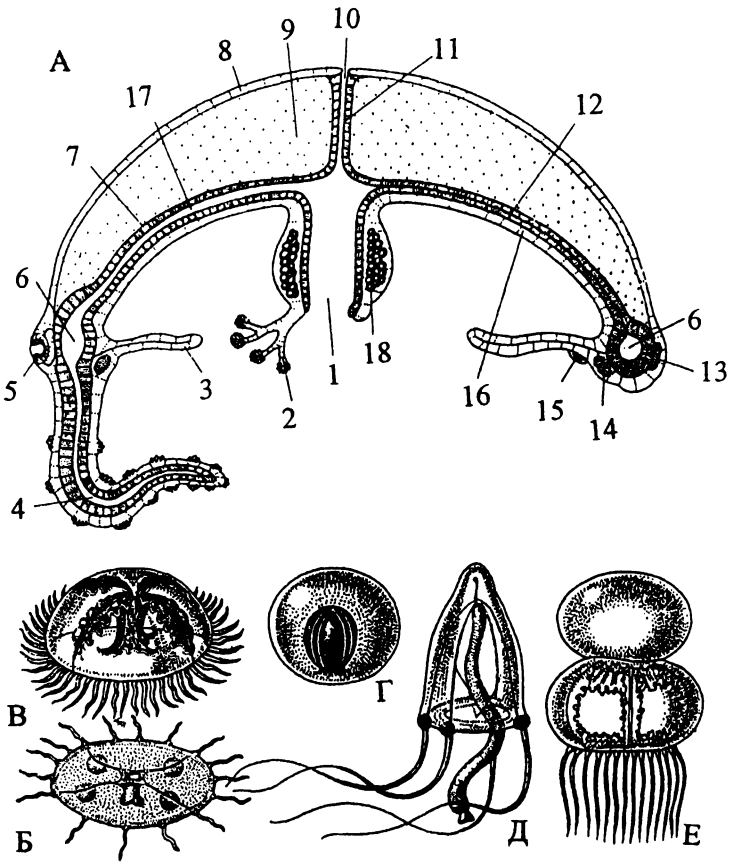


Рис. 44. Схема поперечного разреза через гидромедузу (А) и различные формы зонтика гидромедуз (Б—Е) (Наумов, 1960):
Б — *Obelia*; В — *Gonionemus*; Г — *Meator*; Д — *Coryne*; Е — *Perigonimus*;
1 — ротовое отверстие; *2* — ротовые щупальца; *3* — парус; *4* — полость краевого щупальца; *5* — глазок; *6* — кольцевой канал; *7* — энтодерма; *8* — эктодерма эксумбреллы; *9* — мезоглея; *10* — терминальная пора; *11* — апикальный вырост гастроваскулярной системы; *12* — катамальная пластинка; *13* — чувствительное нервное кольцо; *14* — двигательное нервное кольцо; *15* — статоцист; *16* — эктодерма субумбреллы; *17* — полость субумбреллы; *18* — гонады

различные органы чувств, которые вместе с щупальцами образуют так называемый комплекс краевых органов, число, форма и особенности расположение компонентов которого имеют важное таксономическое значение. Как правило, щупальца полые, так как в них заходят отроги кольцевого канала гастроваскулярной системы. Щупальца богаты стрекательными клетками и несут преимущественно ловчую и защитную функции. Число ловчих щупалец у разных видов может колебаться от одного до нескольких сотен. У медузы *Gonionemus vertens* (подробнее об этом виде см. ниже) на каждом щупальце в его средней части имеется присоска.

У всех медуз, в отличие от полипов, имеются половые органы. Книдарии, как и другие целентерии, первые многоклеточные животные, у которых половые клетки организованы в компактные образования. Их называют гонадами. У гидромедуз половые клетки располагаются либо на ротовом хоботке, окружая его наподобие муфты (рис. 44 А, *18*), или тянутся в виде нескольких валиков по его сторонам, либо сидят на

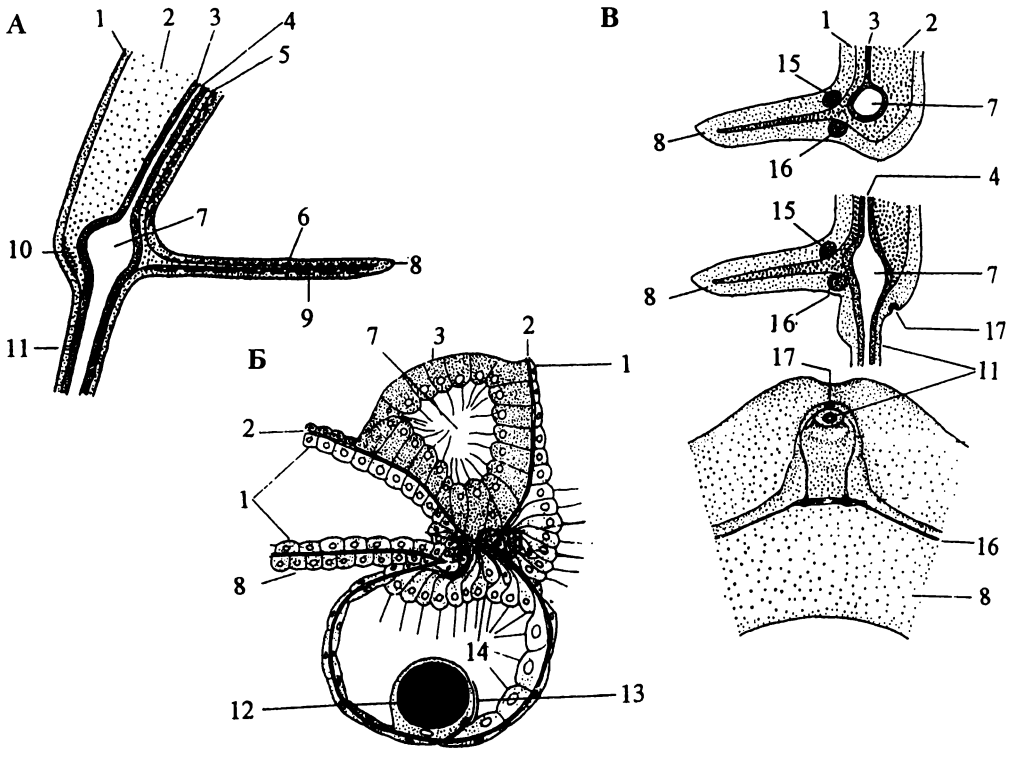


Рис. 45. Строение отдельных частей тела гидромедузы (Werner, 1993, с изменениями):
А — мускулатура зонтика; Б — закрытый статоцист; В — нервная система;
1 — эктодерма; *2* — мезоглея; *3* — гастродерма; *4* — радиальный канал гастроваскулярной системы; *5* — поперечная кольцевая мускулатура субумбреллы; *6* — поперечная кольцевая мускулатура паруса (велума); *7* — кольцевой канал гастроваскулярной системы; *8* — парус; *9* — радиальная мускулатура велума; *10* — кольцевой мускул зонтика; *11* — щупальце; *12* — статоцист; *13* — чувствительные волоски чувствующих клеток; *14* — чувствительный эпителий; *15* — субумбреллярное нервное кольцо; *16* — энтодермальное нервное кольцо; *17* — глазок; *18* — щупальцевый ганглий

субумбрелле, непосредственно под радиальными каналами гастроваскулярной системы. У дальневосточного ядовитого крестовика (*Gonionemus vertens*) гонады имеют желтый или коричневый цвет и резко выделяются на фоне светлого зонтика. Одна стенка гонады — это гастродерма радиального канала гастроваскулярной системы, но сами половые клетки располагаются между отростками эпителиально-мышечных клеток другой, эктодермальной стенки гонады.

В воду половые клетки выходят через разрыв эктодермы.

Ранее считалось, что гидромедузы — раздельнополые животные. Однако исследования крестовика показали, что у этого вида наряду с самцами и самками встречаются особи, у которых в гонаде чередовались женские и мужские половые клетки. Такое явление обнаружено у 20 % исследованных особей.

Некоторые медузы способны, кроме полового, и к вегетативному размножению почкованием. Как правило, медузы могут выпочковывать на себе только медуз, но известен случай, когда в лаборатории у молодых медуз *Turritopsis nutricola*, осевших на дно аквариума, сформировались столоны, из которых выросли новые полипы.

Все тело медузы покрыто снаружи эктодермальным эпителием, который состоит из тех же клеточных элементов, что и у полипов, но его клетки чаще имеют кубическую

или плоскую форму. Эпителиально-мышечные клетки на эксумбреле имеются в гораздо меньшем количестве, чем по краю зонтика. Особенно многочисленны они на парусе.

Стрекательные клетки концентрируются, как правило, на краевых и ротовых щупальцах.

Нервная система гидромедуз развита значительно сильнее, чем у полипов (рис. 45 В). Это связано со свободно подвижным образом жизни. Имеется довольно мощное субэпителиальное нервное сплетение, состоящее из мультиполярных и биполярных нервных клеток, рассеянных главным образом на субумбрелле и на щупальцах. По краю зонтика это сплетение сильно сгущается и образует здесь два кольца, из которых одно несет чувствительную функцию и расположено вблизи комплекса краевых органов на эксумбреллярной стороне, тогда как другое, выполняющее моторные функции, располагается на субумбреллярной стороне, вблизи паруса, несущего основную часть эпителиально-мышечных клеток.

У медуз Trachylida, у которых отсутствует полипоидная стадия жизненного цикла, некоторые щупальца видоизменяются и принимают на себя функцию гидростатического органа. Они состоят из двух частей — статической подушечки, снабженной длинными чувствительными волосками, и отходящей от ее центра статической колбочки или булавы, сидящей на тонком стебельке. Колбочка состоит из энтодермального клеточного тяжа, покрытого эктодермой. Наиболее дистально расположенные клетки энтодермы булавы содержат от одной до трех минеральных конкреций.

У прочих гидромедуз статические органы (статоцисты) лежат не на краю зонтика, а на нижней стороне паруса. Они имеют вид замкнутого пузырька, на дне которого лежат несколько рядов клеток, содержащих известковые конкреции (рис. 45 Б). К статолитным клеткам подходят чувствительные волокна клеток, расположенных параллельно к ним. У велярных статических органов статолиты развиваются в эктодермальных клетках, что говорит о независимом происхождении обоих типов статических аппаратов в этих ветвях эволюции гидрозоев.

Статоцисты имеются не у всех медуз, но там, где они есть, их число никогда не бывает меньше четырех. Предполагают, что они служат не органами равновесия, а регуляторами нормального функционирования двигательного аппарата.

У некоторых гидромедуз имеются светочувствительные органы в виде глазков, которые всегда расположены на основании щупалец. Глазки состоят из двух рядов эктодермальных клеток — пигментных и чувствительных, или ретинальных, чередующихся между собой в своем расположении.

Энтодерма гидромедуз, как и у полипов, выстилает всю их гастральную полость до краев ротового отверстия, а в пространстве между каналами образует так называемую катамальную пластинку. Миофибриллы в эпителиальных клетках гастродермы отсутствуют.

Мезоглея гидромедуз обычно хорошо развита, во всяком случае, значительно лучше, чем у полипов, и обладает большой прозрачностью. Плотность ее варьируется. Так, у *Meator rubatra* мезоглея плотная, хрящевидная, а у *Perigonimus multicirratus* студенистая и довольно жидкая. Обычно она, однако, выполняет функцию антагониста мускульным усилиям, так как, несмотря на ее неклеточное строение, она содержит белковые волокна, придающие ей упругость.

3. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ГИДРОИДНЫХ

Для гидрозоев характерно довольно большое разнообразие типов жизненных циклов (до 10). Это связано с наличием у многих из них в жизненном цикле медузы и всех переходов к ее утрате.

На примерно 2000 видов гидроидных полипов известно лишь 600 видов гидромедуз. У остальных видов наблюдается та или иная форма редукции медузы, ее превращения в гонаду полипа. Этот процесс происходил неоднократно в разных эволю-

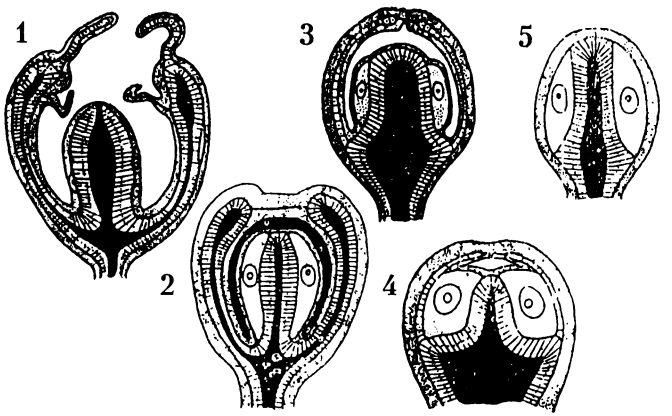


Рис. 46. Схема редукции медузоидной стадии жизненного цикла у Hydrozoa (Наумов, 1960):
1 — медуза; *2* — типичный медузоид; *3* — криптомедузоид; *4* — гонофор; *5* — споросак

ционных линиях Cnidaria, исходно имеющих медузоидную стадию (рис. 46).

Чтобы показать место медузы в жизненном цикле гидрозоев, надо сначала описать образование у них органов полового размножения.

Первичные половые клетки — гонии — образуются из больших (стволовых) интерстициальных клеток, лежащих в эктодерме. Оттуда они мигрируют в гастродерму, где обнаруживаются благодаря так называемому маркеру — перинуклеарному тельцу, которое называется «nuage» (облако по-французски). После некоторого времени пребывания в гастродерме гонии мигрируют обратно. В простейшем случае — у гидрокораллов Milleporina и Styllasterina — прямо в полип. У него начинает разрастаться мезоглея и он превращается в медузу. Одновременно формируются гонады. Когда они оформляются, медуза отрывается и уплывает.

Более обычно, когда на теле какого-либо гидранта или, что очень редко, непосредственно на ценосарке, возникает медузоидная почка — небольшой бугорок, состоящий из экто- и энтодермы и заключающий внутри себя отрог гастральной полости. На этой стадии развития будущая медуза внешне ничем не отличается от развивающегося полипа. Вскоре эктодерма на вершине почки утолщается, образуя так называемый медузоидный узелок или ядро медузы. По завершении формирования медузы она отрывается от колонии и уплывает (рис. 46, *1*, рис. 47).

Нередко медуза остается на колонии, часть ее органов останавливается в развитии. В первую очередь подвергаются редукции щупальца, органы чувств и ротовое отверстие. Такие сидячие формы называются медузоидами (рис. 46, *2*). Гастроваскулярная система медузоида еще вполне развита. Криптомедузоид (рис. 46, *3*) отличается от типичного медузоида отсутствием полости радиальных каналов при сохранении их энтодермальной выстилки. У гонофора (рис. 46, *4*) полностью исчезают радиальные каналы, а субумбреллярная полость уменьшается до весьма незначительных размеров. Споросак характеризуется полным отсутствием следов каналов, субумбреллярной полости. Это двуслойный мешок, между экто- и энтодермой которого развиваются половые продукты (рис. 46, *5*). И наконец, у пресноводной гидры интерстициальные клетки образуют мужские и женские гонады, в которых невозможно отыскать никаких признаков происхождения от медузы.

Как правило, гидрозои раздельнополы. Правда, у некоторых пресноводных гидр встречаются гермафродитные особи, как и у отдельных медуз (*Gonionemus vertens*, см. выше). Интересной особенностью яичника гидр является то, что окончательного развития в яичнике достигает обычно лишь одна яйцевая клетка. В процессе роста более крупные ооциты образуют псевдоподии и поглощают более мелкие. За счет этого и происходит их рост. В результате в каждом яичнике лишь одна яйцевая клет-

ка заканчивает рост и становится способной к оплодотворению.

В конце периода роста она становится шаровидной, прорывает эктодерму и выходит на поверхность тела гидры. Зрелое яйцо остается связанным с поверхностью гидры лишь при помощи тонкой ножки. Самый процесс оплодотворения и первые стадии развития яйца происходит на теле гидры. Вокруг оплодотворенного яйца и развивающегося эмбриона образуется оболочка — эмбриотека. Зимой материнская особь погибает, и весной из перезимовавшего зародыша развивается дочерняя особь.

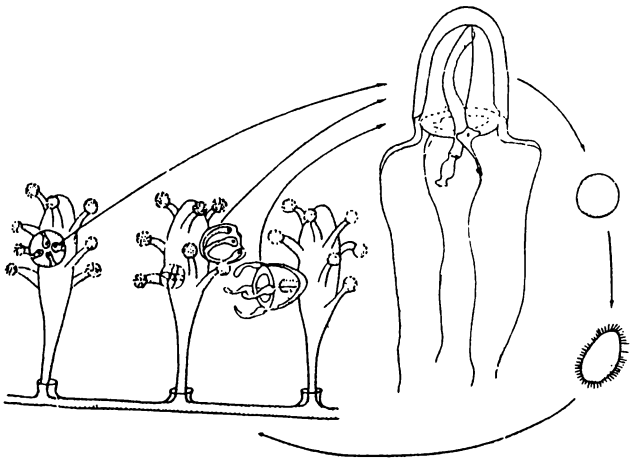


Рис. 47. Типичный метагенетический жизненный цикл Hydrozoa (*Coryne tubulosa*) (Наумов, 1960)

Между жизненным циклом, традиционно считаемым типичным для гидрозоев, то есть состоящим из двух этапов: полипоидным и медузоидным (такой жизненный цикл называется метагенезом, а гидрозои, для которых он характерен, — метагенетическими), жизненным циклом, подобным таковому пресноводной гидры (так называемым гипогенетическим) есть все переходы как в сторону преобладания полипоидной стадии и полного исчезновения медуз (рис. 48 А), так и в сторону преобладания полного исчезновения полипоидной стадии и полного преобладания медуз (отряд Trachylida). Правда, у них тоже наблюдаются примеры метагенеза, но совершенно своеобразного (рис. 48 Б). У медузы *Cunoctantha octonaria* личинка планула оседает на край зонтика медузы *Turritopsis nutricula*. Здесь она превращается в двущупальцевую личинку, которая передвигается по субумбрелле к хоботку хозяина. Там она живет некоторое время, на ней развиваются еще две пары щупалец и ротовой хоботок. Личинка начинает активно питаться, запустив свой хоботок в гастральную полость хозяина. Через некоторое время на аборальном полюсе образуется небольшой столон, отпочковывающий подобных же личинок. Затем каждая личинка развивает зонтик и покидает хозяина. Далее медузы развиваются половым путем.

Из описанного выше ясно, что медузу нельзя считать отдельным поколением. Это часть организма полипа, отпочковавшаяся вместе с половыми клетками. Следующим поколением будет зигота, из которой опять разовьется полип.

Оплодотворение у гидрозоев, как правило, наружное. У тех из них, у которых медузы не отрываются от колонии, оно происходит при проникновении спермиев в женскую гонаду, где и происходит оплодотворение.

Дробление яйца очень вариабельно, что характерно для всех книдарий. У разных групп Cnidaria оно варьируется от полного до поверхностного (у Milleporina из Hydrocorallia). Оно очень разнообразно и по форме, демонстрируя самые разные типы — от хаотичного до радиального и даже спирального.

Так же разнообразны и способы образования двуслойного зародыша, то есть гаструляция. Здесь наблюдаются оба типа иммиграции — и мультиполярная, и унополярная, и деляминация, и даже инвагинация. Это следствие общей примитивности самих книдарий. Во всех случаях у всех книдарий образуется личинка, называемая

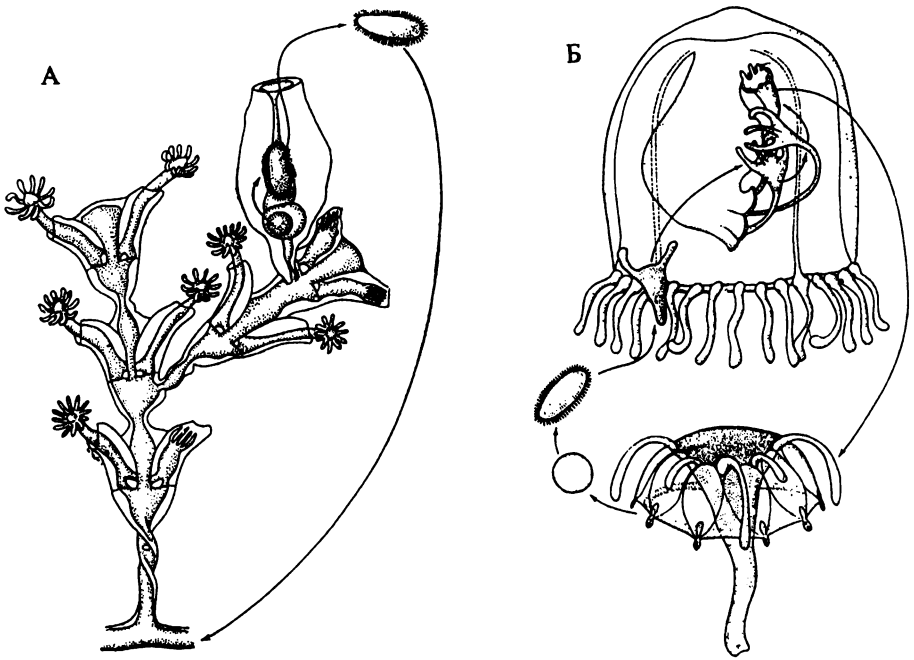


Рис. 48. Жизненные циклы некоторых Hydrozoa (Наумов, 1960):
А — *Dynamena pumila*; Б — *Cunoctantha octonaria*

планулой (рис. 49). Она имеет овально-цилиндрическую форму, на переднем конце обычно шире, чем на заднем. Снаружи все тело планулы покрыто короткими ресничками, при помощи которых личинка плавает, вращаясь вокруг своей продольной оси, как бы ввинчиваясь в воду. После некоторого периода плавания планула оседает на дно, прикрепляясь к нему передним концом, а на ее заднем конце прорывается рот, вокруг которого образуются выпячивания — будущие щупальца. Сначала всегда закладываются и развиваются два щупальца. Формируется полип, который путем вегетативного размножения превращается в колонию.

В тех случаях, когда полипоидная стадия выпадает из жизненного цикла, из планулы может образовываться медуза. У некоторых гидрозоев вместо планулы из яйца выходит сразу полипообразная личинка — актинула. Происходит как бы укорочение жизненного цикла, выпадение из него одной из промежуточных стадий. Это явление, так называемая эмбрионизация, широко распространено у многих групп животных.

К вегетативному размножению способны и полип, и медуза, и ценосарк колонии. Но полип способен отпочковывать и полипов, и медуз, медузы — как правило, только медуз, хотя известны редкие случаи, когда развивается и полип. Ценосарк образует только полипов.

Процессы специализации клеток у гидрозоев начинаются очень рано. Изучение эмбриогенеза *Obelia* показало, что зародыши находятся в гонангиях — органах, в которых развиваются медузоиды. Внутри медузоида формируются паренхимулы (планулы). Эктодерма их состоит из многорядного однослойного эпидермиса, а энтодерма — из округлых, заполненных желтком, клеток (рис. 49 Б). Некоторые из них содержат в цитоплазме наряду с крупными желточными гранулами формирующиеся нематоцисты, то есть это і-клетки. Затем паренхимулы вытягиваются, образуя планулу. Книдогенез в энтодерме идет синхронно, наиболее интенсивно в заднем конце

(то есть наиболее близком к месту будущего рта) зародыша. Ко времени исчезновения желтковых гранул в клетках энтодермы начинается миграция i-клеток, которые в это время уже хорошо отличимы от других энтодермальных клеток по их предпочтению к красителям щелочной природы, в эктодерму. В это же время на эктодермальных клетках появляются реснички, а i-клетки, мигрировавшие сюда, особенно на переднем конце, превращаются в железистые клетки. Зародыш удлиняется, и к моменту покидания медузоида планула имеет червеобразную форму, дорсовентрально слегка сжата, а ее длина в пять-шесть раз превышает ширину. Спустя несколько часов личинка прикрепляется к субстрату с помощью слизи.

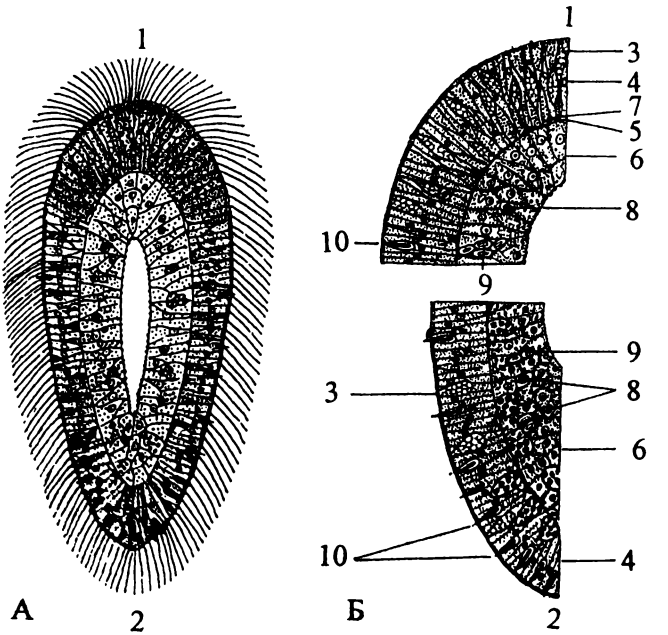


Рис. 49. Строение личинки Cnidaria — планулы (Werner, 1993):
А — полностью сформированная штанула гидрополипов в разрезе;
Б — участки аборального и орального полюсов планулы;
1 — аборальный полюс; *2* — оральный полюс; *3* — железистые клетки; *4* — эктодерма; *5* — мезоглея; *6* — энтодерма; *7* — нервные клетки; *8* — интерстициальные клетки; *9* — книдобласты; *10* — стрекательные клетки

После прикрепления планулы ее эктодермальные слизистые клетки исчезают, а реснички сбрасываются. В это время происходит массовое «переселение» книдобластов из энто- в эктодерму. Оказывается, малые i-клетки тоже не однородны. Среди них выделяются имеющие 19-часовый и 27-часовый циклы. Из первых (клеток-предшественниц) образуются стрекательные клетки, а вторые остаются стволовыми.

4. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ ГИДРОЗОЕВ

Гидрозои — обширная и очень разнообразная группа стрекающих. Они заселили все моря от Арктики до Антарктики, от уреза воды до абиссали, а также всю пелагиаль (толщу воды). Ими освоены пресные и солоноватоводные водоемы. Это потребовало появления широкого круга адаптаций в рамках плана организации Cnidaria. Вероятно, наибольшее количество примитивных черт строения сохранили гидрозои из отряда Athecata. Они названы так потому, что их полипы лишены хитиновоподобного «футляра» — чашечки, или гидротеки. Гонады у медуз Athecata локализованы на ротовом хоботке.

У полипов отряда Thecata имеются гидротеки, а у медуз этого отряда гонады расположены на субумбрелле, непосредственно под каналами гастроваскулярной системы, и никогда не заходят на ротовой хоботок.

Два других отряда гидрозоев — Milleporina и Stylasterina — характеризуются известковым скелетом колоний полипов. Они широко распространены, особенно в тро-

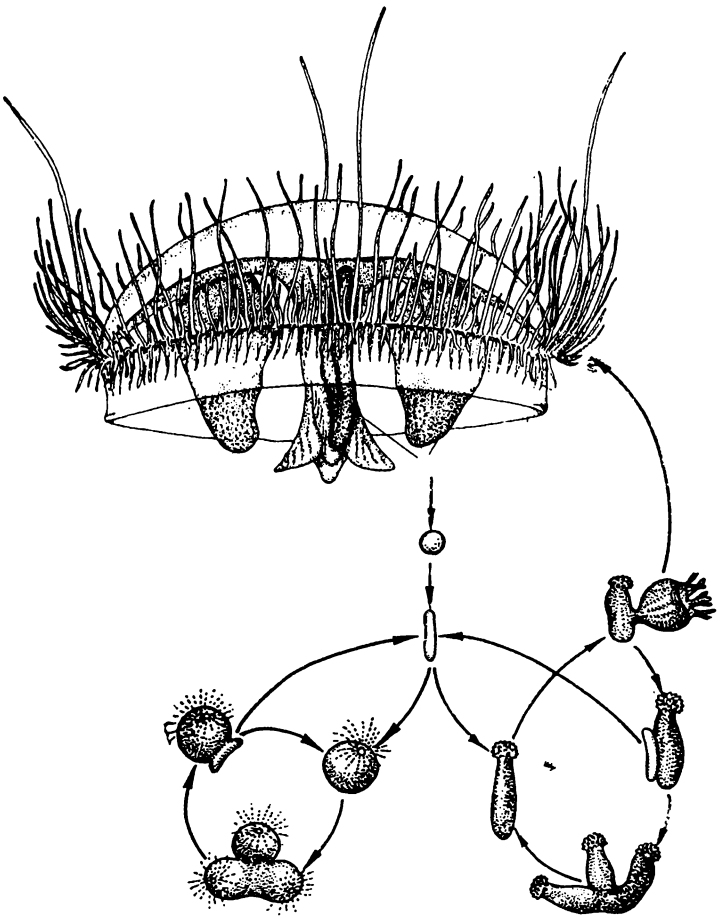


Рис. 50. Craspedacusta (внешний вид и жизненный цикл (Наумов, Пастернак, 1968)

пических морях, образуя иногда мощные рифообразные постройки. Стрекательные клетки их могут причинять очень сильную боль, за что некоторых представителей этих отрядов называют огненными или жгучими кораллами.

Наиболее специализированными среди тех групп гидрозоев, у которых преобладает полипоидная стадия, можно считать представителей отряда Hydrida, к которому относится пресноводная гидра. У представителей этого отряда полностью исчезают все признаки расселительной стадии, которая превращается в своеобразную гонаду.

У представителей остальных отрядов полипоидная стадия в той или иной степени редуцирована. Так, у Limnomedusae образуются в той или иной степени редуцированные полипоидные особи, не имеющие гидротеки, но с полыми щупальцами, что отличает их от полипов Athecata. И сами медузы тоже устроены по-другому: гонады у них расположены на субумбрелле вдоль радиальных каналов гастроваскулярной системы, но могут окружать основание ротового стебелька в виде муфты.

Особенно хорошо известен такой представитель этого отряда, как *Craspedacusta* (медуза гидроидного полипа *Microhydra sowerbii* — рис. 50). Ее впервые обнаружили в 1880 г. в бассейне с тропическими растениями лондонского ботанического сада.

Медузы были маленькими — максимум 2 см в диаметре. Это стало сенсацией: до того о существовании пресноводных медуз зоологи не подозревали. Поскольку по времени появление этих медуз совпало с тем, что в бассейне сада было посажено знаменитое южноамериканское водное растение Виктория-регия, предположили, что медузу завезли вместе с ним. Через некоторое время медузы исчезли. Через 5 лет их обнаружили в другом бассейне. В 1901 году эти медузы появились в Лионе (Франция), также в оранжерейном бассейне с Викторией-регией.

Вскоре медуз стали находить в естественных водоемах: сначала в Китае, в реке Янцзы, затем в Германии, в США. Сейчас она известна буквально на всех континентах, и никто не знает, где ее действительная родина.

Теперь известно, что медуза отпочковывается от крошечных бесщупальцевых полипчиков, названных микрогидрами. Они видны простым глазом, как белые точки на фоне зеленых листьев водных растений. Их высота обычно не превышает 0,5–1 мм, форма тела напоминает кеглю: туловище в виде бутылки, а на короткой шейке сидит шаровидная «головка» со ртом посередине. Головка густо усажена стрекательными клетками, щупалец нет. Полипы могут образовывать временные колонии из 2–7 особей. Микрогидра размножается почкованием и образует подобных себе бесщупальцевых полипов. Время от времени от одной из сторон тела полипа отделяется группа клеток, имеющая форму маленького червячка (фрустулы). Фрустула способна, извиваясь, ползать по дну и взбираться на водные растения. Здесь она превращается в молодую микрогидру.

При повышении температуры воды до 26–30 градусов вместо фрустул, которые появляются при температуре 12–20 градусов, на полипах начинают появляться медузоидные почки, отделяющие медуз. Они активно плавают, на них развиваются половые продукты. Из яиц выходит личинка, лишенная ресничек, похожая на фрустулу. Она некоторое время ползает по субстрату, прикрепляясь затем к нему и превращаясь в полипа.

Не менее знаменита лимномедуза *Gonionemus vertens vertens* или «крестовик» (рис. 51). Это маленькая книдария снискала себе поистине печальную известность тяжелыми отравлениями людей, принимающими иногда массовый характер. Так, 17 июня 1966 года в жаркий день в водах курортной зоны Амурского залива было поражено более 1000 человек.

Соприкосновение медузы с кожей человека воспринимается как сильный ожог крапивой. На месте «ожога» появляется покраснение, отек, сыпь, ощущение жжения, зуд. Через некоторое время у пораженных развиваются сильнейшие боли в области поясницы, суставах и мышцах. В тяжелых случаях больные мечутся и кричат от боли. Одновременно возникает слабость, подергивание конечностей, даже судороги. Возникает также ощущение сдавливания грудной клетки, одышки. Может появиться сухой кашель. Иногда развиваются даже психические расстройства и наступает потеря сознания.

Такая грозность столь маленького существа тем более поразительна, что ее ближайший атлантический родственник *G. vertens murbachi* совершенно безвреден.

Оказалось, *G. vertens vertens* имеет одиночного полипа высотой всего 0,2–0,8 мм, из-за чего его долгое время не могли обнаружить. Полипы почти всегда прикрепляются на камешках, реже на обломках раковин моллюсков между порослью нитчатых водорослей. Форма тела полипа грушевидная, с коническим гипостомом. Щупальца нитевидные, не имеют внутреннего канала, расположены в один венчик. Самые молодые особи имеют всего 2, а крупные — 4–6 щупалец.

В аквариуме и, возможно, в природе излюбленная пища полипов — мелкие свободноживущие морские круглые черви (нематоды).

Полипы размножаются, отпочковывая фрустулы и медуз, как и краспедакуста. Фрустулы образуются, видимо, круглый год, а медуза — тоже, как у краспедакусты, при повышении температуры (до 16–17 °С).

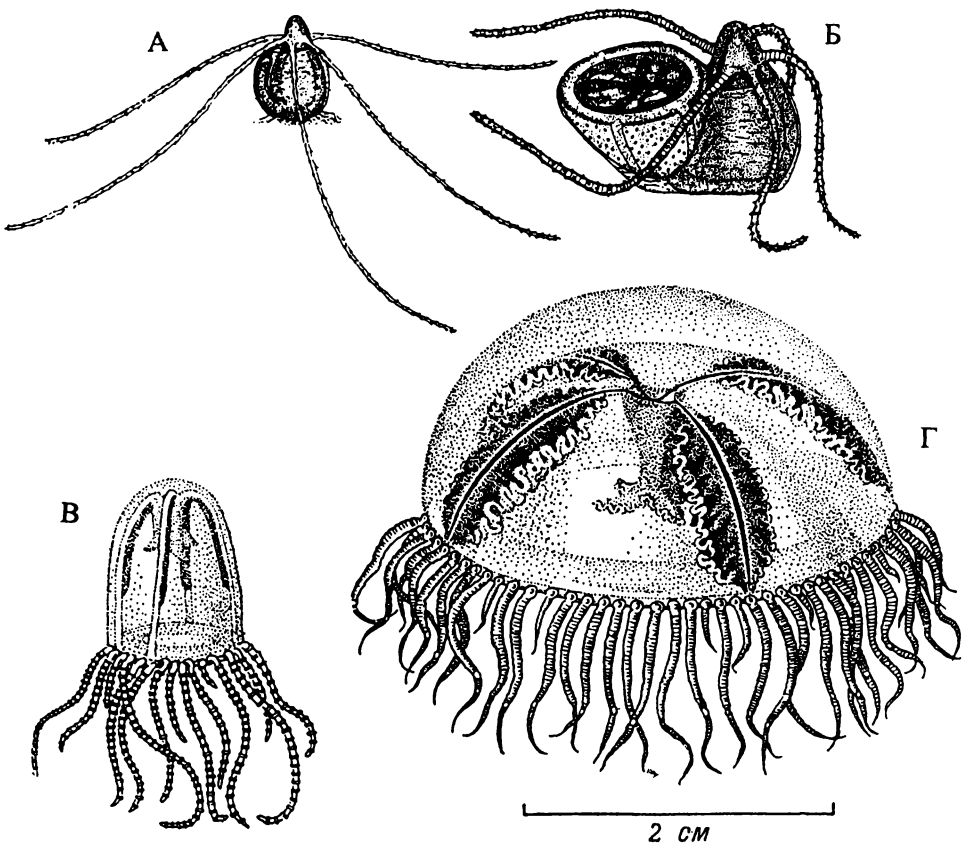


Рис. 51. Лимномедуза крестовик (*Gonionemus vertens vertens*) (Наумов, 1960, Werner, 1993): А — полип; Б — полип с развивающейся медузоидной почкой; В — молодая медуза; Г — половозрелая медуза

Медузоидные почки развиваются под венчиком щупалец. На каждом полипе в данный момент развивается лишь одна медуза, но их отпочковывание может происходить в течение всего теплого периода вне связи с временем года. На 10–11 сутки, достигнув 0,6–0,9 мм в диаметре зонтика, медуза отделяется от материнского полипа. У нее 12 щупалец, 4 из которых короче остальных. Форма зонтика шаровидная, хорошо развит парус. На щупальцах имеются присоски, благодаря которым медузы могут прикрепляться к субстрату. Уже через 2–3 часа после отделения от полипа ротовые хоботки медуз оказываются наполненными инфузориями и мелкими рачками.

По мере роста медузы ее зонтик уплощается, число щупалец возрастает до 80 и на каждом с его внутренней стороны на расстоянии примерно одной трети–одной четверти длины от кончика имеется хорошо выраженная присоска. В толще мезоглеи на краю зонтика расположено 80–120 статоцистов. Половозрелыми медузы становятся при достижении 15–20 мм. Более крупные особи встречаются чрезвычайно редко.

Свое название «крестовик» медуза получила из-за характерного крестообразного расположения половых продуктов вдоль каналов гастроваскулярной системы.

Наиболее характерны медузы для биоценоза морской травы *Zostera marina*, где их основную пищу составляют рачки мизиды. Обычно медузы, укрепившись на растениях при помощи присосок, неподвижно висят, подстерегая добычу. В ветреную

погоду, при волнении медузы опускаются ближе ко дну. В теплые безветренные дни «крестовики» можно видеть плавающими у поверхности моря. Значительных самостоятельных передвижений в горизонтальном направлении не совершают и на открытые пространства выносятся, лишь попадая в местные течения.

Словом, *G. vertens vertens* демонстрирует интереснейший пример адаптации расселительной стадии к полуоседлому образу жизни в виде своеобразного возврата к образу жизни полипоидной стадии благодаря образованию присосок на щупальцах.

Не менее интересны лимномедузы из рода *Moerisia*, у которых даже полипы перешли к временному или постоянному обитанию в толще воды. У эндемика Каспийского моря *M. pallasi* две формы полипов: одни живут колонией на дне, другие ведут планктонный образ жизни. Плавающие полипы образуют колонии из двух особей, соединенных друг с другом своими ножками. Время от времени колонии разрываются пополам, и на месте разрыва у каждого полипа образуется новый венчик щупалец и рот. Кроме того, полипы отпочковывают от себя маленьких медуз.

Еще один вид — *M. meotica* — обитает в Азовском и Черном морях, а также в опресненных водоемах бассейна Средиземного и Эгейского морей.

Наконец, *M. lyonsi* обнаружена в соленых озерах Северо-Восточной Африки. Все три вида произошли от одного общего предка, который когда-то обитал в древнем Сарматском море. Когда оно ушло, на его месте остался ряд водоемов, в том числе ныне замкнутое Каспийское море и озера Египта. В них развились самостоятельные виды рода *Moerisia*.

Гидрозои отряда Trachilida представлены только медузами, полностью потерявшими полипоидную стадию жизненного цикла. Среди прочего, от других медуз они отличаются тем, что у них статоцистами служат видоизмененые краевые щупальца. Именно к этому отряду относится самая крупная среди гидромедуз из рода *Aglantha*, колокол которой достигает высоты 5 см.

В отряд Chondrophora входят всего два монотипических (то есть содержащих единственный вид) рода: *Velella* (или парусник) и *Porpita*. Они — типичные обитатели плейстона (сообщества поверхности воды), и с первого взгляда узнать в них близких родственников гидроидных полипов очень трудно. Хотя на самом деле — это не что иное, как колония гидроидных полипов, приспособившаяся к жизни на поверхности воды. Тело колонии уплощено. У порпиты оно имеет форму круга, а у велеллы — овала (рис. 52). Размеры его достигают 10–12 см, хотя, как правило, не превышают размеров спичечного коробка. Овальные пластинки у велеллы наискось как бы перечеркнуты полукруглым гребнем — парусом. И пластинка, и парус покрыты хитиноидной оболочкой, которая представляет собою перисарк колонии. Под ней, в ценосарке, имеется большое количество полостей, заполненных газом, между которыми в мезоглею внедряются выросты гастроваскулярной системы.

Прямо в центре нижней стороны площадки в воду опускаются хоботок рта относительно крупного гастрозоида — питающегося члена колонии. По периферии площадки вниз свисают три ряда так называемых дактилозоидов — видоизмененных полипов, не имеющих ротовых отверстий, но усаженных батареями стрекательных клеток. Между ними и гипостомом гастрозоида располагаются три ряда гонозоидов, на которых выпочковываются медузоидные особи.

Численность велелл в субтропических водах, где температура не падает ниже 15 °С, может быть очень высокой. Порой судно в течение нескольких суток идет через такое скопление, где на каждый квадратный метр в среднем приходится не менее 1 велеллы. Простой подсчет показывает, что с борта судна в 10-метровой полосе, поддающейся обзору невооруженным глазом, при скорости около 12 узлов можно было бы подсчитать около 5 миллионов велелл.

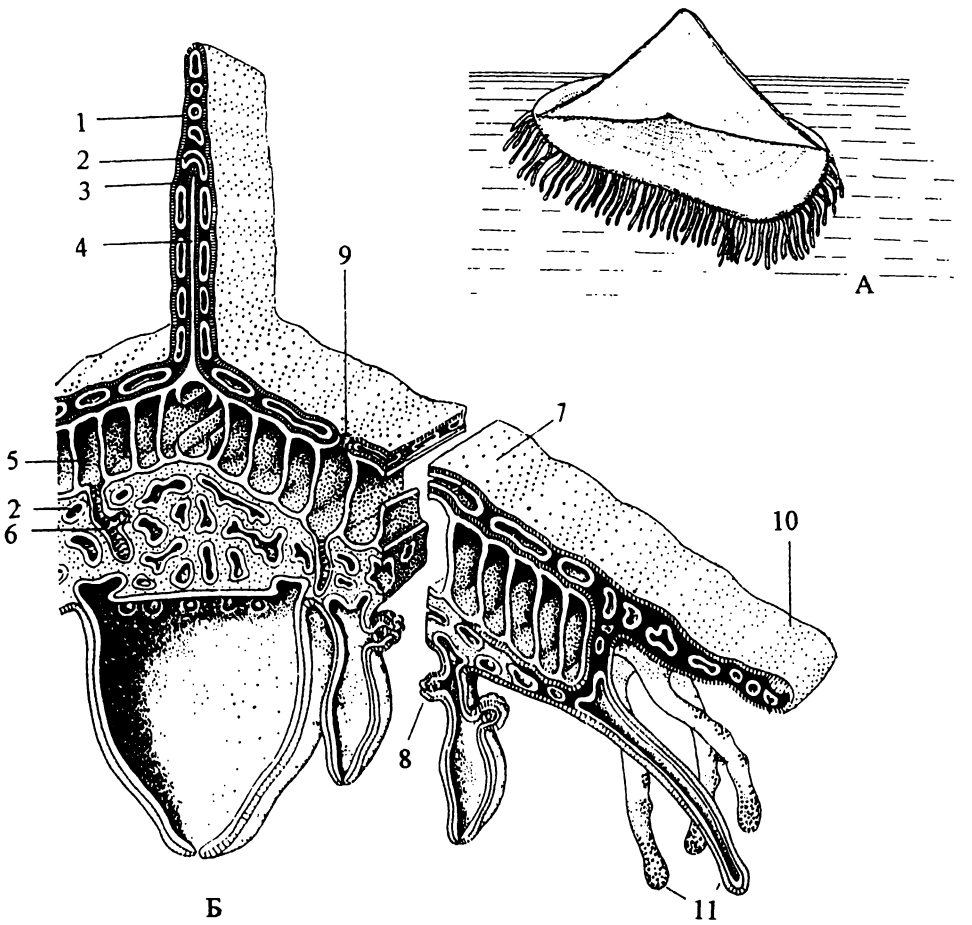


Рис. 52. Строение паруспика *Velella velella* (Werner, 1993):
А — общий вид; Б — схематический разрез тела паруспика;
1 — парус; *2* — каналы гастроваскулярной системы; *3* — мезоглея; *4* — хитиноподобная опорная пластинка паруса; *5* — воздушные полости; *6* — трахеи; *7* — центральная площадка паруспика; *8* — медузоидные почки; *9* — воздушные поры; *10* — краевая складка; *11* — дактилозоиды со стрекательными капсулами

Велелла — пример полиморфной колонии, состоящей из трех типов особей, где некоторые особи несколько редуцированы в связи с узкой специализацией к выполнению определенных функций (гастрозоиды, дактилозоиды), хотя размножение по-прежнему осуществляется с помощью медузоидной особи.

Следующий шаг в усложнении колонии сделали представители отряда Siphonophora, даже выделяемые некоторыми специалистами в отдельный подкласс (см. рис. 49–51).

Сифонофоры — тоже одна из малочисленных групп среди книдарий. В мировой фауне известны около 140 видов. Все они ведут свободноплавающий образ жизни, обитая во всей толще воды океанов от поверхности воды до глубины 8000 м. Все тело колонии можно подразделить на несколько отделов (рис. 53). Это поплавковый с поплавком-пневматофором; плавательный с движителями колонии нектофорами и зоной их почкования, или нектосом; вся остальная часть колонии или сифосом, начи-

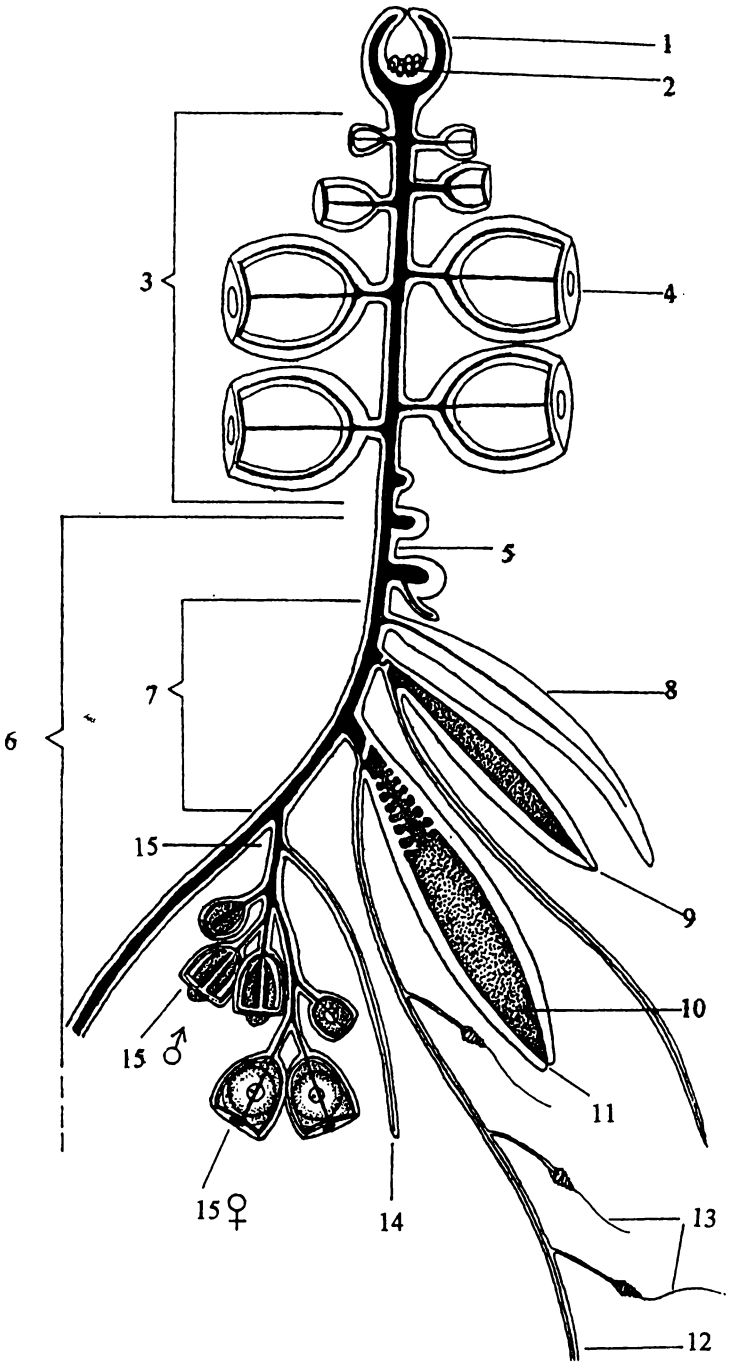


Рис. 53. Схема плана строения колонии сифонофор (Cnidaria, Hydrozoa) (Werner, 1993):
1 – пневматофор; *2* – железистые клетки, вырабатывающие газ; *3* – нектосом с нектофорами (*4*); *5* – ствол колонии с зоной почкования зооидов; *6* – сифосом; *7* – кормидий; *8* – кроющие зооиды (филлозоиды); *9* – дактилозоиды со щупальцем; *10* – гастрозоиды с арканчиком; *11* – ротовое отверстие гастрозоида; *12* – щупальце; *13* – тентиллы с батареями стрекательных клеток; *14* – щупальце гонозоидов; *15* – гонозоиды

нающийся зоной почкования особей, входящих в состав сифосома, а далее несущий развитых особей.

В этих полиморфных колониях различают шесть основных морфологических групп особей (зооидов): пневматофоры, нектофоры, гастрозоиды со щупальцами, пальпоны со щупальцами, гонофоры и кроющие пластинки. Все зооиды располагаются на стволе — кормусе — колонии в определенном порядке. Размеры колонии колеблются от нескольких сантиметров до 10–20 м в длину и нескольких метров в диаметре (Forskaliidae, Agalmidae).

Пневматофор (его называют также плавательный пузырь, поплавок, воздушная камера, апикальный орган) представляет собой особь медузоидного происхождения. Он служит для пассивного движения колонии и, будучи гидростатическим аппаратом, способствует удержанию колонии на поверхности воды или взвешенной в толще воды. Пневматофор (всегда один) располагается в верхней (апикальной) части колонии и направлен вверх оральным концом. Размеры его колеблются от 2 до 20 мм, но у знаменитой *Physalia physalis* («португальский кораблик» — рис. 54 А) достигает 30 см.

Нектофор (плавательный колокол) — тоже особь медузоидного происхождения. Их количество в колонии у разных видов колеблется от 1 до 400. Нектофоры служат для активного движения колонии. Они располагаются сразу же под пневматофором, где прикрепляются с помощью мускулистых отростков к стороне ствола, называемой вентральной, в два или много рядов, а иногда радиально, образуя горизонтальную корону. Форма их чрезвычайно разнообразна.

Гастрозоид (полип, питающийся полип) — особь полипоидного происхождения. Гастрозоиды располагаются вдоль вентральной стороны ствола колонии. Каждый из них направлен своим оральным концом от ствола вниз таким образом, что его продольная ось лежит под углом к продольной оси ствола колонии. Будучи видоизмененным полипом, они все же лишены щупалец, обычных для полипа, и располагающихся вокруг основания гипостома. От основания гастрозоида отходит тонкое, большей частью очень длинное щупальце, называемое арканчиком. Это тонкое, мускулистое образование, внутри которого проходит канал гастроваскулярной системы. Продольная мускулатура эктодермы и кольцевая — энтодермы развиты очень хорошо. Часто на щупальцах образуются боковые ветви — тентиллы. Они несут большое количество стрекательных клеток с книдоцистами разного строения.

Пальпон (называют также усик, щупальце, дактилозоид) — тоже особь полипоидного происхождения. Он выполняет защитные функции и служит своеобразным органом чувств. Пальпоны очень похожи на гастрозоиды, но лишены ротового отверстия.

Разновидность пальпона — цистозоид, имеющий дистальное отверстие, снабженное мускулом-замыкателем. Считают, что они могут выполнять экскреторные функции.

Гонофоры (или половые колокола) — особи медузоидного происхождения, которые производят половые продукты. В каждой взрослой колонии имеется большое количество гонофоров, располагающихся по-одиночке или гроздьями вдоль вентральной стороны ствола на некотором расстоянии друг от друга. Характерная черта всех гонофоров у сифонофор — наличие манубриума, но лишенного ротового отверстия. В его эктодерме и развиваются половые продукты, которые, созрев, выбрасываются в воду через разрыв наружной стенки хоботка (рис. 55).

У части сифонофор имеются так называемые кроющие пластинки (брактеи, филлозоиды). Это особи медузоидного происхождения. Они выполняют защитные и опорные функции.

Все перечисленные выше элементы колонии объединяются стволом — ее ценосарком. На нем они выпочковываются. По своим функциям ствол — это локомоторный

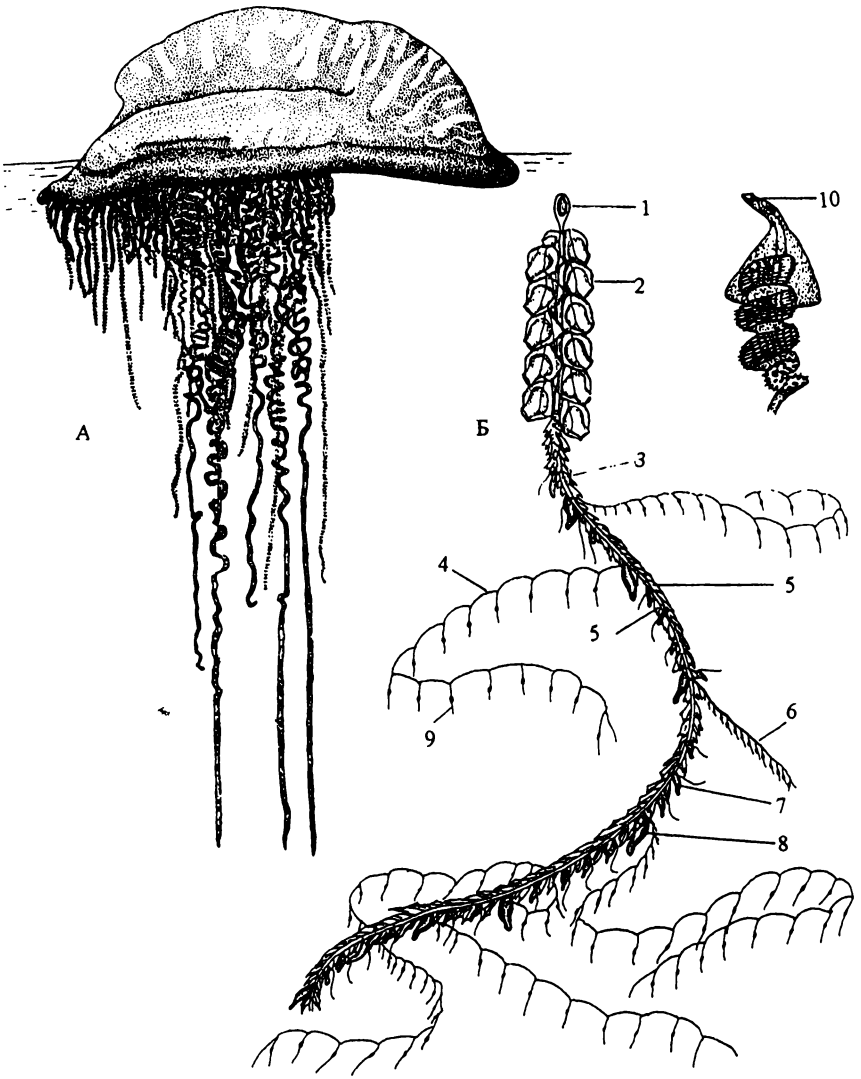


Рис. 54. Сифонофоры *Physalia physalis* (португальский кораблик) (А) и *Nanomia cara* (Б) (Werner, 1993): *1* — пневматофор; *2* — нектофоры; *3* — ствол; *4* — развернутые для охоты арканчики; *5* — кроющие пластинки; *6* — арканчик в сокращенном состоянии; *7* — дактилозоиды; *8* — гастрозоиды; *9* — тентилла; *10* — тентилла увеличенные (видны стрекательные батареи)

отдел колонии; участок ствола, выпочковывающий прочие особи. Здесь сосредоточены особи, питающие колонию, а также и все другие функции. Как правило, зооиды по сифосому распределены в строгом порядке — группами-кормидиями. Кормидий состоит из определенного и характерного для каждого вида сифонофор набора особей.

Колониальность сифонофор достигла такого уровня интеграции, что каждая из особей колонии теряет свою индивидуальность. Даже при бесполом размножении от колонии отрывается не особь, а кормидий. Следовательно, для сифонофор также характерна индивидуальность третьего структурного уровня (см. выше). Колония сифонофор представляет собой колониальный индивидуум, некий суперорганизм,

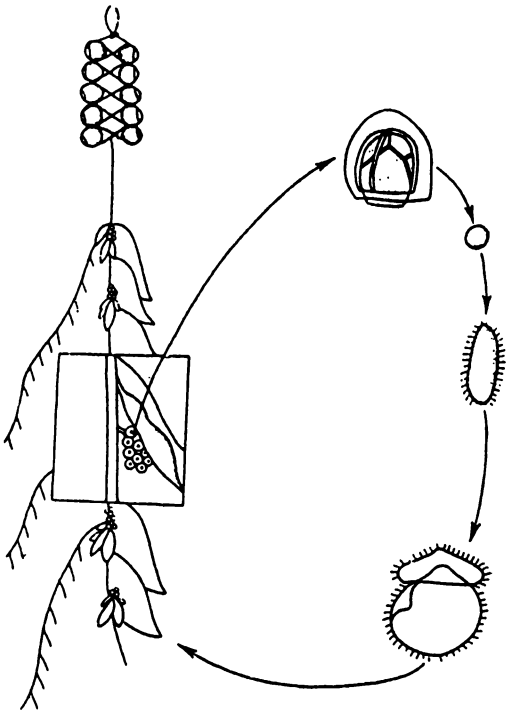


Рис. 55. Жизненный цикл сифонофор (Степаньянц, 1967)

где каждая особь низведена до роли отдельного органа.

Среди сифонофор наиболее известна *Physalia physalis* или «португальский кораблик» (рис. 54 А). Каждый, кто бывал в тропических морях, видел ее. Собственно, одним из вещественных признаков пересечения тропика Рака — 21°30 с. ш. — служит то, что на поверхности синих волн замечаешь скользящий лиловый пузырь — крупный пневматофор физалии. Наполняющий его газ близок по составу к воздуху, но отличается повышенным содержанием азота и углекислого газа. Этот газ вырабатывается специальными газовыми железами, находящимися внутри пузыря. Стенки пневматофора выдерживают довольно сильное давление газа, так как образованы двумя слоями эктодермы, двумя слоями энтодермы и двумя слоями мезоглеи. Кроме того, эктодерма выделяет тонкую хитиновую оболочку, которая укрепляет стенку пневматофора.

Питающие полипы сидят в один ряд, обращенные гипостомами вниз. От каждого отходит очень длинный, спирально извитой арканчик, густо покрытый стрекательными клетками. Яд, содержащийся в нематоцистах, так силен, что позволяет физалии овладевать довольно крупной добычей. Более того, пловцу, неосмотрительно коснувшемуся физалии, грозит серьезный ожог, при слабом сердце чреватый смертельным исходом.

Рядом с каждым гастрозоидом на нижней стороне пузыря прикрепляются основания гонодендра — особи полипоидного происхождения. На нем и на его боковых выростах располагаются грозди редуцированных особей — гонофоров, в которых развиваются половые продукты. Здесь же находятся пальпоны. На каждом гонодендре имеется свой нектофор. Перед наступлением половой зрелости гонофоров гонодендры отрываются и плавают у поверхности моря, передвигаясь с помощью нектофоров.

5. ФИЛОГЕНИЯ HYDROZOA

Гидрозои — одна из древнейших групп среди настоящих многоклеточных животных, существующая, по крайней мере, с эдиакара или венда, то есть более 600 млн лет. Правда, в ископаемом слостоянии они известны из более поздних слоев, и это, в основном, имеющие известковый скелет предки Milleporina и Stylasterina (с позднего мела — 80–100 млн лет). За время своего существовании гидроидные пережили периоды гигантских катаклизмов, затронувших океан: его трансгрессии (наступления на сушу) и регрессии; передвижения материков; возникновения и исчезновения целых архипелагов. Это не могло не сказаться на особенностях эволюции группы.

Как заметили авторы английского учебника «Беспозвоночные», общий план строения книдарий настолько удачен, что никакие коренные измнениеия в нем, похоже, не могли привести к большому успеху. Видимо, благодаря этому гидрозои и

смогли продемонстрировать такое большое богатство форм на основе ограниченного исходного материала.

Однако все это разнообразие реализовано как бы в одной плоскости. Бросается в глаза, что неоднократно возникают одни и те же адаптации. Например, статоцисты медуз в разных отрядах гидрозоев локализуются в разных местах, развиваясь за счет разных исходных материалов. Это говорит о независимом и неоднократном возникновения медуз каждой группы. То же самое наблюдается по отношению к месту закладки гонад, которые у медуз из разных таксономических групп хоть и локализованы в эктодерме субумбреллы, но в разных ее местах. Часто редукция медузоидной стадии жизненного цикла наблюдается в пределах одного рода. Это признак того, что в эволюции гидроидных редукция полипоидного поколения, с одной стороны, и превращение медузы в «гонаду» — с другой — происходили неоднократно.

Такой тип эволюции называется телогенезом. У группы, претерпевающей его, как бы нет вектора эволюции. В зависимости от изменения среды, изменившемуся направлению естественного отбора «предлагаются на выбор» одни и те же варианты, которые и реализуются в рамках имеющегося морфогенетического фундамента, который у книдарий достаточно ограничен.

☐ Класс 2. Polypodiozoa

К классу Polyplodiozoa относится единственный вид *Polypodium hydriformis*, который, к тому же, — единственный вид среди Cnidaria, паразитирующий внутри тела позвоночных и один из немногих примеров паразитирования многоклеточного животного внутри одной клетки. Это паразит икры рыб семейства Acipenseridae (осетровых), который проводит вегетативную стадию своего жизненного цикла внутри растущих ооцитов. Еще недавно его относили к гидроидным полипам или сближали со сцифоидными медузами, но многолетние исследования Е. В. Райковой позволили его выделить в отдельный класс.

Впервые полиподиум был обнаружен академиком Ф. В. Овсяниковым в 1871 году в икре волжской стерляди. Он обратил внимание на то, что кроме нормальных икринок попадаются также больные, несколько более крупные и светлоокрашенные. Внутри таких икринок сидят полиподиумы. Значительный вклад в их исследование внесли известные ученые М. М. Усов и А. Н. Липин, но последние десятилетия они связаны с именем упомянутой выше Е. В. Райковой.

В соответствии с современными представлениями жизненный цикл *Polypodium hydriforme* выглядит следующим образом (рис. 56).

Он состоит из двух фаз: паразитической и свободноживущей. Паразитическая фаза включает следующие стадии, развивающиеся в ооцитах осетровых: двуядерная клетка, «клетка в клетке», морула, планула, столон без щупалец, столон со щупальцами. Стадии от планулы до столона со щупальцами включительно инвертированы (буквально: «вывернутые»), то есть гастродерма у них занимает наружное положение. Все эти стадии протекают внутри специальной капсулы (трофамниона), отграничивающей паразита от цитоплазмы ооцита. Эта капсула представляет собой дериват (производное) направительного тельца — продукта II мейотического деления, которое после своего выделения из делящегося ооцита немедленно полиплоидизируется, увеличивается в объеме, постепенно принимает форму полого шара, внутрь которого попадает генеративная клетка (зигота?) — второй продукт II мейотического деления (фороцит).

Капсула фагоцитирует окружающие ее зерна желтка, жировые капли, поглощает гликоген и другие полисахариды из икринки. Продукты переваривания желтка и других питательных веществ в капсуле транспортируются внутрь полости в капсуле, откуда попадают прямо в энтодерму личинки.

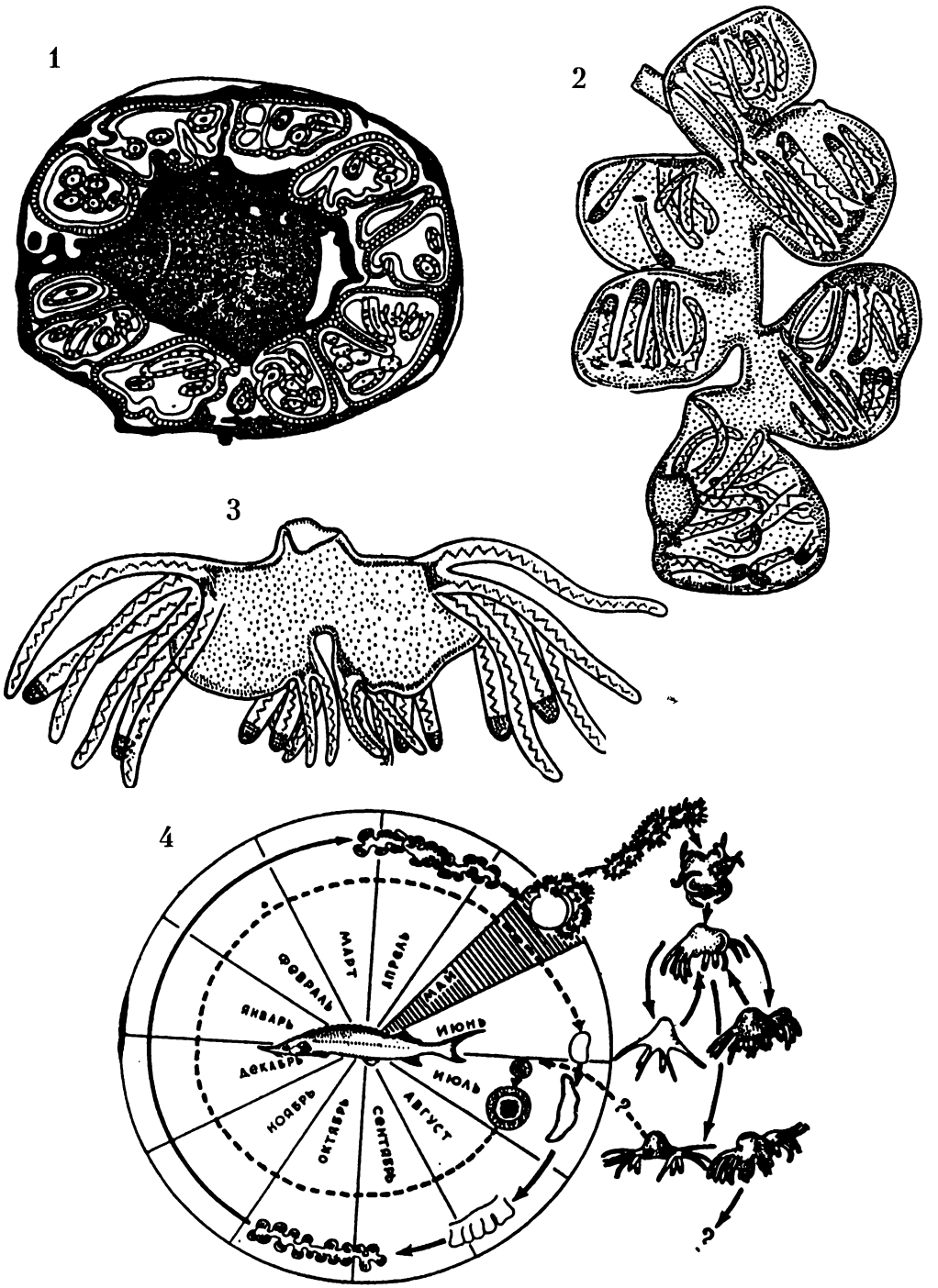


Рис. 56. Polypodium hydriformis (по Наумову, Пастернаку, 1968):
1 — столон внутри икринки; *2* — внешний вид столона с ввернутыми щупальцами; *3* — делящаяся свободноживущая особь; *4* — жизненный цикл полиподиума

Другая функция капсулы — защитная. Отсутствие в цитоплазме капсулы каких-либо клеточных перегородок говорит о том, что это скорее одна огромная клетка с полиплоидным ядром.

Генеративная клетка в полости капсулы дробится, проходит стадию морулы (однослойный зародыш, похожий под микроскопом на ягоду малины или ежевики, чему он и обязан своим названием), а затем — планулы, у которой уже энтодерма вывернута. Клетки покрыты жгутиками, но совершенно неподвижны. Размеры планул от 0,5 до 2,7 мм.

Затем на планулах появляются вздутия — зачатки почек. Появление личинок совпадает с первыми признаками накопления желтка в ооците рыбы, то есть с началом вителлогенеза.

По мере роста планулообразная личинка удлиняется и образует столон, на котором развиваются почки. Чем далее продвинуто развитие икры хозяина, тем больше почек на столоне. Размер каждой почки около 1,5 мм, а количество их достигает 60–90 на одном столоне. Каждая почка представляет собой одну особь. Позднее внутри каждой капсулы появляются щупальца.

Этот процесс имеет хорошо выраженный сезонный ход. В июне планулы появляются в икринках самок с гонадами в III стадии зрелости, в августе образуются столоны, в сентябре-октябре в почках столона начинают формироваться щупальца. В этом состоянии полиподиум проводит всю зиму, и лишь перед самым нерестом, в мае, происходит вворачивание гастродермы внутрь и выворачивание щупалец наружу. Это совпадает с переходом икры в текучее состояние, и, возможно, инициируется гормонами гипофиза.

Столоны освобождаются из зараженных икринок в полости тела хозяина и выметываются вместе с остальной икрой.

Если учесть, что из каждого столона образуются 40–90 одиночных полиподиумов, в среднем одна зараженная стерлядь, например, в яичнике имеет по 100 таких икринок, а заражение достигало почти 80 %, то можно представить себе численность особей полиподиума, переходящих к свободному образу жизни.

Невыметанные, остающиеся в организме рыбы столоны, погибают и рассасываются.

Вышедшие наружу одиночные полиподиумы первое время не питаются, а живут за счет желтка, попавшего в гастральную полость паразита во время его преднерестового выворачивания внутри икринки. На 5–6-й день у полиподиумов появляется рот, после чего они начинают захватывать пищу щупальцами. В аквариуме они поедали олигохет Tubifex, турбеллярий.

Свободноживущие полиподиумы обычно имеют 12 щупалец, из которых 8 — более длинные и тонкие (осязательные), а четыре — более толстые и короткие (опорные). Рот находится на верхней стороне тела. Полиподиумы могут медленно передвигаться по дну с помощью опорных щупалец.

Полиподиумы размножаются бесполым путем — продольным делением (паратомией). Это происходит раз в пять-семь дней. Деление начинается с аборального полюса, а ротовой конус делится последним.

В середине лета в гастродерме полиподиумов развиваются гонады. Они раздельнополы, но могут быть временно гермафродитами. Гонады одного типа — «женские» — имеют выводные протоки, но не дают зрелые половые продукты. Гонады второго типа (исходно мужские) продуцируют одновременно большое количество двуядерных клеток (прагамет), которые остаются в гонаде и выводятся из тела животного вместе с гонадой, целиком превращающейся в гаметофор. Он прикрепляется к субстрату с помощью стрекательных капсул.

Дальнейшее развитие происходит в яйце осетровых. Формирование личинки и столона длится несколько лет. Все остальное, как показано выше, согласовано с ходом нормального оогенеза рыбы-хозяина.

В настоящее время считается, что полиподиум имеет общего предка с Hydrozoa, который был близок к так называемым наркомедузам из отряда Trachilida. Для наркомедуз тоже характерен своеобразный паразитизм (см. выше о паразитизме медузы Cunina), при котором вегетативная часть цикла медузы проходит в качестве паразита другой медузы, а генеративную — в виде свободноживущей медузы. Это подтверждается целым рядом черт цитологического сходства, совпадением осей симметрии и т. д. В результате этого свободноживущих полиподиумов можно рассматривать не как полипов, а как своеобразных измененных медуз с редуцированным зонтиком и органами чувств. Такое явление описано у аберрантных (уклоняющихся от нормы) форм, живущих в псаммоне (сообществе придонной илисто-песчаной взвеси) или же у таких глубоководных гидромедуз, как *Tetraplatia*. Совпадает и строение щупалец, их расположение и типы книд.

К чертам специализации полиподиумов, отличающих их от наркомедуз, является полное отделение мускульных клеток от эпителиальных.

☐ Класс 3. Scyphozoa

К сцифоидным (Scyphozoa) относятся одиночные морские книдарии, имеющие форму свободноживущих медуз либо сидячих полипов. Лишь в редких случаях полипоидная стадий некоторых видов может образовывать небольшие непостоянные колонии. Сцифомедузы обычно относительно крупные организмы, зонтик которых имеет в диаметре от нескольких сантиметров до 1–2 метров. Сцифополипы, напротив, обычно невелики по размерам и едва достигают нескольких миллиметров в высоту.

Класс состоит из четырех отрядов: Coronata, Rhizostomiae, Semaeostomae, Stauromedusae. Для первых трех обязательно наличие медузоидной стадии в жизненном цикле и (у большинства) типичный метагенетический жизненный цикл, тогда как Stauromedusae утратили свободноплавающую медузоидную стадию.

В состав класса входят около 190 видов.

Поскольку, в отличие от гидрозоев, у сцифоидных в жизненном цикле доминирует медузоидная стадия (см. ниже), краткий морфологический очерк мы начинаем с описания строения медуз.

1. СЦИФОМЕДУЗА

Сцифомедузы построены радиально-симметрично, однако преобладает четырехлучевая симметрия, так как число многих органов (ротовых лопастей, септ, карманов желудка) равно или кратно четырем. У некоторых видов число концевых радиальных каналов гастроваскулярной системы и краевых щупалец становится неопределенно большим.

Тело медузы имеет форму колокола или зонтика с выпуклой верхней стороной — эксумбреллой (см. рис. 57 А). Форма зонтика обычно полусферическая, реже коническая или уплощенная. Поверхность эксумбреллы часто имеет довольно сложный рельеф, малозаметный вследствие прозрачности зонтика. У некоторых видов на поверхности эксумбреллы располагаются скопления стрекательных клеток, сидящих на специальных бугорках.

Снаружи эксумбрелла покрыта однослойным эктодермальным эпителием. У сцифомедуз происходит разделение собственно покровной и сократительной функций эктодермы, и мышечные отростки в эктодерме становятся самостоятельными мускульными клетками.

Под эктодермой залегает мощно развитая мезоглея. Она составляет наибольшую часть всего тела медузы (см. рис. 57 Б). В виде более или менее толстого слоя мезоглея располагается между эктодермой и энтодермой всех частей тела сцифомедуз, но сильнее всего развита в верхней части зонтика. Мезоглея сцифоидных представля-

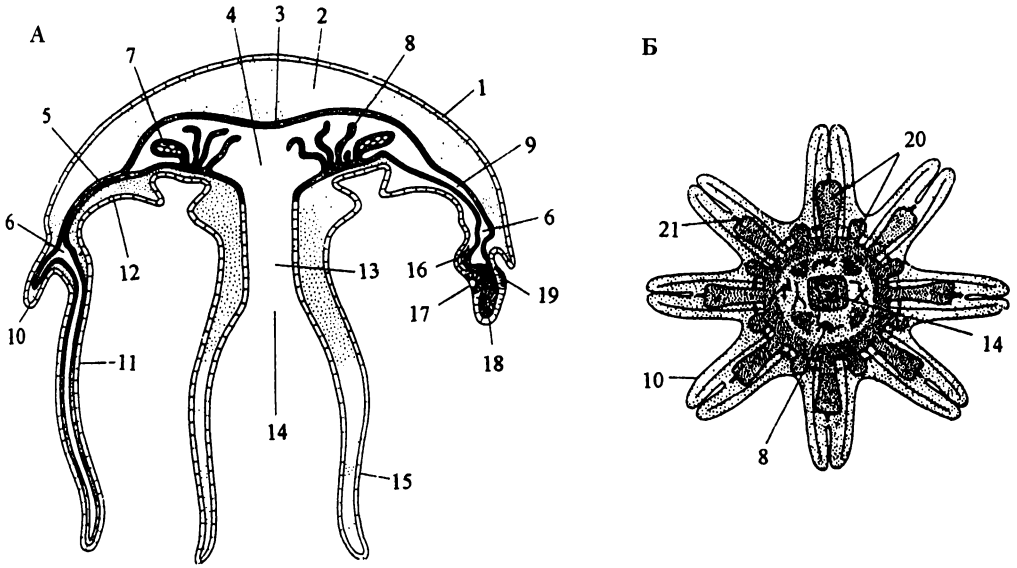


Рис. 57. Схема поперечного разреза сцифомедузы (А) и строение ее личинки эфиры (Б) (Наумов, 1961, с изменениями):
1 — эктодерма эксумбреллы; *2* — мезоглея; *3* — гастродерма; *4* — гастральная полость; *5* — катамальная платинка; *6* — кольцевой канал гастроваскулярной системы; *7* — гонады; *8* — гастральные нити; *9* — радиальный канал гастроваскулярной системы; *10* — краевая лопасть; *11* — щупальце; *12* — эктодерма субумбреллы; *13* — глотка; *14* — ротовое отверстие; *15* — ротовая лопасть; *16* — нервный ганглий; *17* — глаз; *18* — статолиты; *19* — пигментное пятно; *20* — зачатки радиальных каналов; *21* — ропалий

ет собой студенистый, богатый водой, промежуточный слой. Он имеет волокнистую структуру и содержит множество свободных клеток, количествл которых увеличивается с возрастом животного. У ювенильных особей они, вероятно, мигрируют из эктодермы, образуя самостоятельную клеточную популяцию, которая усиленно размножается в процессе роста медузы. Численность клеток у молодых особей увеличивается вдвое каждые двое суток. У взрослых медуз клетки мезоглеи фактически не размножаются (рис. 60).

Возможно, они принимают участие также в транспорте ионов. Благодаря этому количество тяжелого иона сульфата в мезоглее уменьшается по сравнению с окружающей водой, зато накачиваются легкие ионы натрия и хлора. Удельный вес медузы уменьшается, а плавучесть возрастает.

Волокнистость мезоглеи создается благодаря коллагеновоподобным белкам (эластины). Они подобны резине: способны сильно растягиваться, а затем сокращаться до исходного состояния. В результате этого мезоглея служит антагонистом сократительным элементам зонтика медузы.

Субумбреллярная сторона зонтика вогнута, в ее центре располагается ротовое отверстие, окруженное четырьмя эктодермальными ротовыми лопастями. Край у зонтика сцифомедуз имеет розетковидную форму, так как расчленен на отдельные краевые лопасти. Чаще всего их 8 или 16. По краю зонтика помещаются щупальца и произошедшие от них краевые тельца — ропалии (рис. 59). Число щупалец у сцифомедуз колеблется от четырех до нескольких сотен, они располагаются равномерно или собраны в группы. Внутри щупалец проходят отроги гастроваскулярной системы (рис. 58 Б).

Ропалии служат органами чувств сцифо- и кубомедуз (см. ниже). Они сидят между раздвоенными концами краевых лопастей зонтика. Ропалий — недоразвитое

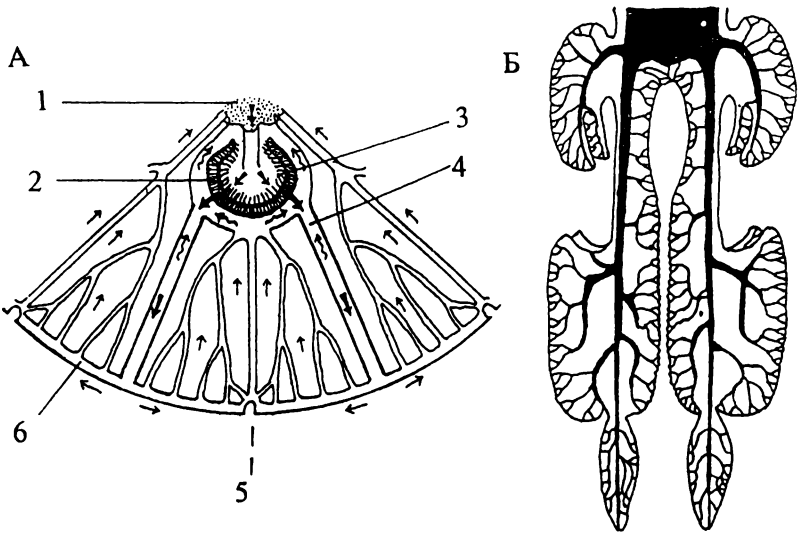


Рис. 58. Строение гастроваскулярной системы у Scyphozoa (Werner, 1993):
А — схема гастроваскулярной системы *Aurelia aurita*; Б — отроги гастроваскулярной системы в ротовых лопастях *Rhizostoma octopus*; *1* — центральный желудок; *2* — гонады; *3* — гастральные нити; *4* — адрадиальный канал; *5* — интеррадиальный канал; *6* — кольцевой канал

щупальце, несущее в своей дистальной части группы известковых конкреций — статолитов. Эктодермальный эпителий краевых лопастей вблизи ропалия, а также эктодерма самого ропалия, имеют чувствительные клетки, способные воспринимать механическое раздражение и передавать их нервной системе медузы. Благодаря этому ропалии играют функцию не только органа равновесия, но и обеспечивают общую координацию сокращения мышц медузы. Стимулирующее влияние на это оказывают расположенные там же глазные пятна, или глазки, по два глазка в каждом ропалии. На эксумбреллярной стороне лежит глазное пятно, представленное многочисленными пигментными клетками, между которыми разбросаны и светочувствительные. На субумбреллярной стороне под слоем эктодермы расположен бокаловидный глазок, состоящий из двух слоев. Внутренний, пигментный, образован эктодермой. Внутри бокала имеются чувствительные элементы. Их нервные отростки направлены наружу, в сторону покрывающей глазок эктодермы. Такой глаз называется инвертированным («перевернутым»).

Нервная система представляет собой субапикальное сплетение нервных клеток. Вблизи ропалиев наблюдается концентрация нервных элементов, образующих в этих местах рыхлые скопления нервных клеток — ганглии. Связь между ганглиями осуществляется через нервную сеть, аналогичную той, что описана для гидрозоев.

Ротовые лопасти, как правило, вытянуты в длину и несут на своей внутренней стороне продольный желоб. Боковые стороны ротовых лопастей могут иметь многочисленные щупальцевидные выросты — дигителлы. У обычной северной медузы *Cyanea capillata* ротовые лопасти свешиваются вниз в виде складчатых занавесей. У корнеротых медуз (Rhyzostomae) они достигают наиболее сложного развития (рис. 58 Б). У представителей этого отряда ротовая лопасть сразу по отхождении от субумбреллы разветвляются надвое. Боковые стороны каждой ветви образуют многочисленные складки и срастаются между собой, но не по всей длине, оставляя отверстия. Концы ротовых лопастей не несут складок и заканчиваются щупальцевидными выростами числом от восьми до нескольких десятков. В каждую лопасть входит отрог

гастроваскулярной системы, которая дает здесь многочисленные ответвления, открывающиеся наружу. Ротовое отверстие у корнеротых зарастает, а его функция переходит к отверстиям на ротовых лопастях. Здесь же, в энтодерме ротовых лопастей, происходит и пищеварение. Это адаптация к пассивному добыванию мелких пищевых объектов.

У большинства сцифомедуз основание ротовых лопастей, срастаясь между собой боковыми сторонами, образует короткую ротовую трубку, выстланную внутри (как и вся остальная поверхность ротовых лопастей) однослойным эктодермальным эпителием. Она имеет в поперечном сечении крестообразную форму и называется глоткой.

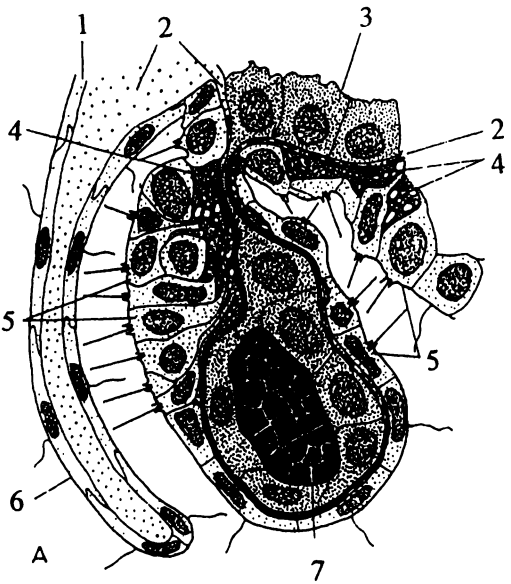


Рис. 59. Строение ропалия Scyphozoa (Werner, 1993): *1* — эктодерма; *2* — мезоглея; *3* — гастродерма; *4* — нервный ганглий; *5* — чувствительные клетки с волосками; *6* — вырост эксумбреллы; *7* — статолиты

Глотка ведет в кишечную полость, выстланную энтодермой. Ее центральная часть — желудок — имеет четыре боковых кармана. В этих местах его стенки образуют многочисленные тонкие выросты: гастральные нити, служащие для увеличения поверхности энтодермы гастральной полости. Слои энтодермального эпителия, выстилающие верхнюю и нижнюю стороны кишечной полости, срастаются между собою так, что остается лишь более или менее сложная система каналов распределительной гастроваскулярной системы. Сросшиеся участки образуют так называемую катамальную пластинку.

Гастроваскулярная система состоит из кратного восьми числа радиальных каналов, впадающих иногда в кольцевой канал по краю зонтика, иногда образующих очень сложную сеть мелких канальцев (анастомозов). Отроги системы каналов заходят внутрь краевых лопастей, щупалец и ропалиев (рис. 58 А).

Большая часть сцифоидных медуз — хищники. Например, обыкновенная медуза наших северных морей *Cyanea capillata* (рис. 62). Диаметр ее зонтика достигает 30–60 см. Ловчие щупальца собраны на субумбрелле в восемь изолированных групп. Четыре ротовые лопасти — широкие, складчатые, сильно сократимые — свисают в

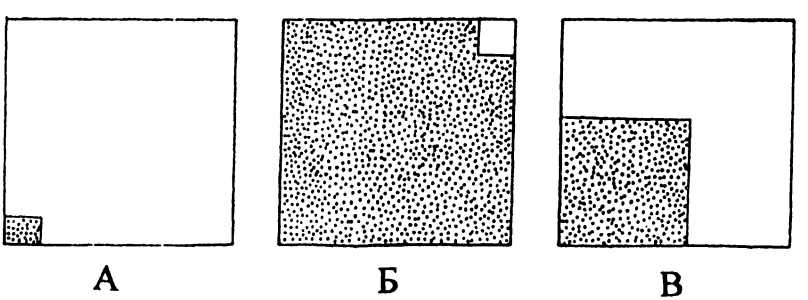


Рис. 60. Доля, занимаемая мезоглеей в объеме тела различных представителей Cnidaria (Werner, 1993): А — Hydrozoa (*Hydra*); Б — Scyphozoa (*Pelagia*); В — Anthozoa (актиния из рода *Metridium*)

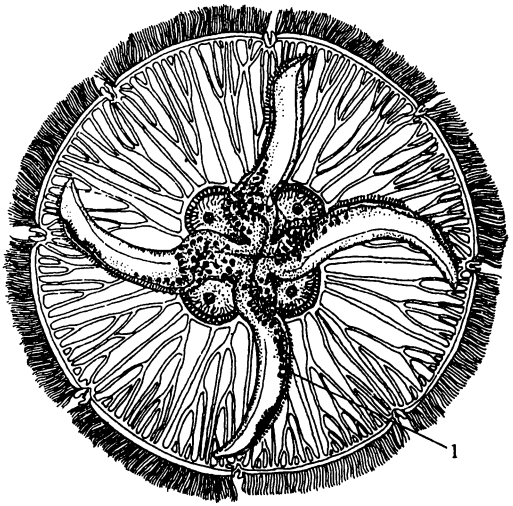


Рис. 61. Отряд Semaeostomae. *Aurelia aurita* (Werner, 1993):
1 — выводковые камеры

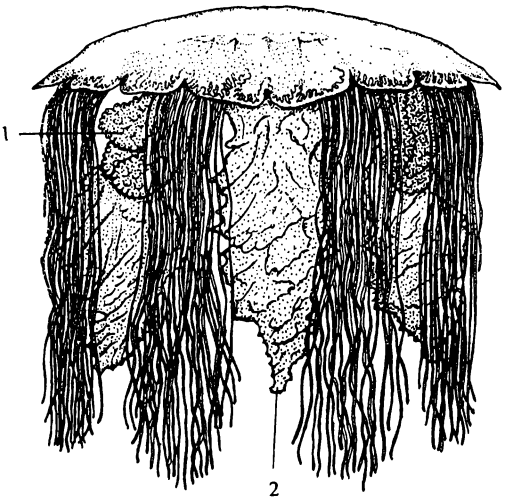


Рис. 62. Отряд Semaeostomae. *Cyanea capillata* (Werner, 1993):
1 — гонады; *2* — ротовые лопасти

воду в виде занавесей. Они все время находятся в движении. Цианея может захватывать и переваривать организмы самой разной величины: от мелких гидромедуз и личинок рыб до крупных взрослых гребневиков и сцифоидных медуз *Aurelia aurita* (рис. 61). Добыча большей частью захватывается щупальцами и затем переносится на ротовые лопасти. Они могут захватывать щупальцами, а затем ротовыми лопастями, такие особи аурелий, диаметр зонтика которых равен и даже больше, чем диаметр зонтика самого хищника.

Добыча таких размеров никак не может быть внесена внутрь колокола цианеи; первые этапы переваривания осуществляются с помощью ротовых лопастей за пределами гастральной полости. У одной особи, имеющей диаметр 15–30 см, в складках лопастей можно обнаружить от трех до семи аурелий, находящихся на разных стадиях переваривания. Длительность переваривания одной особи аурелии, сравнимой по размерам с хищником,составляет 24–32 часа, и весь этот период времени добыча находится вне гастральной полости хищника.

Сложнее обстоит дело с медузой *Aurelia aurita* (рис. 61). Ее личинки (эфиры — см. ниже, а также рис. 57 Б) и молодь — мощные макрофаги. Многие исследователи описывают ущерб, наносимый молодью аурелии рыбным запасам. Они поедают очень большие количества личинок сельди трески, камбалы и др. Одна молодая *A. aurita* в прибрежных водах Ньюфаундленда прежде чем потерять способность к макрофагии, успевает съесть в среднем 450 личинок сельди.

Взрослая *A. aurita* — микрофаг. Считают, что главной ловчей площадкой аурелии служит поверхность эксумбреллы, хотя и субумбреллаа играет в этом отношении некоторую роль. Клетки эпидермиса несут одиночные жгутики. На эксумбрелле их много. Благодаря их согласованной деятельности возникают токи воды, направленные к краям зонтика. В эпидермисе кроме этого имеется много стрекательных и слизистых клеток, из-за чего эксумбрелла покрыта тонким слоем слизи. Образуются водно-слизевые потоки, текущие к краям зонтика и несущие с собою захваченных мелких животных. 98 % пищи беломорской аурелии составляет беспозвоночный зоо-

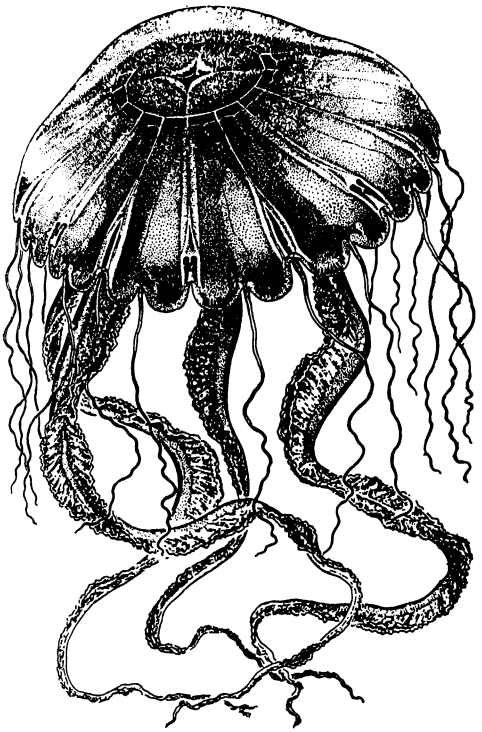


Рис. 63. Отряд Semaeostomae. *Chrysaora helvola* (Наумов, 1961)

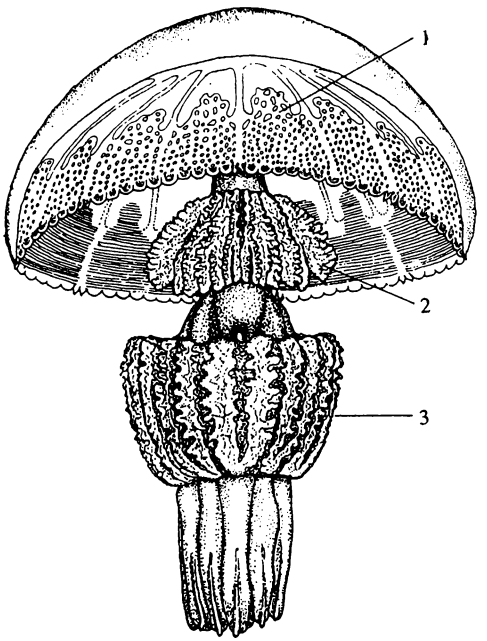


Рис. 64. Отряд Rhizostomae. *Rhizistoma octopus* (Werner, 1993):
1 — зона вторичных кольцевых каналов гастроваскулярной системы; *2* — эполеты; *3* — разрастания ротовых лопастей

планктон. Улавливание добычи облегчается своеобразным способом движения медузы, так называемым «кульбитированием»: медуза как бы кувыркается в воде, облавливая липкой поверхностью эксумбреллы толщу воды.

Пищевые объекты доставляются водно-слизевыми потоками к основанию щупалец, в кольцевую борозду и несутся к отверстиям адрадиальных (неветвящихся) каналов гастроваскулярной системы. Кроме этого пищевые объекты могут захватываться и непосредственно щупальцами или дигителлами.

У корнеротых медуз (Rhizostomae), питающихся микропланктоном и детритом, ротовое отверстие фактически исчезает. Зато ротовые лопасти пронизаны многочисленными порами, ведущими в разветвленную сеть каналов, а оттуда уже в рот и желудок (рис. 64).

Сцифомедузы раздельнополы. Только для рода *Pelagia* установлено наличие гермафродитизма. Половые продукты развиваются в энтодерме и располагаются в карманах желудка. Всегда закладывается восемь желез, которые у некоторых медуз сливаются попарно. Созревшие половые продукты через разрыв стенки попадают в гастральную полость и выводятся через ротовое отверстие. У большинства медуз оплодотворение и развитие яиц происходит во внешней среде, но у некоторых Discomedusae (например, у упоминавшейся неоднократно аурелии) яйца, пройдя через ротовое отверстие и спустившись по желобам ротовых лопастей, попадают в особые впячивания (карманчики). Здесь в течение всего лета можно найти разные стадии эмбрионального развития аурелии — от начальных стадий дробления до покрытых ресничками планул.

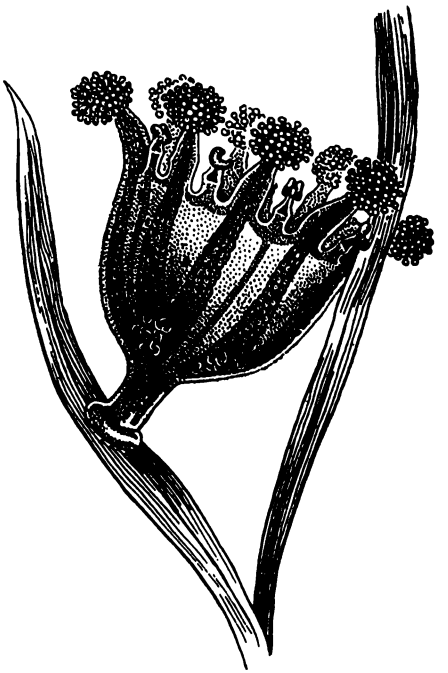


Рис. 65. Отряд Stauromedusae. *Octomanus monstrosus* (Наумов, Пастернак, 1968)

У самцов *Aurelia aurita* из-за отсутствия этих карманчиков ротовые лопасти значительно меньше по величине, чем у самок. Налицо впервые наблюдаемый у животных половой диморфизм.

2. СЦИФИСТОМА

Полипоидная стадия жизненного цикла сцифомедуз называется сцифистома (рис. 66). Она имеет вид радиально-симметричного полипа, тело которого подразделено на чашечку и ножку. В верхней части тела полип несет венчик из сплошных нитевидных щупалец. У очень молодых сцифистом развиты всего два щупальца (не превышая у взрослых, как правило, 16–32).

Оральный конец тела полипа несет четырехугольное ротовое отверстие, расположенное на гипостоме конической формы. Его нижний край служит местом прикрепления щупалец. Ножка сцифистомы расширяется внизу в прикрепительную подошву.

Тело полипа может быть голым или же заключено в трубковидную или коническую хитиновую теку (перисарк) эктодермального происхождения.

Гастральная полость сцифистомы при помощи четырех радиальных септ (перегородок), которые называются тениолями, разделяется на центральную часть и четыре периферических камеры. В верхней части каждой тениоли имеется небольшое отверстие, соединяющее между собой соседние камеры. Тениоли представляют собой двуслойные энтодермальные складки. Внутрь каждой складки со стороны гипостома вдается полость — воронка, выстланная эктодермой. Со дна этой воронки почти по всей длине тениоли тянется мускульный тяж, также имеющий эктодермальное происхождение (рис. 66 Б).

Совокупность тениолей увеличивает внутреннюю поверхность гастральной полости, образуя аналог гастроваскулярной системы, которая не кажется необходимой, учитывая малые размеры сцифистомы. Если вспомнить о том, что распределительная гастроваскулярная система возникает при увеличении тела полипа или медузы, можно предположить, что тениоли — рекапитуляция, свидетельствующая о том, что предки сцифоидных имели значительно более крупную полипоидную стадию.

У подавляющего большинства сцифомедуз сцифистома — одиночный полип, хотя она и может почковаться, отделяя дочерние особи. При некоторых условиях под подошвой сцифистомы может образовываться группа клеток, так называемая подоциста, из которой также развивается дочерняя сцифистома. Однако главная функция сцифистомы — формирование медузоидной стадии жизненного цикла сцифомедуз.

3. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ SCYPHOZOA

Яйцо сцифоидных имеет мало желтка и потому претерпевает полное равномерное дробление. Гаструляция происходит путем инвагинации, деляминации или иммиграции. Образуется планула, покрытая ресничками. В наиболее типичном случае (рис. 63, 67) после некоторого периода свободного плавания планула оседает на грунт своим пе-

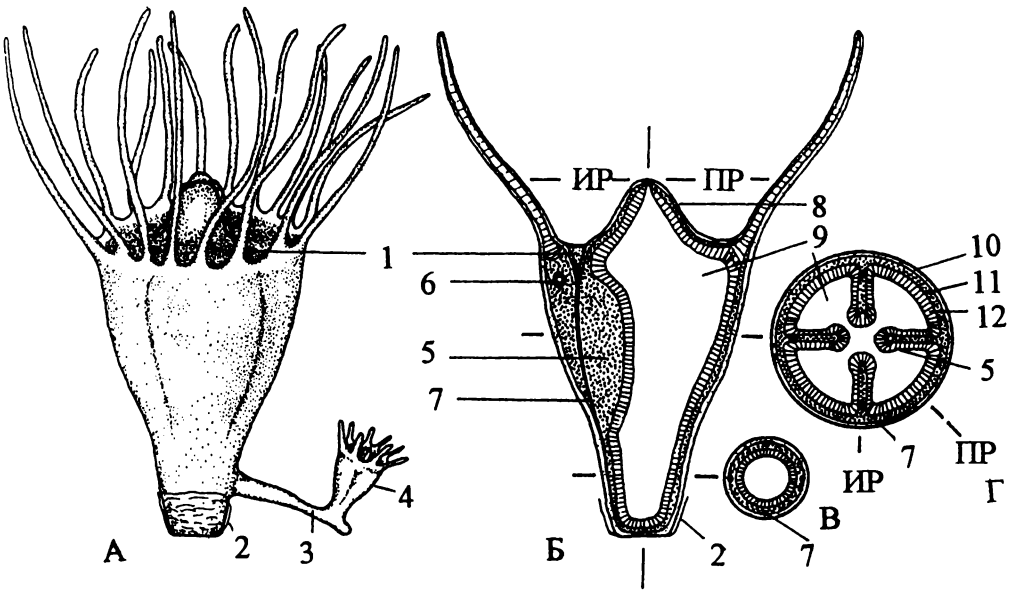


Рис. 66. Сцифистома *Aurelia aurita* (Werner, 1993):
А – общий вид полипа; Б – схема продольного среза; В – схема поперечного среза на уровне чашечки; Г – схема поперечного среза на уровне ножки (ИР – интеррадиус; ПР – перрадиус);
1 – септальная воронка; *2* – перисарк; *3* – столон; *4* – вторичный полип; *5* – гастральная септа (тениоля); *6* – отверстие в тениоли; *7* – септальная мускулатура; *8* – гипостом; *9* – гастральная камера; *10* – эктодерма; *11* – мезоглея; *12* – гастродерма

редним аборальным полюсом, превращаясь в сцифистому. Через некоторое время у нее сразу же под венчиком щупалец возникает зона деления. Это начинается стробиляция. Путем поперечных перетяжек здесь образуются дисковидные тела. Через некоторое время они преобразуются в медузоидные особи, которые отделяются от сцифистомы, достигнув стадии эфиры (см. рис. 57 Б). Различают моно- и полидискоидную стробиляцию. При первой сцифистома образует одновременно только одну эфиру. Лишь после ее отшнурования образуется следующая перетяжка. Полидискоидная стробиляция характеризуется одновременным возникновением нескольких перетяжек. Наиболее сформированная эфира находится на дистальном конце стробилы, тогда как нижележащие эфиры представляют собой последовательный ряд их развития.

Первая из образовавшихся эфир несет на себе венчики щупалец, принадлежащих полипу. Они редуцируются еще до отделения эфиры. После образования некоторого количества эфир щупальца вновь образуются. Когда отделяется последняя эфира, полип некоторое время питается и растет, не стробилируя, как бы делая передышку. Затем процесс стробиляции возобновляется.

Эфира имеет форму восьмилучевой звезды. Она несет зачатки всех органов сцифомедуз, но лишена гонад и зонтика. Постепенно промежутки между краевыми лопастями эфиры (синусы) зарастают, благодаря чему зонтик приобретает дисковидную форму. Только после этого появляются щупальца, а позднее развиваются половые железы.

Типичный жизненный цикл сцифоидных медуз можно описать на примере *Rhopilema nomadica* — нового вселенца из Красного моря через Суэцкий канал в Средиземное море, где она образует огромные скопления в заливе Хайфа.

Оплодотворение у медуз наружное. При температуре воды 20 °С планула развивается в течение нескольких часов. Полипы питаются личинками ракообразных.

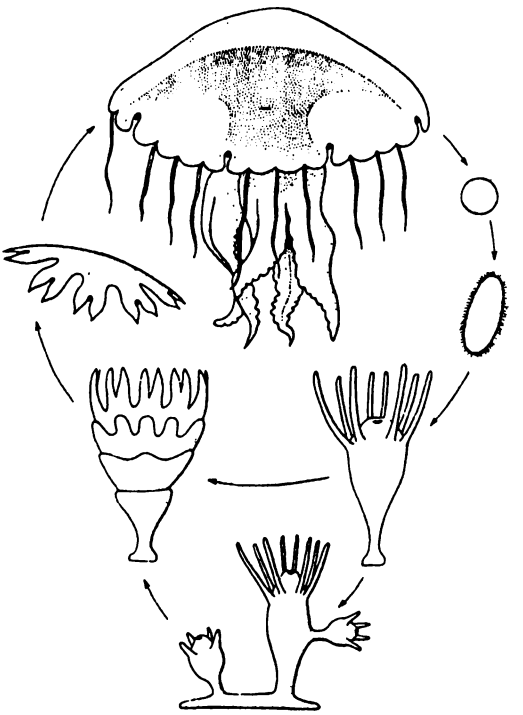


Рис. 67. Жизненный цикл *Chrysaora* (Наумов, 1961)

Полидискоидная стробила образуется в течение 45 суток, затем в течение 7 суток идет собственно стробиляция. Через два месяца эфира превращается в молодую медузу. Интенсивность размножения так высока, что увеличение численности медуз происходит лавинообразно, в результате чего наблюдается так называемый популяционный взрыв. Ропилема — не исключение. Не так давно численность космополитической *Aurelia aurita* в Азовском море в результате его осолонения достигла такой величины, что тысячи тонн ее выбрасывало на берег моря. Это создало серьезную проблему для прибрежного населения. В качестве одного из средств борьбы с загрязнением пляжей гниющими телами медуз предлагалось, например, добавлять их в... цементный раствор. Утверждалось, что прочность раствора от этого возрастает.

У упоминавшейся выше цианеи в Северной Атлантике наблюдается сезонное чередование типов размножения. У них существуют три донные стадии развития: полипы и два типа цист. Среди последних уже упоминавшиеся подоцисты, образуемые сцифистомой, и цисты, образуемые непосредственно планулой (планулоцисты). Из обоих типов цист развиваются так называемые дополнительные полипы. При повышении температуры весной наблюдается образование подоцист и планулоцист. Когда же на переходе от позднего лета к ранней зиме начинается падение температуры, сцифистомы, активно развивавшиеся до сих пор, начинают стробилировать, образуя эфиры.

У сцифоидных, однако, есть все виды уклонений от такого типа жизненного цикла. Так, у медузы *Stygiomedusa fabulosa* под зонтиком располагаются особые овальные тела, в которых обнаружены молодые медузы, отделяющиеся от находящихся здесь же редуцированных сцифистом с монодисковой стробилой. Это аналог живорождения, при котором планула не покидает материнский организм, прямо на нем образуя полипоидную стадию жизненного цикла.

У обитающей в открытом океане *Pelagia*, напротив, полностью исчезает полипоидная стадия (рис. 68). Планула превращается прямо в эфиру. В том и другом случае это адаптация к обитанию над большими глубинами, где планула не имеет возможности осесть на дно для развития сцифистомы.

Наконец, у представителей отряда Stauromedusae (рис. 65, 69) полностью исчезает медузоидная стадия. Из их яиц развиваются лишенные ресничек червеобразные личинки. Последние скапливаются небольшими группами (по 20–30 особей) и, прикрепившись передним концом к субстрату, приступают к ловле добычи при помощи стрекательных клеток. После некоторого периода питания и роста каждая личинка выпочковывает четыре подобные себе маленькие личинки, которые претерпевают метаморфоз. Сначала образуется полип, похожий на типичную сцифистому. Он по-

степенно увеличивается в размерах и превращается в сидячее существо, которое сочетает в себе черты сходства как со сцифистомой, так и с медузой. Тело подразделяется на чашечку и ножку. Ротовое отверстие ставромедуз помещается в срединной части чашечки и имеет четырехугольную форму. Гастральная полость посредством септ разделена на четыре камеры, которые сообщаются между собой посредством интерсептальных отверстий. Внутрь септ вдаются эктодермальные воронки, заканчивающиеся мускульным тяжом, проникающим в ножку.

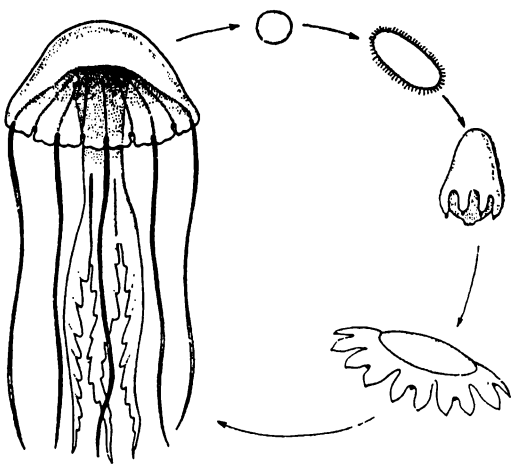


Рис. 68. Жизненный цикл *Pelagia* (Наумов, 1961)

С другой стороны, ставромедузы имеют половые железы, гастральные нити и краевые тела, как медузы. Ротовые лопасти ставромедуз имеют складчатое строение. Есть у ставромедуз отличия как от сцифистом, так и от сцифомедуз. Щупальца их собраны в восемь пучков и сидят на концах рук — выростов края чашечки. Ни у сцифистом, ни у сцифомедуз таких рук нет. Гонады ставромедуз располагаются не на дне желудочных карманов, а на септах, образуя восемь тяжей по боковым сторонам воронок.

Возможно, ставромедуза возникла в результате незаконченной монодисковой стробиляции, в процессе которой у неотделившейся эфиры сформировались гонады.

Курьезным аналогом ставромедуз может послужить своеобразная корнеротая медуза *Cassiopea xamachana*, которая, после отделения от сцифистомы и по достижении величины около 20 мм в диаметре зонтика, ложится эксумбреллой на субстрат и прочно прикрепляется к нему. В таком положении она и остается, вырастая до 24 см в диаметре. Как у всех корнеротых, у нее на ротовых лопастях образуется как бы множество вторичных ртов, открывающихся прямо в гастроваскулярную систему. Мелкие животные, уловленные поверхностью сборчатых «рук», перемещаются к этим отверстиям по секретируемым субумбреллой слизистым тяжам.

☐ Класс 4. Cubomedusae

К этому классу относятся всего 16 видов медуз. В их строении наблюдается ряд черт, сближающих их с гидромедузами (рис. 70, 71). Сходство возникает благодаря наличию у кубомедуз кольцевой складки субумбреллы (велария), подобной или, возможно, гомологичной велуму гидромедуз, а также гонадам эктодермального происхождения. Одновременно у них есть ропалии, но устроенные значительно сложнее, чем у сцифомедуз (рис. 72). Это объясняется их значительно большей двигательной активностью (см. ниже). Для кубомедузы характерна строгая четырехлучевая симметрия. Они имеют четыре гастральных кармана с гастральными нитями (подобно сцифомедузам), четыре пучка щупалец (у *Carybdea alata* и *Tripedalia* просто четыре щупальца, а у *Carybdea marsupialis* — лишь два щупальца), четыре гонады, которые сидят не на дне гастральных карманчиков, а на разделяющих их септах. Ротовые лопасти представляют собой просто треугольные выросты рта. Размеры медуз от 1 до 5 см, лишь у *Carybdea alata* — до 25 см.

У Cubozoa наблюдается разделение эпителиально-мускульных клеток на покровные и мускульные. Кубомедузы — самые мощные пловцы среди медуз. Их велярий

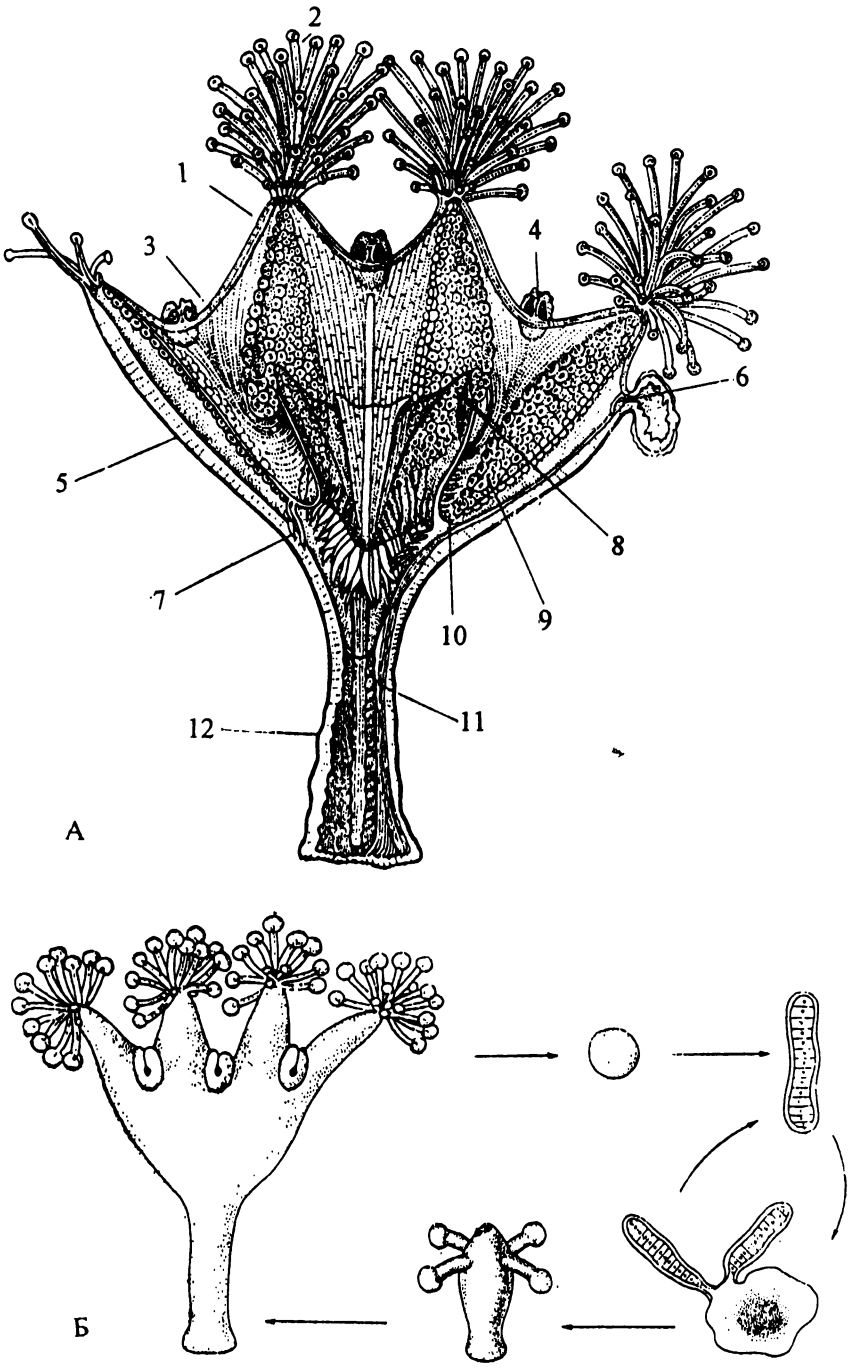


Рис. 69. Строение (А) и жизненный цикл (Б) ставромедузы *Haliclystus auricula* (Наумов, 1961): *1* — рука; *2* — головчатые щупальца рук; *3* — синус между руками; *4* — ропалиоид; *5* — чашечка; *6* — интерсептальное отверстие; *7* — гастральные нити; *8* — ротовая лопасть; *9* — гонада; *10* — дно воронки; *11* — мускулатура ножки; *12* — ножка

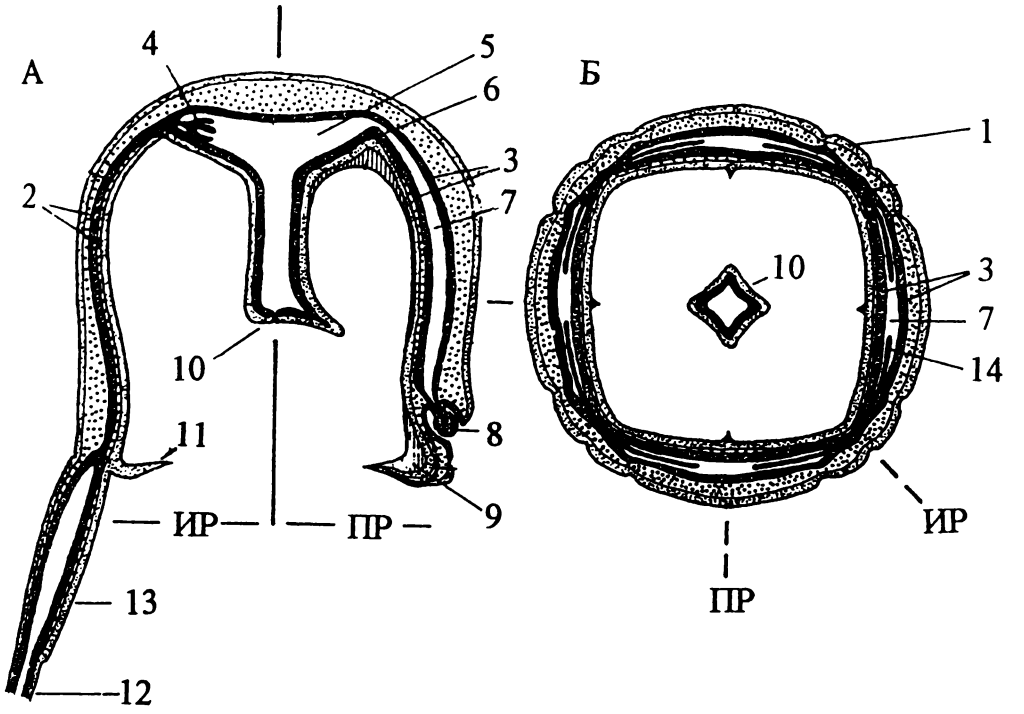


Рис. 70. Класс Cubozoa. Схема строения медузы (Werner, 1993):
ИР – интеррадиус; ПР – перрадиус; *1* – эктодерма; *2* – мезоглея; *3* – гастродерма; *4* – гастральные нити; *5* – гастральная полость; *6* – отверстия, ведущие в гастроваскулярную систему; *7* – карманы гастроваскулярной системы; *8* – ропалий; *9* – уздечка (френулюм); *10* – манубриум; *11* – кольцевая мускульная складка веларий; *12* – щупальце; *13* – педалиум; *14* – гонада

может сокращаться с частотой 120–130 раз в минуту, давая возможность проплыть за это время 3–6 м.

Кубополипы мелкие, 1–4 мм, без скелета, но имеют что-то вроде хитинового чехольчика, одевающего подошву (зачаток или рудимент перисарка) (рис. 73). Гастральная полость цельная, имеется гипостом, окруженный венчиком многочисленных тонких головчатых щупалец. Полипы способны к своеобразному ползанию, заякориваясь за грунт щупальцем. Питаются веслоногими рачками, нематодами, личинками беспозвоночных.

Жизненный цикл несколько отличается от такового у других книдарий (рис. 74). Из планулы развивается кубополип. Он способен к бесполому размножению, которое осуществляется отпочковыванием сбоку вторичных полипов. После нескольких циклов бесполого размножения начинается метаморфоз, который сводится к тому, что щупальца сдвигаются, образуя четыре пучка, основания которых превращаются в сенсорные тела — ропалии (см. рис. 70). Одновременно между ними развиваются дефинитивные медузные неголовчатые щупальца. После этого полип, превратившийся в медузу, отрывается и уплывает. Следовательно, в данном случае полипоидная стадия служит личинкой кубомедузы.

Главная область распространения кубомедуз — вокруг Филиппин и у Восточного побережья Австралии. Но они встречаются и в Карибском море, и в других суб- и тропических водах. Наиболее широко распространена *Carybdea rastoni*: от южного

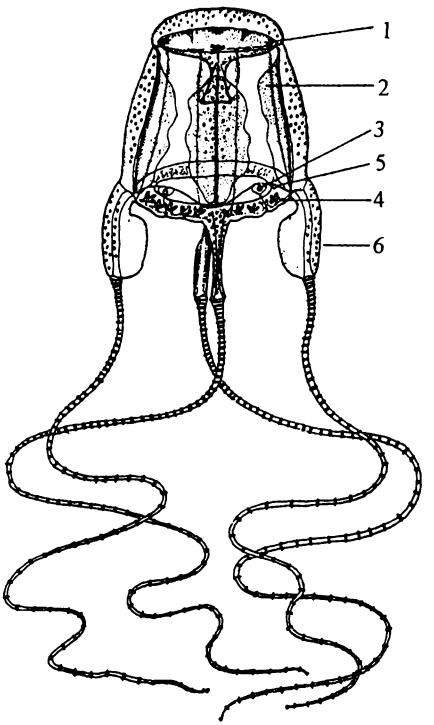


Рис. 71. Морфология кубомедузы *Caribdea marsupialis* (Werner, 1993):
1 — гастральные нити; *2* — гонады; *3* — ропалии; *4* — нервное кольцо; *5* — канал велария (часть гастроваскулярной системы); *6* — педалий

побережья Австралии до острова Хоккайдо (Япония). *C. marsupialis* встречается в Средиземном море и у Португалии. *Tamoya haplonema* достигает мыса Код у восточного побережья США.

Медузы живут в верхней части материковой отмели (шельфа), до литорали. Глубоководные кубомедузы неизвестны. *Tripedalia cystophora* в Карибском море встречается на отмелях мангровых зарослей, другие виды — у открытых берегов, в бухтах.

Кубополипы попадаются в проливах и каналах мангров на раковинах двустворчатых моллюсков, на дне на малых глубинах. Предпочитают твердый субстрат.

□ Класс 5. Anthozoa

Класс Anthozoa, или коралловые полипы, наиболее богат видами среди прочих Cnidaria. Современная фауна, по данным на 1966 год (Федотов, 1966), насчитывает их более 6000 видов, то есть почти в три раза больше, чем всех остальных представителей типа. Существенно эта картина не изменилась после того, когда выяснилось, что рифообразующих, или герматипных кораллов не 2500 видов, как считали ранее, а лишь 550.

Но, с другой стороны, выясняется, что название классу дано по имени не самой богатой видами группы. Это не случайно, так как герматипные кораллы и возводимые ими постройки — как ископаемые, так и современные, — одно из грандиознейших явлений Природы на нашей планете. По разным оценкам площадь только живых коралловых рифов колеблется от 150 тыс. до 7–8 млн кв. км, причем вторая цифра ближе к действительности. Поистине величайшим творением Природы можно назвать Большой Барьерный риф Австралии, протянувшийся на 2,4 тыс. км.

1. МОРФОАНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Первое, что отличает коралловые полипы от полипов всех остальных книдарий, это в среднем значительно более крупные размеры отдельной особи, хотя диапазон размеров отдельного полипа в пределах класса очень велик. Размеры же одиночных (солитарных) Anthozoa всегда крупнее отдельных особей в колонии. Так, средние размеры облигатно одиночных актиний имеют порядок первых сантиметров (рис. 75), а максимальные — у некоторых Stychodactylidae — до 1 м в поперечнике ротового диска. У Ceriantharia размеры трубок, в которых живут отдельные особи, колеблются от нескольких до 30–40 см, но известны виды, трубки которых достигают 1 м. Современные одиночные склерактинии из рода *Flabellum* конической формы имеют размеры 2–5 см, широко известны представители рода *Fungia*, имеющие грибообразную лепешковидную форму тела, достигающие 40 см и даже более. А среди

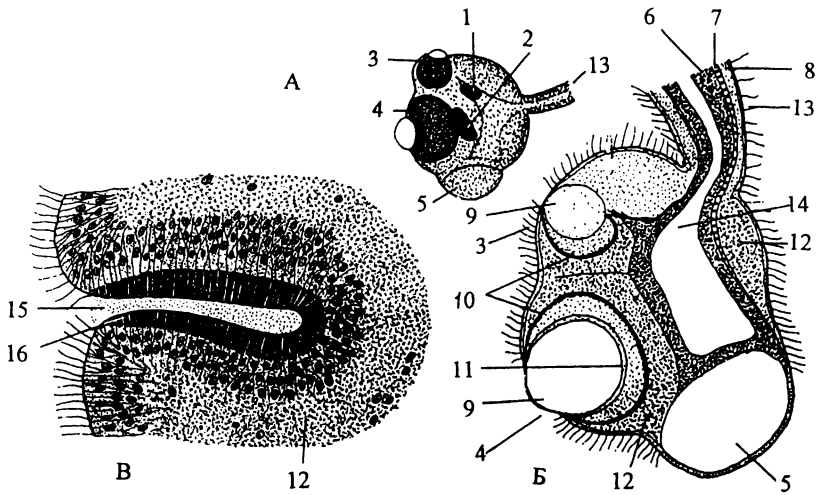


Рис. 72. Органы чувств кубомедуз (Werner, 1993):
А – вид сбоку на ропалий *Tripedalia cystophora*; Б – то же самое, схематический разрез; В – поперечный срез дополнительного глазка *Caribdea marsupialis*; *1, 2* – дополнительные глазки; *3* – проксимальный глаз; *4* – дистальный глаз; *5* – статолит; *6* – гастродерма; *7* – мезоглея; *8* – эктодерма; *9* – хрусталик; *10* – пигментный бокал и сетчатка; *11* – капсула хрусталика; *12* – нервные волокна: *13* – стебелек ропалия; *14* – канал стебелька ропалия; *15* – студенистая субстанция; *16* – пигментные клетки

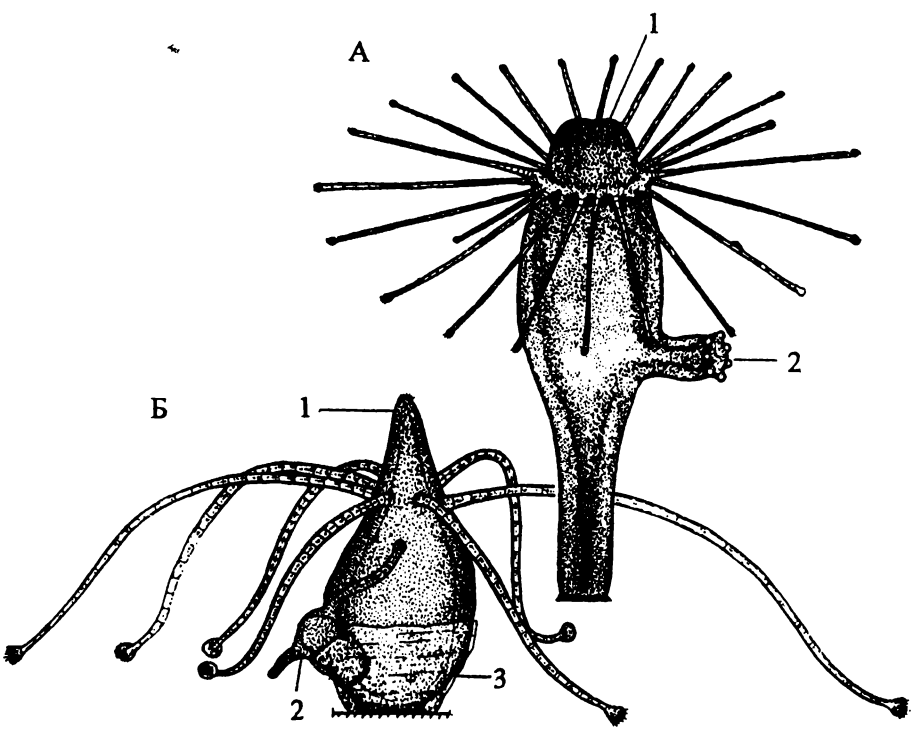


Рис. 73. Морфология кубополипа (Werner, 1993):
А – *Caribdea marsupialis*; Б – *Tripedalia cystophora*;
1 – гипостом; *2* – отпочковывающийся полип; *3* – перисарк

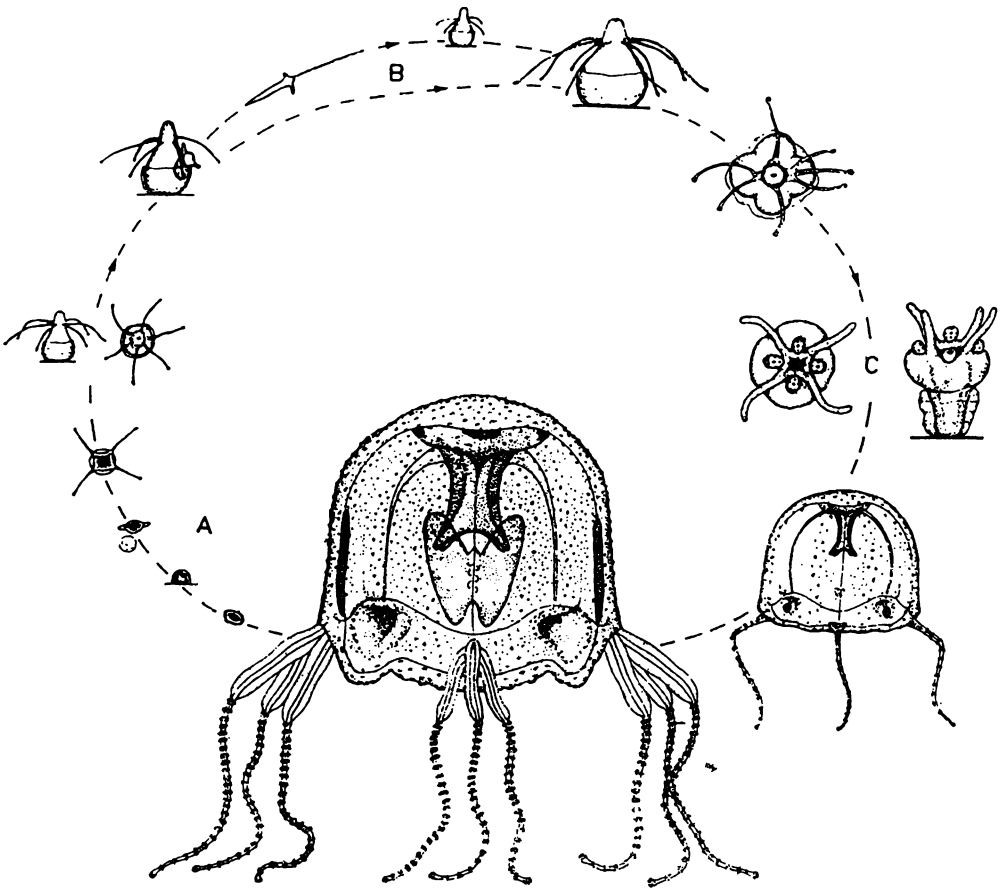


Рис. 74. Жизненный цикл *Tripedalia cystophora* (Werner, 1993)

ископаемых наиболее крупные одиночные формы при высоте до 1 м имели диаметр 20–25 см.

В среднем, если сравнивать с одиночными гидроидными полипами, одиночные Anthozoa превышают их размеры на два порядка, то есть в сотни раз.

Размеры отдельных полипов в колониях Anthozoa заметно меньше, но это явно вторичное уменьшение размеров. Они, как правило, диаметром от долей миллиметра и до нескольких миллиметров. В так называемых псевдоколониях их размеры могут достигать 1–2 см.

Увеличение размеров отдельной особи послужилой причиной выработки целого комплекса приспособлений, обеспечивших такому относительно крупному животному добычу пищи, ее усвоение, распределение питательных веществ и потребление кислорода.

Как уже говорилось, для целентерического животного, устроенного по типу двуслойного мешка, проблема «справедливого» распределения питательных веществ пойманной добычи с необходимостью возникает при увеличении размеров тела и в пределах всего надтипа Coelenterata приспособления для этого всегда одинаковы. Прежде всего они сводятся к возникновению гастроваскулярной системы того или иного строения. Выше описаны такие системы у колоний гидроидных полипов или у

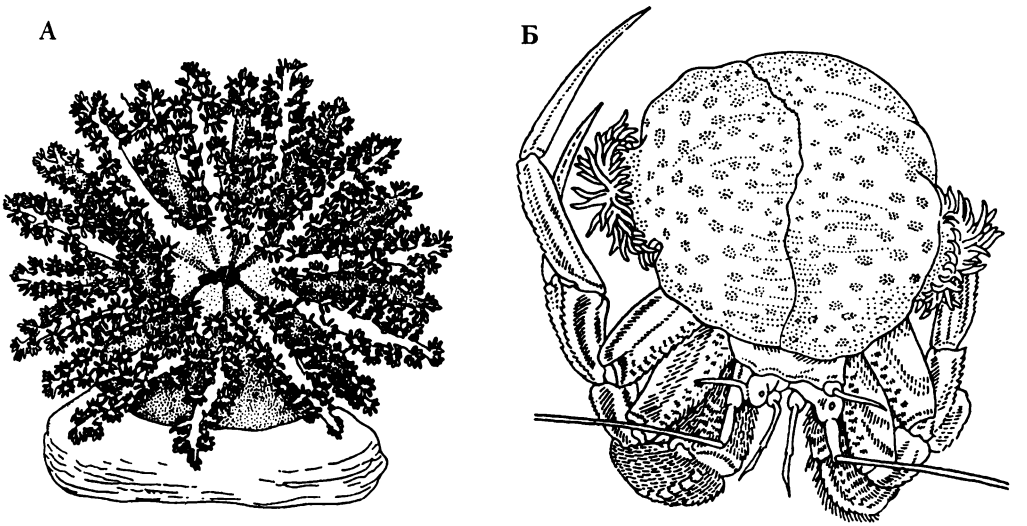


Рис. 75. Класс Anthozoa. Актинии — одиночные коралловые полипы (Заренков, 1988, Werner, 1993): А — *Actineria hemprichi* (диаметр диска *25* см); Б — *Adamsia palliata*, симбионт рака-отшельника *Pagurus prideauxi*

различных медуз. Чем крупнее организм, тем сложнее устроена его гастроваскулярная система (пример — сифоидные медузы или гидроид *Corymorpha groenlandica*).

Своеобразная гастроваскулярная система развивается и у Anthozoa. Внешне их полип почти ничем не отличается от типичного полипа (рис. 76). Большая часть одиночных коралловых полипов имеют хорошо выраженную широкую прикрепительную подошву, которая у актиний может служить для скольжения. Размеры подошвы пропорциональны массе тела животного: чем крупнее оно, тем больше должна быть подошва. Уменьшение относительной поверхности тела при увеличении его размеров само по себе приводит к затруднению газообмена, и это усугубляется потерей той части полезной площади, что отводится на подошву полипа. У зарывающихся видов подошвы нет, зато, как у гидрозоев, образуется пленчатый перисарк, или чехол, образующийся, например, как у *Cerianthus*, из видоизмененных нематоцист.

Коралловые полипы лишены гипостома. Вместо него имеется уплощенный ротовой диск, по краю которого сидят многочисленные полые щупальца. Их число кратно 6 или 8. Ротовой диск несет щелевидный рот, ведущий в эктодермальную глотку (стомодеум), также уплощенную с боков и свисающую в гастральную полость полипа. В одном или обоих «углах» рта может присутствовать (у крупных — обязательно) ресничный желобок, сифоноглиф. Благодаря этому радиально-лучевая симметрия Anthozoa — лишь внешняя; на самом деле их тело бирадиально симметрично (то есть имеет два луча симметрии — при двух сифоноглифах) или билатерально (двусторонне) симметрично — при одном сифоноглифе. Сифоноглиф обеспечивает постоянный приток воды в гастральную полость, а при двух сифоноглифах один из них направляет воду внутрь гастральной полости, а второй — из нее. У актиний *Calliactis parasitica* направление тока воды может меняться на обратное.

Это, несомненно, адаптация для улучшения газообмена между организмом и окружающей средой.

Еще одна функция плоской глотки — обеспечение функционирования гастроцеля, заполненного водой (при его замыкании) в качестве эластичного гидроскелета.

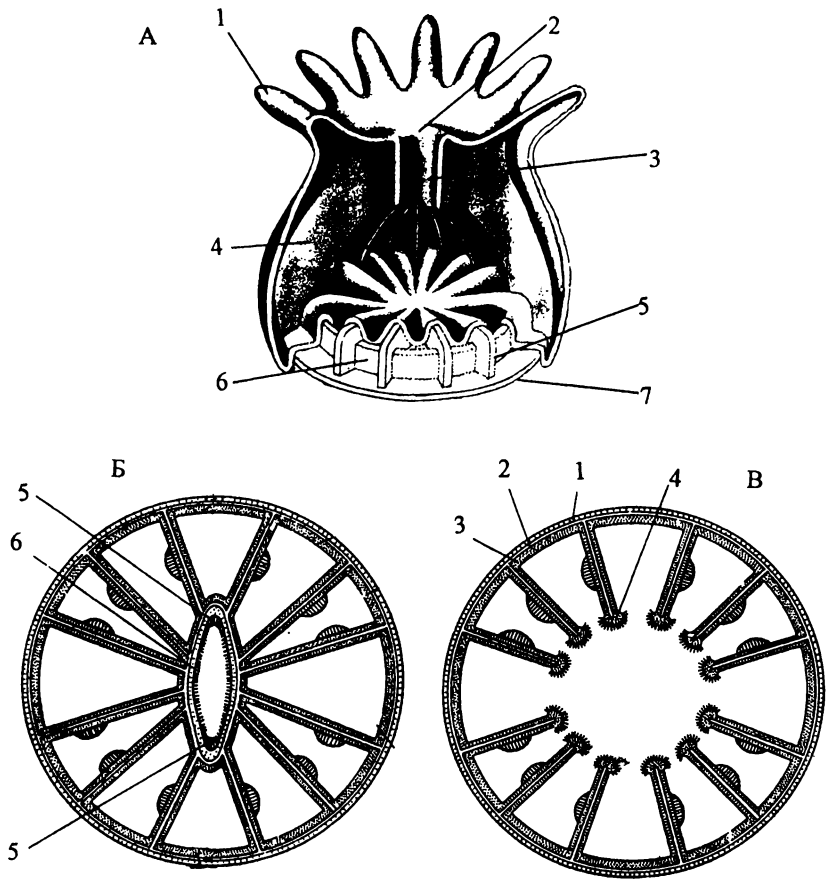


Рис. 76. Схема строения кораллового полипа (Наумов с соавт., 1985, Werner, 1993):
А — основные части тела полипа: *1* — щупальце; *2* — ротовая щель; *3* — глотка (стомодеум); *4* — мезентерий; *5* — септа; *6* — эпитека; *7* — днище; Б, В — поперечный разрез: через глотку (Б) и через гастральную полость (В): *1* — эктодерма; *2* — мезоглея; *3* — гастродерма; *4* — мезентериальный филамент; *5* — сифоноглиф; *6* — глотка

Расправление и вытягивание щупалец у крупного полипа возможно, если вода в гастроцеле остается под давлением и не может выйти наружу. В противном случае актиния хоть и вытянется, но останется лежать на субстрате. Две стороны глотки смыкаются, преграждая выход воде, а это смыкание тем действеннее, чем выше давление воды в гастроцеле. В результате этого гастроцель, заполненный водой, превращается в гидроскелет — опору для локомоторного аппарата актинии.

Гастроваскулярная система формируется благодаря развитию большего или меньшего количества продольных складок, свисающих в полость гастроцеля. Они называются мезентериями или септами (рис. 76 Б, В). Складки многократно увеличивают поверхность гастроцеля. Это, с одной стороны, увеличивает поверхность соприкосновения с водой, содержащей кислород, что компенсирует относительное уменьшение внешней поверхности тела. С другой стороны, увеличивается поверхность соприкосновения с пищей.

Некоторые из мезентериев, так называемые полные, прикрепленные к стомодеуму, имеют в районе рта отверстие, прободающее мезентерий, для облегчения цир-

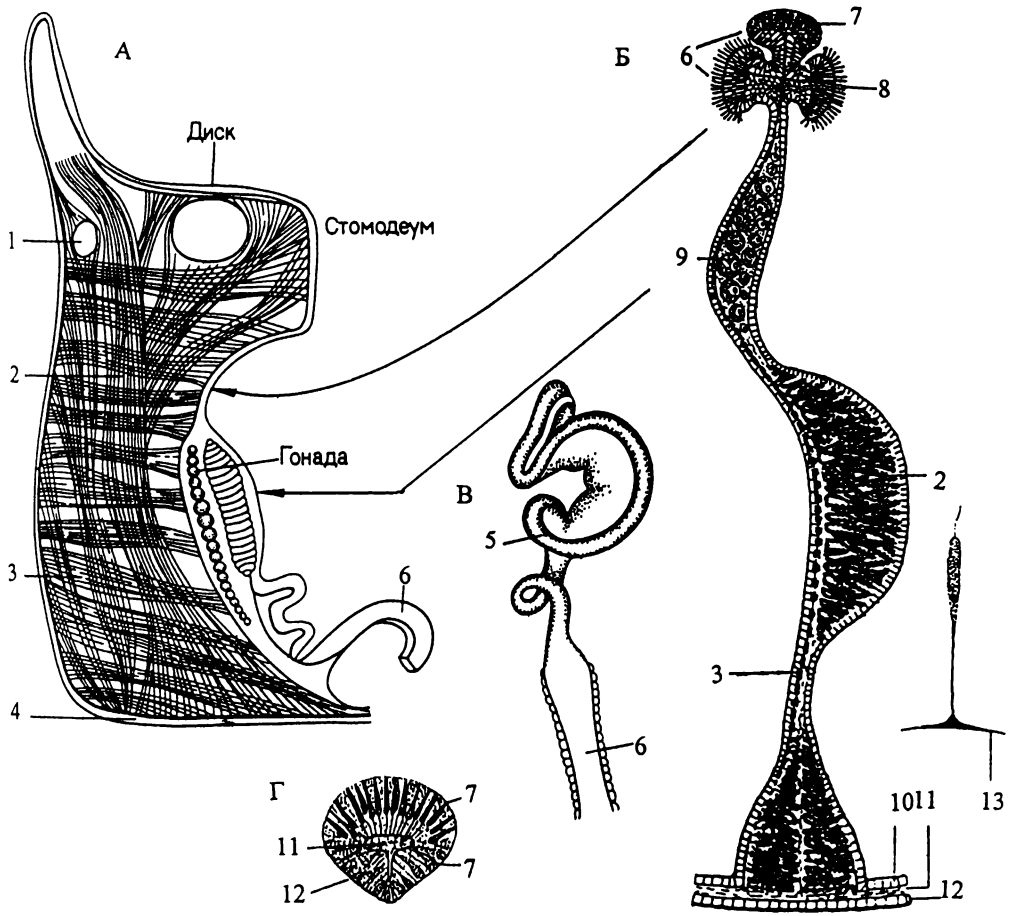


Рис. 77. Строение мезентериальных филаментов Anthozoa (Барнс с соавт., 1992, Werner, 1993): А – схема среза через плоскость мезентерия; Б — схема поперечного среза через мезентерий; В — аконций; Г — поперечный срез через аконций; *1* — отверстие в септе; *2* — продольный мускул; *3* — радиальный мускул; *4* — подошва полипа; *5* — собственно аконций; *6* — мезентериальная нить; *7* — стрекательные и железистые клетки; *8* — скопления жгутиконосных клеток; *9* — гонада; *10* — гастродерма; *11* — мезоглея; *12* — эктодерма; *13* — отдельная эпителиально-мускульная клетка

куляции гастроваскулярной жидкости (аналогичное приспособление имеется у сцифистом в их тениолях). Прочие, неполные мезентерии, к глотке не крепятся.

На поперечном срезе актинии наблюдается картина, аналогичная той, что имеется у гидрополипа *Corymorpha*. Но отличия очень существенны. У Anthozoa клетки гастродермы не «размазаны» по всей ее поверхности, а образуют скопления, закономерно расположенные соответственно их функциям. Это происходит благодаря тому, что края мезентериев представляют собою трехлопастные тяжи (рис. 77 А, Б). Наружные лопасти покрыты клетками энтодермы, несущими реснички, а центральная усажена железистыми клетками. Септы могут нести также специальные ловчие органы — мезентериальные нити или аконции, крепящиеся в нижней части мезентерия (рис. 77 А, В, *6*). Аконции могут закручиваться вокруг добычи и умерщвлять ее.

Здесь же, в мезентериях, развиваются половые клетки. Они всегда приурочены только к неполным септам, где располагаются между мускулом-ретрактором и ме-

зентериальной нитью (рис. 77 А). Среди Anthozoa имеются как раздельнополые, так и гермафродитные формы. В последнем случае, как правило, клетки обоих полов у данной особи не встречаются одновременно. Обычно полип сначала функционирует как самец, а потом — как самка (так называемая протандрия). Если же такое случается, то мужские и женские клетки локализованы в разных местах гастральной полости.

У актинии *Bunodactis stella*, обитательницы Баренцева моря, женские половые клетки образуются из эпителиальных клеток энтодермы септы. Энтодермальные клетки, ставшие на путь превращения в половые элементы, теряют свою вытянутую форму. Если ранее они своим основанием лежали на мезоглее, а противоположным были обращены в гастральную полость, то теперь они опускаются к основанию эпителиального слоя, округляясь и начиная расти. Обычно же ооциты располагаются в мезоглее на некотором расстоянии друг от друга. Они окружены со всех сторон мезоглеей; лишь с той стороны, которая обращена к энтодерме, остается небольшое отверстие, через которое осуществляется контакт с базальными концами энтодермальных клеток.

Женские половые клетки у этой актинии развиваются заново в каждый период половой активности. Такой способ образования половых продуктов, характерный и для других книдарий, называется диффузным, то есть рассеянным, так как не образуется постоянная оформленная гонада, хотя половые элементы уже объединены своей локализацией именно в неполных септах.

Клеточные элементы тела Anthozoa в основном те же, что и у других книдарий, но расположение их заметно отличается. В противоположность Hydrozoa и Scyphozoa, у которых мощные мышечные пучки образуются за счет эпителиально-мышечных элементов покровов тела, например, в парусе и субумбрелле медуз или в ретракторах (мышцах-сократителях) сцифополипа, коралловые полипы развивают мощные ретракторы септ, замыкателя ротовой щели у актиний (сфинктеры) и т. п. за счет энтодермальных эпителиально-мышечных клеток. Их сократительные волоконца располагаются елочковидно или более сложными складками, благодаря чему их количество в каждой мышце сильно возрастает. Продольные мускулы ретракторы расположены в мезентериях, кольцевые — в гастродерме собственно трубчатого тела полипа между мезентериями. Однако на щупальцах актиний дифференцируется и настоящая эпителогенная мышечная ткань. Складки покровного эпителия, погружаясь в мезоглею, обособляются, отшнуровываются от производящего эпителия. Возникают целые мышечные пласты.

У растущего полипа образование новых мезентериев из исходного числа 6 или 8 первичных билатерально симметрично расположенных протомезентериев, происходит не в любом месте тела, а лишь в меристемных зонах, где сосредоточены интерстициальные клетки-предшественники.

Мезоглея у коралловых полипов развита значительно сильнее, чем у гидро- и сцифополипов. Она толстая, содержит значительно большее количество клеточных элементов, чем у других книдарий.

Поскольку щупальца Anthozoa полые, их мускулатура крепится только между вдавлениями, образующими отрог гастральной полости внутри щупальца. Из-за этого каждой камере гастроцеля, расположенной между двумя септами, соответствует обычно одно щупальце, а возникновение новых щупалец взаимосвязано с возникновением новых пар септ.

Нервная система коралловых полипов развита так же примитивно, как у гидрозоев, что определяется их сидячим образом жизни. Но есть и исключения. Например, морские перья (Pennatulacea) имеют общеколониальную нервную систему, связывающую между собой все отделы колонии. Вероятнее всего, это обусловлено тем, что

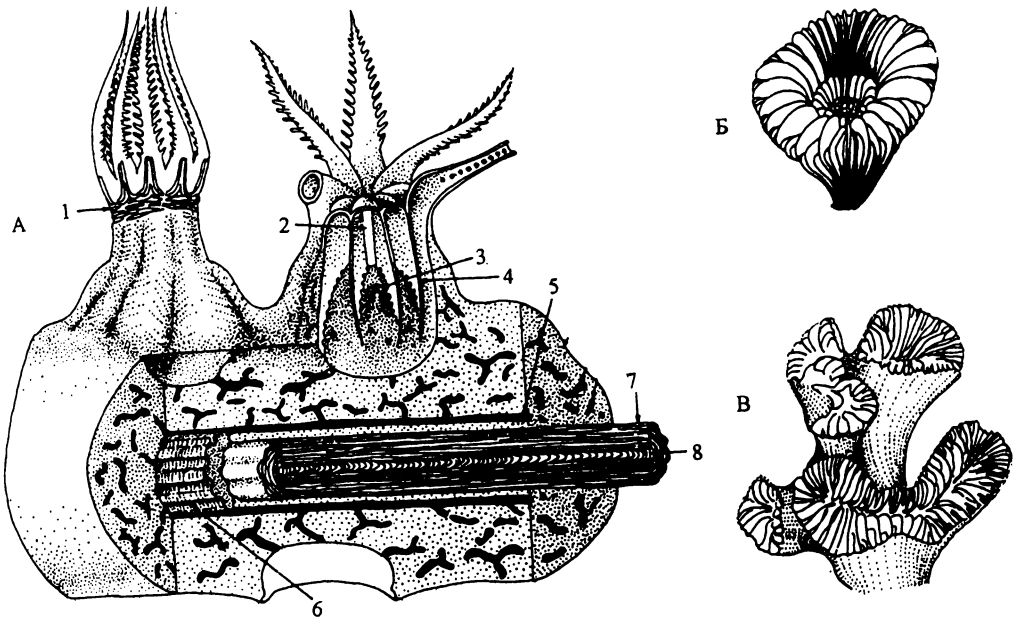


Рис. 78. Строение колонии Anthozoa (А — восьмилучевой коралл Gorgonaria, Б и В — шестилучевые кораллы *Caryophylla* sp. и *Euphylla impricata* соответственно) (Заренков, 1988):
1 — крона из скелетных игл склеритов; *2* — глотка; *3* — гонада; *4* — септа; *5* — канал гастроваскулярной системы; *6* — осевой канал; *7* — осевой тяж скелета; *8* — его центральная осевая струна

среди колониальных Anthozoa морские перья — наиболее подвижны в целом, как колониальный индивидуум. Но и они не имеют специальных органов чувств.

2. СТРОЕНИЕ СКЕЛЕТА

Скелет коралловых полипов демонстрирует очень большое разнообразие форм, способов развития и его локализации. Существуют бесскелетные формы, как Actiniaria — знаменитые актинии, морские анемоны, и формы, образующие огромные биогермы, как герматипные кораллы. Особенности развития и состав скелета имеют важное таксономическое значение.

При описании скелета Anthozoa нужно учитывать: 1) степень его развития; 2) состав скелета; 3) способ развития.

Слабее всего развит скелет у так называемых мягких кораллов, альционарий (отряд Alcionacea). Они не имеют центрального или осевого скелета. Многочисленные склериты или беспорядочно разбросаны в толще мезоглеи, или образуют корковый слой непосредственно под эктодермальным слоем клеток. Реже склериты сливаются между собой, образуя вокруг полипов изящные трубочки.

У морских перьев (отряд Pennatulacea) скелет состоит из многочисленных известковых спикул в виде палочек и игл, обычно имеющих три продольные ребрышка. Кроме спикул, формирующих, как правило, корковый слой колонии, имеется и осевой скелет, состоящий из концентрических роговых пластин, пропитанных карбонатом кальция.

У горгонарий (отряд Gorgonacea), или роговых кораллов, скелет тоже состоит из закладывающихся в мезоглее известковых спикул, но в виде покрытых бугорками палочек и чешуек. Но более всего для них характерен осевой скелет, пронизывающий ствол и ветви колонии (рис. 78 А). В простейшем случае в его образовании участвуют

те же известковые спикулы, соединенные между собой промежуточным веществом. У большинства же горгонарий осевой скелет слагается из концентрических роговых пластинок, лежащих в мезоглее. Эти роговые пластинки обычно пропитаны известью.

Среди горгонарий есть виды, у которых роговое вещество отсутствует совсем. У них осевой скелет слагается лишь из крепко спаянных друг с другом известковых спикул. Такой скелет присущ видам рода *Corallium*, давшему имя всем коралловым полипам. К нему относится знаменитый красный или благородный коралл — *Corallium rubrum*. Его скелет имеет окраску от почти белого до красного благодаря окиси железа, содержащегося в нем. Благодаря ей, а также из-за того, что скелет коралла хорошо держит полировку, он широко используется как сырье для ювелирных изделий. Относится к самоцветам биологического происхождения, как и жемчуг.

Совсем по-другому устроен скелет так называемого «черного коралла», также используемого ювелирами, *Anthipathes salix* (отряд Anthipatharia). Его скелет — пластинчатый композитный материал, состоящий из волокон хитина и неволокнистого белка. Волокна хитина спирально закручены против часовой стрелки в пределах слоя. Просветы между отдельными слоями очень малы, из-за чего скелет очень плотен и хорошо полируется.

У всех описанных выше кораллов скелет образуется внутри, в мезоглее. У так называемых синих кораллов *Heliopora coerulea* (отряд Coenothecaliida или Helioporida) и органчика *Tubipora musica* (Stolonifera) из подкласса Alcyonacea (восьмилучевые кораллы), а также у всех представителей отряда Scleractinia (подкласс Zoantharia) скелет наружный. Лучше всего его образование изучено у склерактиний (рис. 78 Б, В).

Мутуализм (форма симбиоза, при котором взаимоотношения между разными формами живых организмов взаимовыгодны) с одноклеточными водорослями очень широко распространен среди беспозвоночных, особенно среди книдарий, но у склерактиний он играет особенно важную роль. Именно благодаря их мутуализму со жгутиконосцем *Symbiodinium mycroadriaticum* (Dinoflagellata) и возникли огромные коралловые рифы.

Так же, как и многие другие книдарии, склерактинии имеют перисарк, одевающий их тело снаружи. Он состоит из вещества, сходного с хитином. Этот хитиноидный покров в виде очень тонких нитей (около стотысячной миллиметра в поперечнике) вырабатывается на наружной стороне эктодермальных клеток в нижней части тела склерактиний. Нити сплетаются между собой в род густой сеточки. На них отлагаются первые кристаллики углекислого кальция, которые вскоре сливаются в сплошной тонкий слой, окружающий основание полипа.

Исходные вещества для образования углекислого кальция всегда имеются в море в достаточных количествах. Это ионы кальция и двуокись углерода. Кальций по весу занимает в морской воде седьмое место после кислорода, водорода, хлора, натрия, магния и серы. В каждом килограмме морской воды содержится 0,4 г кальция. Углекислый газ содержится в атмосфере, правда, в небольшом количестве — всего 0,03 % от объема других газов. Между воздушной и водной средами происходит постоянный интенсивный обмен: в обоих направлениях перемещаются газы, влага и тепло. Значительная часть углекислого газа поглощается океаном и растворяется в его водах. Некоторое количество двуокиси углерода образуется и в самом океане в результате дыхания живых организмов. Подсчитано, что в морской воде содержится в 60 раз больше углекислого газа, чем в атмосфере. Новые порции газа, которые поступают в атмосферу в результате извержения вулканов, дыхания наземных животных тоже переходят в морскую воду. Океан также непрерывно пополняется кальцием, который поступает вместе с речным стоком и в результате размыва горных пород в виде самых различных соединений. В морской воде кальций и двуокись углерода в конце концов дают углекислый кальций.

Двуокись углерода в морской воде образует угольную кислоту:

$$H_2O + CO_2 \leftrightarrow 2H_2CO_3\ (1\ \%)$$

Это непрочное соединение может существовать только в водном растворе, распадаясь на ионы:

$$H_2CO_3 \leftrightarrow 2H^{++} + HCO_3$$

При взаимодействии Ca^{++} и HCO_3 образуется кислая углекальциевая соль (гидрокарбонат кальция):

$$Ca^{++} + 2HCO_3 \leftrightarrow 2Ca(HCO_3)_2$$

Это вещество растворимо в воде, но и оно не отличается прочностью и легко превращается в нерастворимый карбонат кальция:

$$Ca(HCO_3)_2 \leftrightarrow 2CaCO_3 + H_2O + CO_2$$

При избытке двуокиси углерода реакция сдвигается влево (в сторону образования растворимого гидрокарбоната), а при уменьшении в растворе количества углекислого газа — вправо, при этом выпадает в осадок карбонат кальция.

Эта цепь реакций все время находится в неуравновешенном состоянии из-за непрочности промежуточных соединений и слабости угольной кислоты. После выпадения кальция в осадок цепь замыкается, так как при этом образуется исходные вещества — вода и двуокись углерода, которые снова вступают в реакцию.

Сдвиг реакции в ту или иную сторону зависит от целого ряда внешних причин, в первую очередь от температуры воды. В холодной воде растворимость углекислого газа увеличивается. С возрастанием ее концентрации углекислый кальций из осадка начинает переходить в растворимое состояние, превращаясь в гидрокарбонат кальция, и вся реакция сдвигается влево.

Между клетками наружного покрова склерактиний и тончайшей известковой оболочкой остается узкое пространство, заполненное хитиновой сеточкой. Промежуток между живыми тканями и скелетом настолько мал, что его можно обнаружить только с помощью электронного микроскопа. Гидрокарбонат кальция (как, впрочем, и другие растворенные в морской воде вещества) свободно проникают в эту полость через оба слоя клеток вместе с морской водой. С наступлением светлого времени суток содержание двуокиси углерода в этом узком пространстве понижается вследствие ее изъятия фотосинтезирующими симбиодиниумами. Это приводит к перемещению раствора гидрокарбоната кальция, который переходит в нерастворимую нормальную углекальциевую соль, тут же оседающую на хитиновых нитях в виде кристаллов минерала арагонита. Эти кристаллики располагаются по направлению нитей подобно бусам, затем они сливаются друг с другом, преобразуясь вскоре в отдельные структурные элементы скелета кораллов.

Концентрация двуокиси углерода в морской воде зависит и от ее температуры, и от поступления этого вещества извне. В умеренных и полярных морях обитает множество моллюсков с раковинами и известковых водорослей, однако после их гибели известковый скелет вследствие насыщенности холодной морской воды угдекислотой быстро разрушается и переходит в растворимое состояние. Растворение извести здесь идет быстрее, чем ее накопление, поэтому для этих районов Мирового океана значительно менее характерны осадочные породы, богатые углекислым кальцием.

В тропиках физические условия благоприятствуют отложению извести, поэтому многие обитающие здесь организмы имеют мощный известковый скелет, который после их гибели долгое время сохраняется.

Герматипные кораллы благодаря мутуализму с зооксантеллами приспособились направлять и интенсифицировать эти химические превращения.

В течение всего светлого времени суток симбиодиниумы в процессе фотосинтеза быстро и непрерывно изымают из тканей кораллов двуокись углерода: как ту, что проникает в коралл из морской воды, так и образующуюся в процессе дыхания самих кораллов. Благодаря этому содержание двуокиси углерода во внутренней среде организма коралла снижается, что способствует сдвигу химической реакции в сторону осаждения извести, то есть кальцификации. Прямыми наблюдениями показано, что скорость образования скелетов у герматипных кораллов идет примерно в 10 раз быстрее, чем у агерматипных, лишенных симбионтов. В ночное время рост кораллов резко замедляется, так как фотосинтез прекращается. Физиологическая активность скелетообразования лежит как раз в том диапазоне температур, при котором интенсивность фотосинтеза максимальна (25–27 °С).

О масштабах деятельности коралловых полипов говорят следующие цифры. Общая продуктивность коралловых рифов, выраженная в количестве углекислого кальция, поглощаемого кораллами в единицу времени на единицу морского дна, составляет около 1 кг на квадратный метр в год, а скорость роста кораллов может колебаться от 0,5 до нескольких сантиметров в год, составляя в среднем при нормальных условиях жизнедеятельности кораллов 1 см в год. Если пересчитать все данные о количестве осаждаемого углекислого кальция на всю площадь, занимаемую коралловыми рифами, получится упоминавшийся выше диапазон от 150 млн до 7–8 млрд тонн углекислого кальция, осаждаемого каждый год кораллами в Мировом океане.

Большое разнообразие скелетов в пределах класса как по степени их развития, так и по составу и способам образования, позволяет предположить, что в филогенезе коралловых полипов разные формы скелетов в разных группах возникали неоднократно и независимо друг от друга.

Не менее, чем одиночные полипы, разнообразны по размерам и формам их колонии. У Scleractinia, например, они варьируются от простых корок до сложнейших, причудливых форм, а размеры — от сантиметров до метров.

Форма склерактиний варьируется не только от вида к виду, но и у данного вида форма колонии — в зависимости от условия существования — может изменяться в очень широких пределах. Именно поэтому ревизия видового состава герматипных кораллов, как это выше упоминалось, позволила уменьшить количество их видов почти в 5 раз (от 2500 до 550 видов). Разнообразие форм колоний характерно и для других представителей Anthozoa. Так, у горгонарий и альционарий насчитывается не менее 25 типов ветвления колоний.

С другой стороны, полиморфность особей внутри колонии выражена не так сильно, как у гидрозоев. У горгонарий и альционарий наблюдается диморфизм, при котором одни полипы — аутозоиды или кормящие полипы — добывают пищу, а другие — сифонозоиды, служат для обеспечения циркуляции воды в теле колонии.

У морских перьев тело колонии состоит из ствола — разросшегося и сильно видоизмененного первичного полипа, и полипоидного отдела, несущего аутозоиды и сифонозоиды.

У склерактиний полиморфизма нет вообще. Напротив, у многих герматипных кораллов наблюдается тенденция к объединению колонии в единый организм. Это хорошо прослеживается на шаровидных колониях. Так, колония фавий (род *Favia*) имеет вид полушария с ячеистой поверхностью. Каждая ячейка — это чашечка полипа. Полип сидит внутри нее и похож на маленькую актинию: в его центре имеется рот, окруженный венчиком щупалец. У некоторых видов из рода *Coelorae* в чашечке сидит не один, а два-три полипа. Такая чашечка имеет не округлую, а вытянутую форму, рты полипов расположены в один ряд и окружены общим венчиком щупалец.

Трудно установить, какому кораллу принадлежит какое щупальце. У представителей рода *Lobophyla* в ряд сидят уже десятки полипов, границы между отдельными полипами утрачиваются еще больше, так как у некоторых соседних особей рты сливаются в общую щель. Наконец, у кораллов из рода *Meandrivia* все полипы сливаются воедино. Колония имеет вид полушария, по поверхности которого проходят причудливо извивающиеся борозды, что придает кораллу вид мозга (отсюда его название — «мозговик»). По центру борозды проходит сплошная щель, образовавшаяся из слившихся ртов полипов, а по сторонам этого единого рта колонии сидят щупальца. У мозговиков вообще невозможно установить границы полипов — вся колония превратилась в единый организм.

Возникновение колонии требует усиленного развития общеколониальной распределительной — гастроваскулярной — системы. У морских перьев, например, она состоит из двух частей: центральной и периферической. Первая представлена четырьмя основными продольными каналами, пронизывающими всю колонию. Два из них — продолжение радиальных каналов гастральной полости первичного полипа, а два других — вторичные образования. Периферическая система состоит из сложной густой сети каналов, связывающих между собой гастральные полости отдельных полипов. Каналы периферической системы открываются в основные продольные каналы колонии.

Еще сложнее она у герматипных кораллов, достигающих крупных размеров. Количество полостей в скелете колонии этих кораллов очень велико, но расположены они довольно упорядочено. В их размещении, например, у *Acropora*, прослеживается радиальная сисметрия. Полости образуют концентрические окружности, так как соединены между собой. Внутри этой системы полостей существует довольно правильная иерархия, позволяющая выделить целых пять подсистем. В центре каждой веточки акропоры, вдоль ее оси, идет аксиальный канал, служащий продолжением гастральной полости аксиального (то есть сидящего на конце продольной оси ветви) полипа-кораллита. Его мезентерии прослеживаются на протяжении нескольких сантиметров вдоль канала. Далее следуют два концентрических круга полостей, образующих приросты аксиального кораллита. И так далее. Полости в колонии выстланы живой тканью и служат для прохода аконций, длина которых может примерно в 10 раз превышать длину кораллита.

Инъекция красителя или взвеси частиц угля в жидкости позволяет обнаружить, что жидкость, заполняющая внутренние полости колонии, находится в движении. Ее течение идет к верхушке ветви по ее стороне, обращенной в толщу воды, а от верхушки к основанию — по стороне, обращеной к субстрату.

Наличие упорядоченного тока жидкости служит фактором, интегрирующим колонию в единое целое, демонстрируя, что она — не просто результат недоведенного до конца бесполого размножения, то есть колония индивидуумов, а настоящий колониальный индивидуум.

3. РИФЫ И РИФООБРАЗОВАНИЕ

Сообщества коралловых рифов (рис. 79) формирует одну из важнейших экосистем Мирового океана и планеты в целом. Необычайно высокая продуктивность этих сообществ, формирующаяся круглогодично независимо от концентрации биогенных элементов (то есть фосфора, азота, кремния и др.) омывающих вод, делает их основой существования чрезвычайно плотных сообществ зообентоса и рыб. А последние служат источником питания населения прибрежных стран. Рифы оказывают важнейшее влияние на продуктивность прилегающих вод путем пополнения их детритом и взвесью.

Основу рифа составляют не только кораллы, но и все остальные животные, интенсивно отлагающие известь (фораминиферы, водоросли). В результате в них кон-

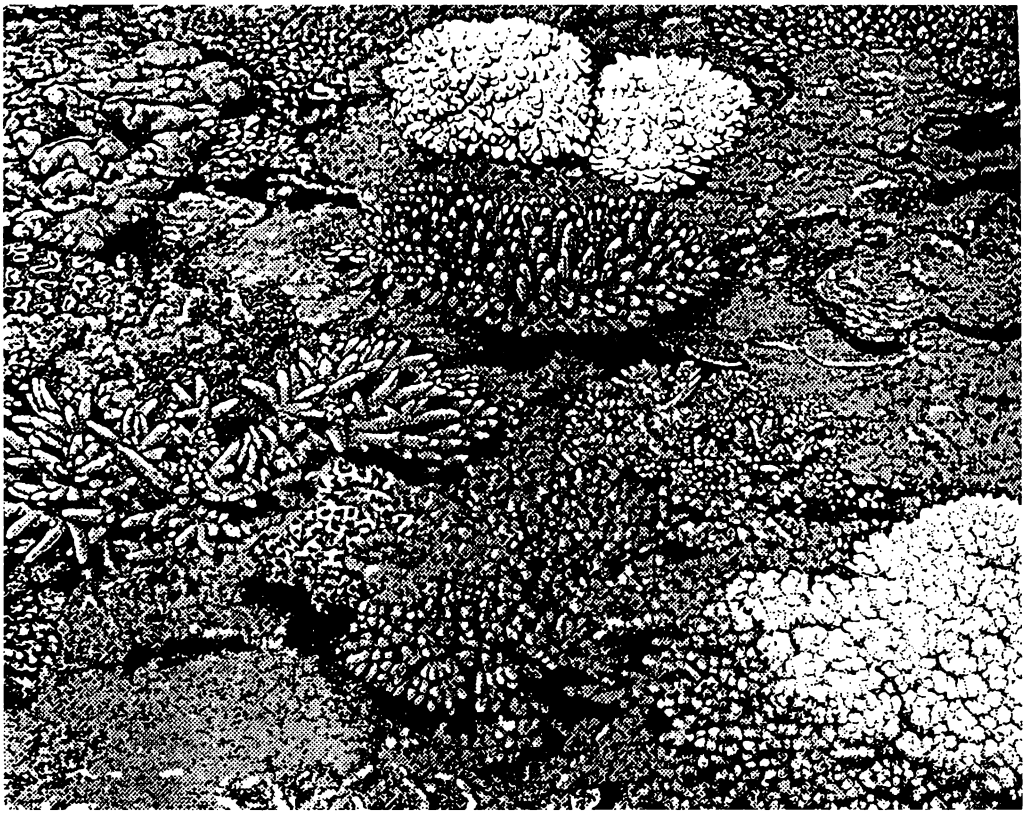


Рис. 79. Участок кораллового рифа (Werner, 1993)

центрируется более половины всего известкового материала, оседающего на дно из вод океана. Однако ведущую роль в этом процессе играют все-таки герматипные кораллы.

Наиболее интенсивно процесс рифообразования идет на глубинах не более 45 м. Лимитирующим фактором служит предел проникновения солнечных лучей в море, без чего невозможен фотосинтез для зооксантелл.

Ведущую роль в образовании рифов играют 10–15 руководящих форм мадрепоровых кораллов (из отряда Scleractinia) и 1–2 вида гидрокораллов (отряды Milleporina и Stillasterina из класса Hydrozoa). Крайне редко преобладают кораллы других таксономических групп, хотя отдельные представители их присутствуют почти всегда. Из других живых организмов довольно много так называемых кораллиновых водорослей, имеющих известковый скелет. На некоторых этапах развития рифа на нем могут преобладать мягкие кораллы (отряд Alcyonaria) и губки. Это наблюдается на ранних стадиях формирования рифа.

На видовой состав и распределение основных форм кораллов значительное влияние оказывпает уклон дна. Риф на крутом склоне всегда значительно отличается от рифа на ровной отмели.

По отношению к урезу воды рифы подразделяют на обнажающиеся и погруженные. Первые характерны для Индийского и Тихого океанов и отсутствуют в Атлантическом океане. Погруженные имеются и там, и там.

Как заметил еще Ч. Дарвин, различаются окаймляющие, то есть преимущественно примыкающие к берегу, и барьерные рифы. В последнем случае между рифом и берегом располагается более или менее широкая лагуна, лишенная коралловых сообществ.

Особое место среди них занимают атоллы — кольцевые острова, образовавшиеся в результате деятельности коралловых рифов. Одно время считали, что их образование связано с разрастанием кораллов на жерле потухшего вулкана. Но эту гипотезу отвергал еще Ч. Дарвин, предложивший первую, до сих пор принимаемую большинством ученых и подтвержденную многими фактами (например, подводным бурением), теорию образования коралловых рифов.

И действительно, диаметр кратера вулкана редко превышает 1–2 км, тогда как ширина многих атоллов измеряется десятками километров. Среди них имеются настоящие гиганты. Например, лагуна атолла Меньшикова (Квадженлейн) из группы Маршалловых островов достигает 120 км в длину и 30 км в ширину.

Согласно Ч. Дарвину, развитие атолла начинается с берегового рифа, окаймляющего остров вулканического или иного происхождения. В результате жизнедеятельности герматипных организмов на внешнем склоне и гребне риф начинает распространяться в сторону моря, образуя так называемый риф-флет (плоскую известковую платформу), который постепенно становится все более широким. Если в это время начнется медленое опускание морского дна, то вместе с островом будет погружаться и рифовая платформа, так как биологическая активность кораллов живой зоны недостаточна для того, чтобы их рост успевал компенсировать погружение. Иное соотношение сил складывается в верхнем отделе внешнего склона и на его гребне, который и служит биоконструктивной частью рифа. Здесь кораллы и известковые водоросли по мере опускания дна успевают надстроить край рифа до уровня поверхности моря. На этой стадии коралловые постройки окружают остров сплошным или прерывистым кольцом, то есть барьерным рифом, между которым и погружающимся островом возникает водное пространство — лагуна. Дальнейшее опускание океанского дна приводит к полному исчезновению острова под водой, и тогда на поверхности остается лишь рифовое кольцо — атолл.

Современное бурение, например, на атолле Эниветок, показало, что риф, давший ему начало, зародился в Эоценовое время, то есть около 60 млн лет назад. Очевидно, что в течение всего этого времени океанское дно опускалось, а риф нарастал на вершине известкового цоколя.

Вот так, благодаря мутуализму достаточно примитивного многоклеточного животного с одноклеточной водорослью из группы, выделяемой некоторыми учеными в отдельное подцарство, стоящее между про- и эукариотами, в тропических морях, пелагиаль которых в целом характеризуется относительной бедностью жизни, возникли наиболее продуктивные сообщества океана. По своим продукционным показателям они сравними с полями таких искусственно возделываемых культур, как кукуруза или сахарная свекла в годы максимальных урожаев. Эти особенности сообществ коралловых рифов определяются не только продукционными свойствами содружества «коралловый полип–симбиодиниумы», но и тем, что огромная, сложно расчлененная поверхность рифа дает условия для развития и формирования высокопродуктивного сообщества самых разнообразных организмов.

Высокая продуктивность кораллового рифа интересна не только сама по себе, но и как естественный образец для моделирования при создании подводных управляемых хозяйств по выращиванию съедобных и других практически важных морских организмов.

4. ПИТАНИЕ ANTHOZOA

По составу пищи и способам ее добывания большинство Anthozoa — хищники или плотоядные животные, питающиеся живыми организмами и органическими частицами. Некоторые из них, например актинии и цериантусы, активно захватывают

живую и часто довольно крупную добычу. Актинии применяют различные способы добывания пищи: улавливают живые объекты питания с помощью клейких щупалец из толщи воды, собирают их со дна посредством изгибания тела и щупалец, заглатываают грунт вместе с находящимися в нем мейобентосом (то есть мельчайшими донными организмами) и детритом, умерщвляют относительно крупную добычу с помощью стрекательных клеток. Некоторые питаются полупассивно, а для некоторых актиний установлено питание растворенными органическими веществами (в том числе аминокислотами) прямо из морской воды. Форма скелета некоторых глубоководных антипатарий (например, Bathypates) напоминает рыболовную вершу. Это позволяет предположить, что этот коралл питается частицами, взвешенными в толще воды.

Уже упоминавшиеся выше зооксантеллы из рода *Symbiodinium* снабжают хозяина не только рядом важных питательных веществ — мальтозой, глюкозой, жирными кислотами, но и такими важными биологически активными веществами, как витамины и гормоны. Многие из них кораллы синтезировать сами не могут. Кроме того, кораллы способны усваивать 40–50 % углерода, фиксированного симбионтами. Опыты с меченым углеродом показали на 14 видах герматипных кораллов, что у них на свету рост скелета в 10 раз выше, чем в темноте. От 25 до 75 % усвоенного углерода переходит в тело полипа в течение 24 часов. Ассимилированный таким образом углерод входит в состав липидов и белков коралла. У зооксантелл, изолированных из тела кораллов, метаболическая активность в несколько раз ниже. Это говорит о взаимной выгоде симбиоза, о достаточно далеко зашедшей взаимной адаптации коралла и водоросли друг к другу, хотя при некоторых условиях зооксантеллы могут покидать тело коралла, как бы выбеливая, обесцвечивая его. Многие антозоа уже не могут жить без своих симбионтов. Герматипные кораллы, долгое время содержащиеся в темноте (при этом симбиотические водоросли погибают), перестают расти и погибают даже в условиях наличия обильной пищи. Крайний случай такого симбиоза представляют собой кораллы из семейства Xeniidae (Alcyonaria), существующие полностью за счет продуктов фотосинтеза симбионтов и полностью отказавшиеся от животной пищи.

Герматипные кораллы, наряду с фактически автотрофным питанием, способны питаться и гетеротрофно. В этом случае они выступают скорее в роли пассивных фильтраторов или седиментаторов (животных, питающихся взвесью, оседающей на их поверхность), нежели активных хищников, как многие другие книдарии. Одни кораллы захватывают пищевые частицы с помощью нематоцист на своих щупальцах, другие обволакивают эти частицы слизистыми выделениями, третьи используют комбинацию этих способов питания. Иногда происходит выброс мезентериальных нитей, переваривающих жертву вне тела полипа (в том числе и тела соседних полипов другого вида, осевших и развившихся по соседству). Ловчая поверхность коралла может включать в себя весь ценосарк колонии. Это очень большая поверхность, покрываемая липкой слизью. Слизь улавливает мельчайший планктон (нанопланктон), в том числе простейших и прочие органические частицы, слишком мелкие для захвата щупальцами. Прилипшая добыча транспортируется движущимися лентами слизи к ротовому отверстию.

Многие Anthozoa обладают дополнительным эффективным способом питания за счет потребления из воды низкомолекулярных органических веществ типа глюкозы и аминокислот, находящихся в очень низкой концентрации (менее 1 мг/л). При отсутствии другой добычи они могут покрывать 60–80 % трат энергии на обмен.

5. РАЗМНОЖЕНИЕ КОРАЛЛОВЫХ ПОЛИПОВ

В отличие от других книдарий, у коралловых полипов полностью отсутствует метагенез. Как и у остальных Cnidaria, в результате дробления яйца образуется личинка планула. У Anthozoa роль расселительной стадии играют сами планулы, которые,

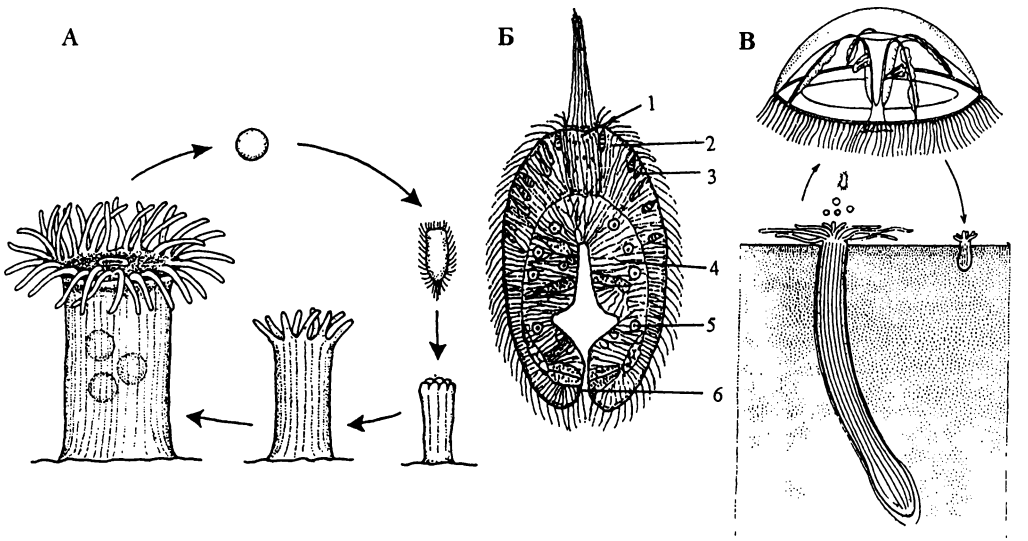


Рис. 80. Жизненный цикл Anthozoa (Werner, 1993):
А – типичный жизненный цикл кораллового полипа с лецитотрофной планулой; Б – схематический разрез планктотрофной планулы; В – жизненный цикл актинии с паразитирующей планулой;
1 – жгутики; *2* – эктодерма; *3* – стрекательные клетки; *4* – гастродерма; *5* – зооксантеллы; *6* – глотка

минуя медузоидную стадию, после опускания на субстрат превращаются в полипы (рис. 80 А). Следствием выпадения медузоидной стадии прежде всего стало то, что сами планулы коралловых полипов устроены сложнее, чем у других книдарий. У них насчитывается от 9 до 15 клеточных типов, то есть уже на личиночном уровне коралловые полипы демонстрируют достаточно высокий уровень клеточной дифференцировки (рис. 76 Б). Среди этих клеток, кроме ресничных экто- и энтодермальных, есть нервные, сенсорные (чувствительные), секреторные, книдо- и склеробласты, амебоциты и другие клетки.

У разных коралловых полипов планулы заметно отличаются друг от друга. Они могут быть от бесцветных до оранжевых и ярко-красных (*Gorgonium*). Размеры их варьируются от 0,2–0,5 мм (у *Alcyonium digitatum* и *Metridium senile*) до 3–4 мм (у *Corallium rubrum*). Эктодерма планул состоит из ресничных клеток, поэтому планулы движутся аборальным полюсом вперед, вращаясь вокруг своей оси.

В зависимости от степени развития расселительной функции планулы коралловых полипов делятся на три типа.

Первый — лецитотрофные планулы. Они овальной формы, не имеют ротового отверстия, не питаются, развиваются из крупных яиц, богатых желтком, и характеризуются коротким периодом планктонной жизни (рис. 80 А).

Второй — планктотрофные планулы (рис. 80 Б). Они имеют бочковидную форму и развиваются из менее богатых желтком яиц. Эти планулы ведут довольно активный образ жизни в планктоне, питаясь, в основном, фитопланктоном, частично используя свои запасы желтка. Планулы *Pachycerianthus multiplicatus*, обитающие в придонных слоях воды, питаются и детритом. Планктотрофами являются планулы всех шестилучевых кораллов (подкласс Zoantharia). Исключение составляют лецитотрофные планулы Madreporaria и некоторых Actiniaria. Длительность пребывания планктотрофных планул в планктоне от 5–7 дней до нескольких недель.

Третий тип планул — паразитические (рис. 80 В). Они встречаются у отряда Actiniaria. Эти планулы паразитируют в гастроваскулярной системе некоторых медуз. Время пребывания их там составляет 10–11 дней, после чего в течение месяца они паразитируют на гонадах своих хозяев.

Кроме этих трех типов планул, так сказать, «заботящихся» о себе самих, существуют и разные степени заботы о потомстве со стороны материнской особи. Так, планулы *Actinia aequina* развиваются из яиц прямо в гастральной полости материнской особи. Они покидают ее лишь для короткого промежутка свободной жизни, после чего вновь возвращаются в гастральную полость, где живут на правах комменсалов.

У некоторых глубоководных и холодноводных (арктических и антарктических) видов наблюдаются более сложные формы заботы о потомстве. У *Epiactis prolifera*, *E. martensii* зародыши вынашиваются на теле материнской особи, а у *E. marsupialis* для этого на ней имеются специальные ячейки для вынашивания молоди. У арктической *Marsupifer valdivia* впячивания покровов вокруг рта образуют шесть карманов, где помещаются развивающиеся зародыши.

Но у всех видов после завершения этого периода жизни планулы покидают материнскую особь, выбирают подходящий субстрат, где и оседают. У склерактиний прежде чем прикрепиться аборальным полюсом, планулы после оседания некоторое время ползают по субстрату и перед началом выделения извести окружают себя широкой каймой слизи. Вслед за этим наступает метаморфоз. У некоторых кораллов планула может свободно выплывать из ротового отверстия материнской особи, либо выползать из него, а затем сползать по колонии к ее основанию.

6. КРАТКИЙ ОБЗОР ОСНОВНЫХ ТАКСОНОВ

□ *Подкласс 1. Cerianthipatharia*

В этот подкласс включают представителей двух отрядов, разительно не похожих друг на друга (см. ниже). Их сближает сходство эмбрионального развития и личиночных стадий. Кроме того, оба отряда отличаются от всех других Anthozoa очень слабой или четко не выделяющейся мускулатурой мезентериев и развитием парных мезентериальных складок только между дорзальными мезентериями.

В отряд Anthipatharia включают 120 видов, объединенных в 20 родов. Это колониальные животные с колючим роговым осевым скелетом, лишенным углекислого кальция. Он окружен ценосарком, несущим мелкие полипы. Отдельные полипы раздельнополы, хотя на колонии могут развиваться особи обоих полов. Полипы несут 6 простых или 8 разветвляющихся щупалец и 6, 10 или 12 полных соединенных с глоткой, но не парных мезентериев. Имеется единственный сифоноглиф.

Внешне антипатарии представляют собой изящные перистые, вееровидные, древовидные колонии, а также колонии, напоминающие ершики для мытья посуды. Большая часть антипатарий — обитатели тропических мелководий. Глубже 2 тыс. метров встречаются лишь пять видов.

Отряд Ceriantharia — маленькая, плохо изученная группа одиночных книдарий, ведущих зарывающийся образ жизни (рис. 81). Они лишены скелета, имеют длинное мускулистое тело. Ротовой диск расширенный, окружен многочисленными щупальцами, расположенными в два круга из нескольких рядов каждый. Благодаря отсутствию скелета и развитому ротовому диску цериантусы очень похожи на актиний. Однако они не имеют подошвы. Задний конец тела заострен и снабжен порой. Считается, что она не играет роль порошицы. Цериантусы не способны втягивать щупальца внутрь своего тела. Прячась в трубку, животное складывает щупальца над своим ротовым диском.

Все цериантусы — гермафродиты, но мужские и женские половые продукты образуются у них в разное время. Как правило, протандрические гермафродиты.

Цериантусы имеют пелагическую планктонную личинку — церинулу. Церинулы *Arachnactis albida* в больших количествах появляются весной в приповерхностном планктоне Северного моря. В начале лета у них образуются четыре больших и два маленьких щупальца и четыре пары гастральных перегородок. Этим заканчивается стадия собственно церинулы. Осенью личинки имеют уже до 30 щупалец, а длина их тела достигает 15 мм. С борта судна они выглядят как маленькие белые звездочки, так как плавают вертикально, ротовым отверстием вверх.

В начале зимы они мигрируют на глубину 800–1000 м и здесь проходят последнюю личиночную стадию. В это время у них начинают развиваться половые продукты. К концу зимы личинки опускаются на дно, где переходят к зарывающемуся образу жизни.

У многих видов цериантусов личинки — хищники-планктофаги, а взрослые используют в пищу детрит (взвесь органических частиц в воде).

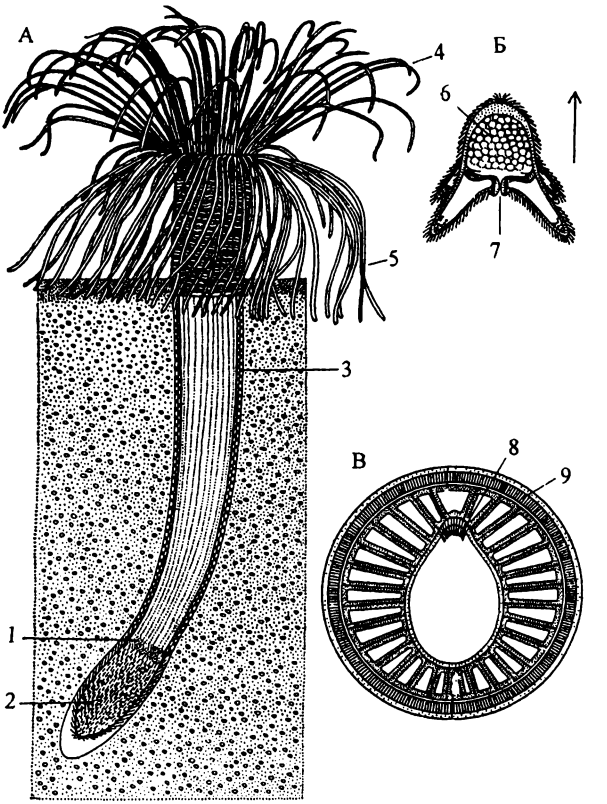


Рис. 81. Строение Ceriantharia (Werner, 1993):
А — взрослая особь; Б — личинка; В — поперечный срез через глотку цериантарии;
1 — зона слизевыделения; *2* — расширение стебля, служащее для заякоривания в грунте; *3* — псевдотрубка; *4* — околоротовые щупальца; *5* — маргинальные (краевые) щупальца; *6* — желточные шары; *7* — ротовое отверстие; *8* — сифоноглиф; *9* — эктодермальная продольная мускулатура

В ископаемом состоянии не известны, но некоторые полости в породах морского происхождения предположительно считаются следами деятельности цериантарий.

□ *Подкласс 2. Alcyonaria (= Octocorallia)*

Подкласс включает в себя колониальные формы с колониями очень разной формы (рис. 82). Однако полипы всех альционарий, или аутозоиды, на удивление однообразны. Они несут восемь перистых щупалец, которые чередуются с восемью полными септами, то есть с септами, которые своими верхними краями достигают стенки глотки. Глотка, как у всех антозоа, представляет собой сжатую с боков трубку, вдоль одной из узких сторон которой тянется мерцательная полоска, сифоноглиф. Ее главная функция — обеспечение циркуляции воды в гастроваскулярной полости. Сторона полипа, несущая сифоноглиф, называется вентральной. Продольный мускуд-ретрактор расположен в септе с вентральной стороны. Наружные края стенки тела соединяются с ротовым диском над глоткой, образуя в верхней части гастровас-

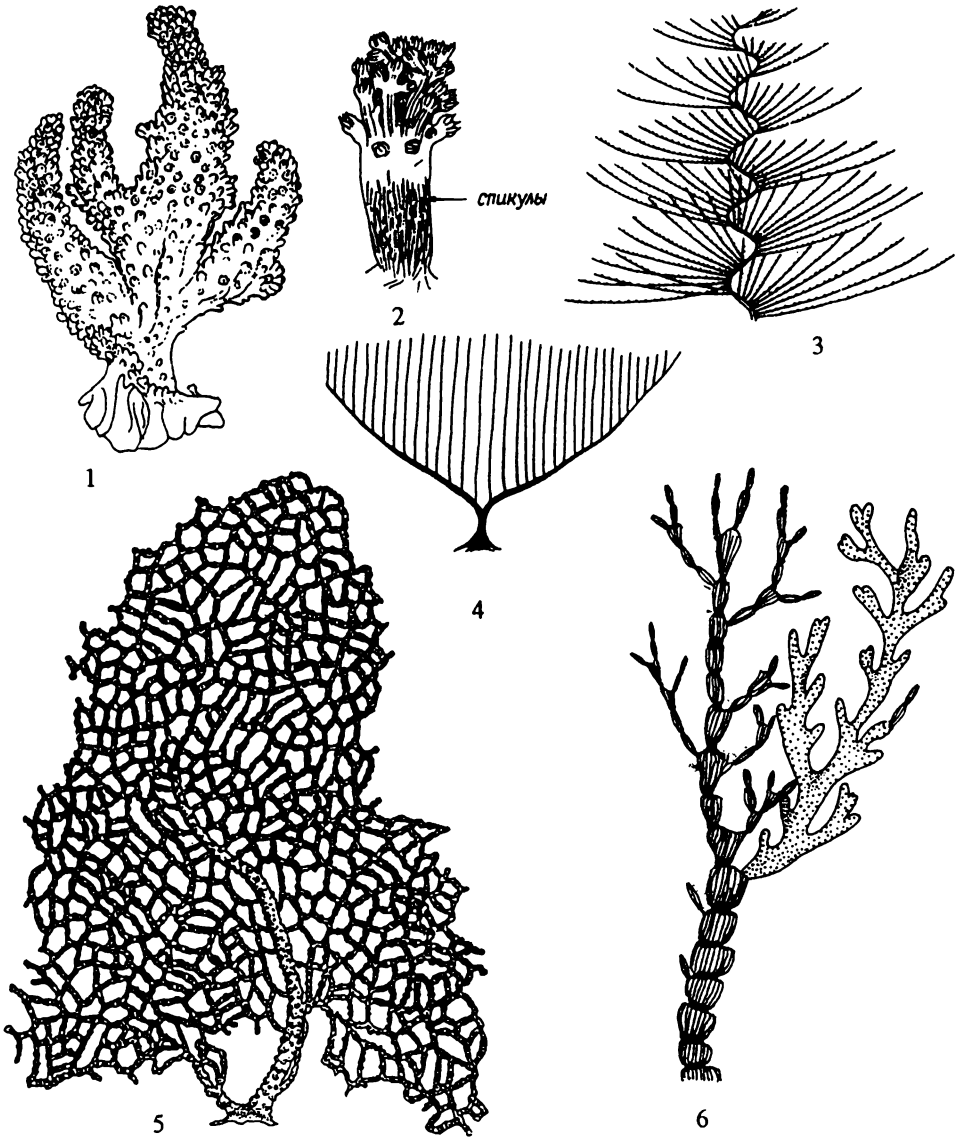


Рис. 82. Различные представители восьмилучевых кораллов (Заренков, 1988):
1 — Alcyonium; 2 — Paralcyonium elegans; 3 — Iridogorgia; 4 — Ctenocella; 5 — Subergorgia reticulata; 6 — Isis hippuris

кулярной полости восемь слепых мешочков, переходящих в щупальца. Ниже внутреннего края глотки края септ свободно свисают, быстро переходя в стенку тела, где продолжаются, как восемь гребней, которые в дорзальной части имеют утолщенные филаменты в виде спиральных свернутых нитей, которые в вентральной части длиннее и усажены ресничками. Остальные шесть, отсутствующие у некоторых полипов, короче и несут многочисленные плотно сидящие железистые клетки.

Кроме таких типичных аутозоидов, у некоторых восьмилучевых кораллов встречаются полипы с редуцированными щупальцами или без них — сифонозоиды.

Верхняя часть аутозоида называется антокодия. Она может втягиваться или в покрывающую всю колонию ценехиму, или в нижнюю часть полипа, называемую антостелем. В этом случае полип во втянутом состоянии выглядит как отверстие звездчатой формы или бугорок — каликс — на поверхности колонии.

Большинство альционарий хищники. Так, в гастральной полости у горгонарий (отряд Gorgonacea) из Чезапикского залива (США) находят большое количество личинок двустворчатых моллюсков. Но среди них встречаются виды, содержащие многочисленные симбиотические водоросли в клетках гастродермы. У видов с большим количеством симбионтов уменьшается количество нематоцист (вплоть до их исчезновения) и наблюдается редукция гастроваскулярной системы. У этих видов часть фотосинтетической продукции водорослей усваивается напрямую.

- **Stolonifera**

У этих кораллов молодые полипы отходят от расположенных между кораллитами особых перемычек — столонов или горизонтальных платформ. Типичными представителями этой группы являются кораллы рода *Tubipora* или «органчики». Живая колония имеет ярко-зеленую окраску благодаря полипам зеленого цвета, сплошь покрывающим ее поверхность. При спаде воды на литорали полипы втягиваются внутрь трубочек, и тогда виден лишь темно-красный скелет. Эти кораллы очень широко распространены на мелководных рифах Индийского и Тихого океанов, особенно в Красном и Южно-Китайском морях. В ископаемом состоянии известны с мелового периода.

- **Alcyonacea**

Это так называемые «мягкие кораллы», характеризующиеся наиболее просто организованными колониями (рис. 82, *1, 2*). Центрального, или осевого, скелета никогда не образуют. Многочисленные склериты беспорядочно разбросаны в мезоглее. Образуют дольчатые, стелющиеся, грибовидные и шаровидные колонии. Могут селиться как на жестких, так и на мягких грунтах.

Герматипные виды мягких кораллов покрывают большую часть своих энергетических затрат за счет симбиоза с зооксантеллами, дополнительную энергию получают за счет гетеротрофного питания. Они имеют мягких полипов и поэтому ориентированы на питание преимущественно мелкой взвесью: фитопланктоном, бактериями, коралловой слизью (мукусом), детритом и другой органикой, обильной в воде над рифами.

Альционарий относят к наиболее древним и примитивным по морфологии группам среди ныне живущих кораллов. Это не мешает им вместе с горгониевыми вытеснять склерактиний в сообществах коралловых рифов или замещать их после их гибели. Вероятнее всего, это объясняется наличием средств химического антагонизма, а также их большей устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Альционарии — наиболее многочисленная группа восьмилучевых кораллов, распространенная от полярных районов до экватора и от литорали до больших глубин, но более 80 % видов обитают на мелководьях тропических морей и вдоль северных берегов Австралии.

- **Gorgonacea**

Для этой группы наиболее характерен скелет в виде известковой или осевой структуры с единообразно устроенными короткими гастроваскулярными полостями (рис. 82, *3–6*). Они образуют древовидно разветвленные, реже лопастные колонии, похожие на колонии гидроидных полипов. Преимущественно обитают на жестких грунтах, к которым прочно прикрепляются с помощью округлого расширенного основания. Лишь немногие виды могут развиваться на мягких песчаных или глинистых грунтах.

Многие горгонарии питаются растворенным органическим веществом, взвесью, фитопланктоном и бактериями. Особенно высока способность к такому питанию у горгонарий наподобие *Mopsella* с мелкими полипами. Колонии этих гогонарий представляют собой сильно разветвленные плоские веера, ориентированные поперек доминирующего потока воды. Их полипы образуют как бы ловчую сеть, которая улавливает из потока содержащуюся там взвесь.

Горгонарии распространены всесветно — от полярных районов до экватора, но особенно многочисленны в морях тропической зоны. В Арктике встречено лишь пять видов, в Антарктике не более 30, тогда как общее количество видов достигает 1200. На мелкводьях обитает около 70 % всех известных видов горгонарий. Только 16 % из них опускается глубже 1000 м, и лишь 11 видов (менее 1 %) проникли в абиссаль Мирового океана. Приурочены к водам с нормальной морской соленостью. В ископаемом состоянии известны с мелового периода.

- **Pennatulacea**

Это относительно небольшая (менее 300 видов) и глубоководная группа, так как почти половина их представителей обитают не выше нижней сублиторали и в батиали, а около 50 видов опускаются глубже 1000 м (рис. 83). Они известны под именем «морские перья». В отличие от других колониальных Cnidaria, морские перья никогда не прикрепляются намертво к какому-нибудь субстрату. Их нижний конец, имеющий обычно мускулистое расширение, свободно втыкается в мягкий грунт, выстилающий дно. Хотя морские перья ведут неподвижный образ жизни, они могут в случае необходимости передвигаться по грунту и вновь укрепляться на новом месте.

Морские перья демонстрируют наиболее сложно устроенные колонии по сравнению с другими Anthozoa. Для их колоний характерны полиморфность, сложная гастроваскулярная система и относительно высоко развитая нервная система. Это, несомненно, следствие их относительно высокой подвижности.

Большая часть морских перьев — хищники, питающиеся мелкими беспозвоночными. Они раздельнополы. Половые клетки образуются исключительно в аутозоидах. В большинстве случаев оплодотворение наружное, лишь немногие виды можно считать живородящими, так как оплодотворение у них происходит в гастральной полости, а в воду выпускаются личинки на стадии планулы. Для одного вида — *Pennatula phosphorea* — известно размножение делением, при котором сразу образуется новая колония.

Одна из наиболее оригинальных групп среди морских перьев — это умбеллулы (семейство Umbellulidae, см. рис. 79, *4*). Колония умбеллул состоит из необычно длинного и тонкого стебля, на вершине которого помещается чашевидный рахис (полипоидный отдел колонии). Его верхняя поверхность несет несколько очень крупных не втягивающихся аутозоидов с длинными щупальцами. Многочисленные сифозоиды покрывают почти сплошь нижнюю поверхность рахиса и пространство между аутозоидами. Они имеются даже на стволе колонии и даже на мясистом его расширении, служащим для укрепления в грунте. Большинство видов умбеллул — обитатели холодноводных районов и больших глубин океанов. Только эти морские перья населяют антарктические воды, а *Umbellula eucrinus*, кроме того, широко распространена и в Северном Ледовитом океане. Рекордная глубина обитания — 6120 м — также принадлежит среди морских перьев умбеллуле *U. thompsoni*. Наиболее мелкие представители этой группы имеют размеры 40–60 см, а такие, как *U. eucrinus* и *U. magnifica* — даже до 200 см.

Многие морские перья способны к свечению. Это, например, относится к высшим пеннатуляцеам, характеризующимся наиболее типичным строением, напоминающим перо птицы. У этих морских перьев многочисленные аутозоиды сидят на многочисленных выростах стеблях — листьях, образующих «бородку» пера. Наиболее

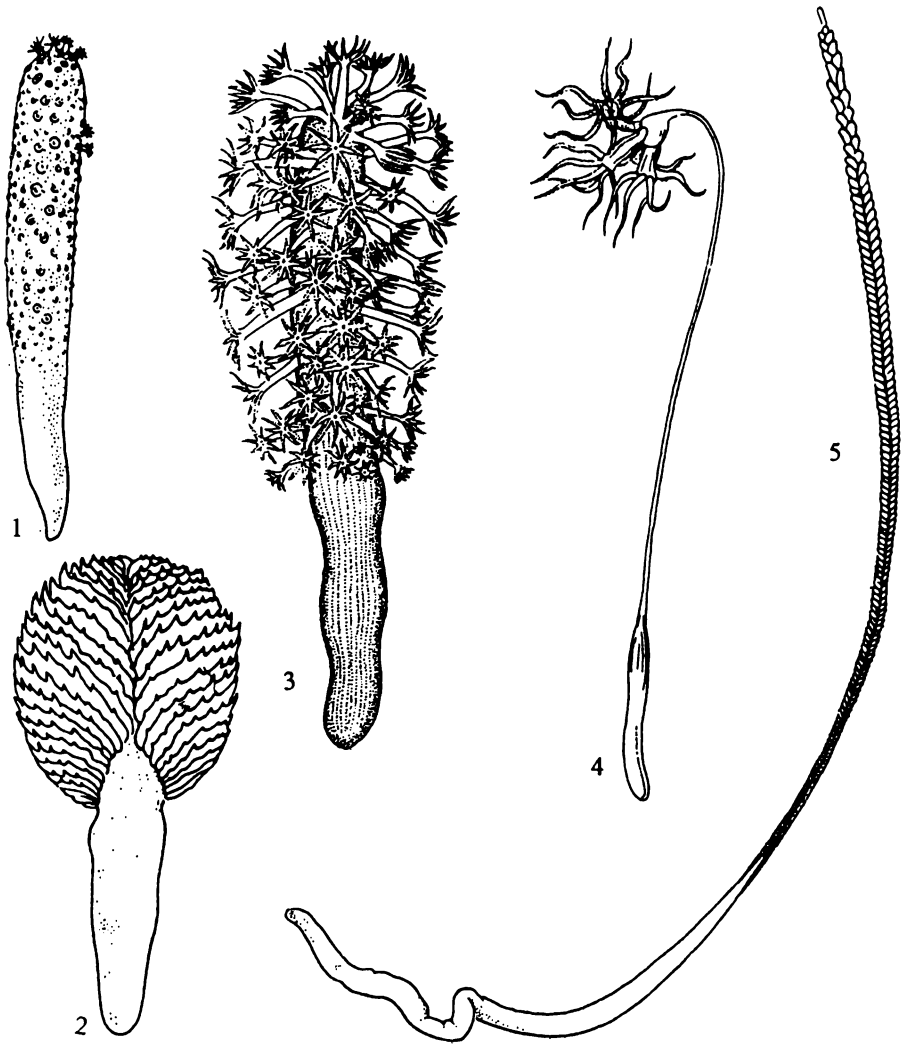


Рис. 83. Различные представители отряда Pennatulacea (морские перья) (Заренков, 1988, Werner, 1993): *1 — Clavella ausraliasiae; 2 — Pteroeides chinensis; 3 — Veretilum cynomorium; 4 — Umbellula eucrinus; 5 — Stylatula gracilis*

известна *Pennatula phosphorea*, характеризующаяся чрезвычайно широким географическим распространением. В Атлантическом океане она обитает от Гренландии до Субантарктики, а в Тихом океане — от Берингова пролива до Японии, встречаясь от мелководий до абиссали.

Колонии этого вида обычно окрашены в ярко-красный цвет. Своей окраской они обязаны спикулам, а их мягкий скелет абсолютно бесцветен. Свечение излучается особой слизью, выделяемой эктодермальными клетками при раздражении. У некоторых видов светятся все отделы колонии, у других — только полипоидная часть, а у представителей рода *Pennatula* светятся только аутозоиды и сифонозоиды.

Известны с палеозоя, хотя иногда считается, что они древнее.

• Coenothecalida

Их называют еще солнечными кораллами по имени семейства Helioporidae, к которому относится единственный современный вид отряда — *Heliopora caerulea*. Скелет голубой или синий (кобальтового цвета). Живая колония снаружи буровато-серая или темно-коричневая, а кончики ветвей беловатые или желтоватые.

В системе восьмилучевых кораллов они стоят особняком, так как имеют не внутренний спикульный, а наружный скелет, аналогичный по структуре некоторым палеозойским кораллам (гелиолитоидеям). Скелет массивный, сложен из нитевидных кристаллов арагонита. Коралл пронизан широкими трубками, занятыми полипами, и узкими каналами, представляющими собой расширяющиеся внизу отроги гастроваскулярной системы.

□ *Подкласс 3. Zoantharia*

• Actiniaria

К этому отряду относятся одиночные животные, ведущие относительно подвижный образ жизни. Лишь немногие глубоководные виды полностью неподвижны, прикрепляясь к субстрату раз и навсегда.

Число септ в гастральной полости у большинства актиний по меньшей мере равна шести парам или кратно шести. Образование новых пар перегородок происходит почти всегда в промежуточных гастральных камерах. Однако каждая актиния в процессе индивидуального развития проходит стадию билатеральной симметрии (стадия едвардсии). Лишь позднее у некоторых актиний встречаются отклонения, при которых число перегородок оказывается равным 8 или 10, и даже 14. У большинства же актиний на следующей стадии — халькампулы — возле каждого из латеральных мезентериев закладывается еще один. Так образуется правильный гексамерный (кратный шести) цикл протомезентериев.

Скелет у актиний полностью отсутствует. Эктодерма некоторых видов выделяет хитиноидную кутикулу, покрывающую боковую поверхность. Только у глубоководного семейства Galstheantheniidae, ведущих полностью неподвижный образ жизни, крепкий кутикулярный скелет, в который заключено все тело актиний, принимает характер защитного скелета, аналогичного перисарку гидроидных полипов.

Тело актиний подчас бывает очень плотным, достигая почти консистенции хряща, благодаря появлению в нем волокнистого соединительного вещества.

Актинии размножаются половым и бесполым путем. Очень редки случаи почкования. Чаще наблюдается деление одной особи на две и даже на три-шесть неравных частей. Поперечное деление отмечено лишь у примитивных *Gonactinia*. Чаще встречается продольное деление. Сначала делится на два ротовая щель, потом ротовой диск, а затем и все тело актиний. Этот процесс может растягиваться на несколько месяцев. Иногда отмечается деление, протекающее в обратном направлении — от подошвы к диску. В этом случае деление идет очень быстро и завершается через 2–3 часа. Кроме того, для актиний характерна так называемая лацерация. В этом случае от подошвы взрослых актиний отделяется небольшой участок, содержащий участок гастральных перегородок. Он дает начало новой актинии.

Основной способ размножения актиний — с половым процессом. Актинии, как правило, раздельнополы, хотя и встречаются случаи протандрического гермафродитизма. Оплодотворение может быть наружным и внутренним. Многим актиниям свойственна забота о потомстве, у некоторых планулы паразитируют под колоколом или в радиальных каналах гастроваскулярной системы медуз и гребневиков.

У очень обычной актинии наших северных морей *Actinia aequina*, по наблюдениям, проведенным в Британских водах, планулы в гастральной полости материн-

ской особи встречаются в течение всего года, но наиболее многочисленны в зимние месяцы.

Большинство актиний ведут сидячий образ жизни, при необходимости медленно передвигаясь по субстрату с помощью мясистой подошвы. Есть среди актиний роющие виды, закапывающиеся вертикально в ил или заиленный песок, откуда высовывается лишь верхний конец тела с венчиком немногочисленных щупалец. Широко известны актинии — симбионты различных высших ракообразных, таких как раки-отшельники или крабы. Актинии семейства Myniadidae, напротив, исключительно пелагические животные.

Подавляющее большинство актиний предпочитают морские воды нормальной солености, хотя и способны переносить опреснение. Однако в Балтийском и Азовском (до его осолонения) морях уже не встречаются.

- Ptychodactiaria

Маленькая группа (2 рода) одиночных бесскелетных Anthozoa, близких к актиниям, но отличающихся от последних большим количеством примитивных признаков в строении мускулатуры, стрекательных клеток и мезентериев.

- Zoanthiniaria

Преимущественно колониальные морские анемоны, лишенные скелетов. Отличаются от актиний, кроме колониальности, способами развития и закладки пар мезентериев. Включает пять или шесть родов, наиболее широко распространенных в тропиках.

- Coralliomorpharia

Также бесскелетные одиночные и колониальные морские анемоны. По своему строению сходны со склерактиниями (см. ниже), но лишены скелета. Это маленькая, но широко распространенная группа из 10 родов.

- Scleractinia

Колониальные, реже одиночные кораллы с хорошо развитым наружным скелетом. Они встречаются почти по всему Мировому океану. Некоторые виды достигают глубин 1000 м и более, но наибольшее их разнообразие приурочено к мелководьям тропических морей. Именно эти кораллы составляют основу рифов и играют главенствующую роль в коралловых сообществах. Огромная поверхность колоний склерактиний, с одной стороны, позволяет ее использовать в качестве коллектора пищевых частиц (см. выше). С другой стороны, количество осадка, постоянно ложащегося на поверхность колонии, так велика, что у герматипных кораллов существуют специальные адаптации по очистке колонии.

Для этого в эктодерме ценосарка содержится большое количество цилиарных (ресничных) клеток. В ночное время коралл выделяет большое количество слизи и активными движениями цилиарных клеток очищает свою поверхность от накопившегося осадка. Когда замутнение воды и осадкообразование, этим вызванное, резко возрастает и приобретает постоянный характер, коралл может не справиться с чисткой тела. Это приводит к потере зооксантелл, падению скорости роста и, в конечном итоге, к гибели коралла. Поэтому коралловые рифы — своеобразные индикаторы чистоты воды.

У склерактиний установлены практически все возможные варианты полового и бесполого размножения: от живорождения до различных способов почкования как отдельных зооидов, так и целых колониальных агрегатов. Среди прочих известны случаи размножения фрагментацией, поперечным почкованием по типу монострома-тической стробиляции (у одиночных склерактиний из семейства Fungiidae), отделение мелких дочерних колоний у поверхности колониальной постройки (у Goniopora), рецементации (сращивания разных колоний при штормовом разносе).

ФИЛОГЕНИЯ ТИПА CNIDARIA

Существуют самые разные точки зрения на филогению типа. Все они сводятся в конечном итоге к нескольким вопросам: 1) что было первично в эволюции этой группы: медузоидная или полипоидная стадии онтогенеза и 2) какая из трех основных групп Cnidaria: Hydrozoa, Scyphozoa с Cubozoa или Anthozoa лежат ближе всего к основанию их филогенетического древа.

Задача осложняется тем, что Cnidaria, хотя и персистирующая с докембрия группа, но и сейчас процветающая в водоемах планеты. Представителями этого типа освоены две основные адаптивные зоны гидросферы: дно и пелагиаль во всей ее толще. Очень большое количество видов, высокая численность многих из них реализуются благодаря многочисленным адаптациям, причем налицо явные признаки того, что большая часть этих адаптаций, в том числе и сопровождающих переход со дна в пелагиаль и обратно, возникали неоднократно, в разных группах. Это делает почти неразрешимой задачу поиска в таком многообразии специализаций и параллелизмов анцестральных признаков, так как они сохранились в разных группах в разной степени проявленные, давая этим богатейшие возможности по-разному толковать их место в любой из выстраиваемых моделей филогенеза.

Складывается впечатление, что это приводит к соблазну даже у самых крупных специалистов по группе толковать их предполагаемые апо- или плезиоморфность (то есть филогенетическую продвинутость или примитивность) в любом удобном для их взглядов смысле.

Совершенно не случайно, что, соответственно трем основным группам Cnidaria, существуют три группы представлений о филогенезе этого типа.

Представления о первичности Anthozoa в филогенезе книдарий, хотя по времени появилось совсем недавно, стоит того, чтобы начать именно с него.

Автор этого подхода — немецкий ученый Манфред Грасхоф. Он постулирует, что все многоклеточные организмы возникли от галертоида — студенистой многоядерной массы. Действительно, такая форма полиэнергидности достаточно широко распространена среди простейших. Подобные простейшие называются плазмодиями. М. Грасхоф предполагает, что в какой-то момент в этой массе появились клеточные границы, затем сформировались каналы, позднее одевшиеся ресничным эпителием. Каналы расширялись и сливались, образовав затем единую полость со входным каналом. Вокруг входного отверстия появились щупальца для улавливания более крупных пищевых частиц. Центральная полость затем расширилась радиальными щелевыми карманами, так как сплошное расширение помешало бы размещению мышц. В дальнейшем функция пищеварения осталась за центральной частью полости, а щелевидные карманы стали служить элементами гидростатического скелета.

Естественно, что в рамках этой логики Anthozoa оказываются лежащими в основе эволюционного древа книдарий, а весь их филогенез представляет собой упрощение исходного типа.

Постулат М. Грасхофа не что иное, как разновидность гипотезы целлюляризации Хаджи, только в основу положен не организм инфузории (то есть сомателльный план организации), а какой-то плазмодиальный организм.

Можно было бы привести много доводов, опровергающих правомерность использования такого постулата, но здесь достаточно только заметить, что, если его принимать, надо отказываться и от принципа рекапитуляции тоже, так как иначе невозможно объяснить, почему ни один из известных нам видов не рекапитулирует в своем развитии галертоид или что-либо подобное, то есть плазмодиальное состояние, а в виде бластулы — план организации колониальных жгутиконосцев.

Большинство исследователей придерживаются идеи первичности полипоидной стадии онтогенеза и, следовательно, первичности Hydrozoa.

Эту точку развивали такие известные отечественные зоологи, как В. А. Догель, В. Н. Беклемишев, Н. А. Ливанов, Д. В. Наумов, А. В. Иванов, К. В. Беклемишев. В пользу первичности полипоидной стадии онтогенеза выдвигают целый ряд доводов, среди которых:

1. Медузы — расселительная стадия, средство распространения половых продуктов.
2. Способ передвижения медуз с помощью реактивного движения, осуществляемый сокращением мускулатуры, вторичен, так как мускулатура возникла не как средство обеспечения локомоции, а как средство охоты на добычу.
3. Если бы медузы были древнее, то их адаптивные признаки (например, статоцисты) сохранились бы у полипов, хотя бы в рудиментарном виде.
4. У медуз отсутствует первичный аборальный орган чувств, а вторичные чувствительные элементы сосредоточены по краям колокола.

Одновременно именно сторонники первичности полипоидной стадии жизненного цикла ввели представление о метагенезе, то есть о чередовании полипоидного и медузоидного поколений наподобие того, как, например, у споровиков чередуются поколения схизонтов, гамонтов и спорозоитов, у форминифер — поколения агамонтов и гамонтов, у трематод — партенит и марит.

Однако еще Н. А. Ливанов отметил, что по отношению к Cnidaria такое утверждение неприменимо. Сейчас абсолютно ясно, что никакой смены поколений в процессе метагенеза не происходит не только у тех гидрозоев, у которых одна из стадий жизненного цикла полностью исчезает (например, у Hydrida исчезает медузоидная, а у Trachylida — полипоидная стадии), но и у Cubozoa, у которых полип выполняет функцию личинки, претерпевающей типичный метаморфоз из полипа в медузу, которая является последней, фертильной (половозрелой) стадией онтогенеза.

У всех прочих так называемых метагенетических книдарий полип — бесполая стадия онтогенеза. У них нет никаких признаков развития генеративных органов или герминативных элементов, служащих признаком перерыва индивидуальности. Всегда медуза — часть тела полипа, а посему генетически ему идентична. Особенно хорошо это проявляется у тех колониальных гидроидных, у которых не только медуза, но и полип сведены до роли конкретных функциональных придатков (как у *Obelia loveni*, например), функционирующих лишь спорадически. Главная роль переходит к ценосарку, полип становится трофозоидом, а медуза — гонозоидом.

Поэтому нельзя безоговорочно согласиться с утверждением, что полип — личинка медузы. Иногда, когда полип целиком превращается в медузу, — да. Но, как правило, полип отпочковывает от себя медуз, сохраняя свою собственную индивидуальность. Следовательно, во всех этих случаях медуза — не более чем расселительная стадия. Медузы неоднократно появляются в пределах класса Hydrozoa, неоднократно исчезают, превращаясь в гонаду с той или иной степенью ее выраженности (медузоид, споросак, гонофор, наконец: гоноциты из эктодермы Hydrida). И также неоднократно происходит превращение медуз в функциональные полипы, демонстрируя все переходы от факультативного прикрепления к субстрату (*Gonionemus vertens*, у которого имеются присоски на щупальцах) через «псевдополипоидный» образ жизни у наркомедузы *Schlammohydra vermiformis* (Hydrozoa, Trachylida), у паразита *Polypodium hydriformis* (Polypodiozoa), у корнеротой медузы *Cassiopea xamachana*. Наконец, эволюционный результат этого явления хорошо иллюстрируют и представители *Stauromedusae* (Scyphozoa).

Наличие медузоидной стадии и ее отсутствие характерно иногда для двух близкородственных видов (например, в роде *Obelia*). Это еще раз свидетельствует о лабильности этого процесса, о том, что медузы появляются и исчезают каждый раз в зависимости от конкретных условий, определяющих их необходимость.

Наконец, с третьей точки зрения первичной является медузоидная стадия, а в основе филогенетического древа книдарий находятся Scyphozoa. Она базируется не на каких-то морфоанатомических посылках, а на предположении, что первичные книдарии были фильтраторами, так как зоопланктон тогда отсутствовал, а для лова фитопланктона книды не нужны. Исходят, видимо, из отсутствия так называемого «рачного» зоопланктона, хотя гетеротрофные планктеры не могли не существовать и в то время. Предполагая их отсутствие, кроме всего прочего, нарушается принцип актуализма. В данном случае это постулирование трофической структуры пелагических сообществ совершенно отличной от той, что существует в морях сейчас. Кроме того, фильтрация, как тип добывания пищи, наоборот, возникает лишь при достаточно высоких ее концентрациях, когда ее отфильтровывание из воды энергетически «рентабельно». Наконец, наименее специализированные Scyphozoa — хищники. Да и книды необходимы не только для нападения или защиты, но и для заякоривания добычи.

Для доказательства первичности сцифоидных медуз используется и факт абсолютного преобладания медузоподобных организмов среди ископаемых остатков вероятных книдарий из архейских и протерозойских морей, хотя, вспомнив, какое количество медуз выбрасывается на берег после шторма, и какие совершенно фантастические количества их можно наблюдать в толще воды, в этом ничего удивительного нет. В данном случае, видимо, преобладание медузоподобных организмов среди ископаемых остатков определяется не столько их преобладанием среди книдарий тех времен, сколько конкретными условиями их захоронения в то время в тех районах.

Факт сохранения ресничного покрова у книдарий, кроме планул, лишь у некоторых сцифистом также не может служить доказательством их примитивности и первичности Scyphozoa, так как одновременно сцифистомы демонстрируют целый ряд признаков вторичности по сравнению с гидроидными полипами. С этой точки зрения отдавать пальму первенства сцифистомам перед гидроидными или коралловыми полипами, как это делают некоторые, нельзя. Вероятным кажется все-таки сам факт первичности полипоидной стадии жизненного цикла, от которой и возникли три ветви эволюции книдарий соответственно трем основным адаптивным зонам океана (дно, пелагиаль и придонные слои воды). А дальше стали складываться отдельные группы, представители которых внутри каждой группы многократно переходили со дна в пелагиаль и обратно. Относительно простая морфогенетическая база эволюции создала возможности для возникновения многочисленных параллелизмов внутри и между отдельными группами, затруднив до предела выяснение, кто же был первичным среди ныне существующих внидарий. Тем более что формы с анцестральными признаками причудливо разбросаны по всем ныне известным группам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анцулевич Е. А., Полтева Д. В. Организация и репродукция гидроида *Corymorpha groenlandica* // Вестник ЛГУ. 1988. Сер 3, вып. 1. С . 3–9.
2. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
3. Боженова О. В. Современные представления о классификации стрекательных капсул Cnidaria // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследования. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 57–75.
4. Гребельный С. Д. Актиниии *Thenaria* морей Северного Ледовитого океана. Автореф. дис. 25 с.
5. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. 7-е изд., перераб. и доп. М., 1981. 606 с.
6. Дуркина В. Б., Карасева Е. М., Ланаш Н. Е., Худик И. П. Строение гонады медузы *Gonionemus vertens* // Биология моря. 1991. № 5. С. 18–22.

7. Заренков Н. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Введение, простейшие, двуслойные. М.: МГУ, 1988. Ч. 1. 180 с.
8. Ивановский А. В. Кораллы: прошлое, настоящее и будущее. М., 1989. 60 с.
9. Ивановский А. В. Эволюция и система кораллов // Докл. АН СССР. 1993. 930. № 6. С. 787–789.
10. Кауфман З. С. Очерк эволюции кишечнополостных. Петрозаводск: Карельский научн. центр АН СССР, 1990. 155 с.
11. Костина Е. Е. Биология массовых видов актиний мелководий Японского и Охотского морей. Автореф. дис. Владивосток, 1989. 14 с.
12. Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М.: Сов. Наука, 1955. 399 с.
13. Лосева Л. М. Наблюдения над оогенезом актиний. I. Оогенез *Bunodactis atella* // Вестн. ЛГУ. 1970. № 21. Биол. Вып. 4. С. 48–61.
14. Марфенин Н. Н. Морфология колонии и распределительная система у двух видов герматипных кораллов рода *Acropora* // Зоол. ж. 1983. Т. 62, вып. 1. С. 5–13.
15. Марфенин Н. Н. Образование компактных стелющихся колоний у гидроидов на примере *Clava multicornis* (Leptolida, Athecata) // Зоол. ж. 1985. Т. 64, вып. 7. С. 975–981.
16. Мигас Э. А. Токсичность медузы «крестовик» // Исследования ядовитой медузы «крестовик». ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1974. № 2. 67 с.
17. Микулич Л. В., Наумов Д. В. Ядовитая медуза «крестовик», ее систематическое положение, морфология, жизненный цикл, биология и распространение // Исследования ядовитой медузы «крестовик». ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1974. № 2. С. 9–22.
18. Напара Т. О., Чага О. Ю. Пролиферативная активность и рост популяции клеток мезоглеи у сцифомедузы *Aurelia aurita*. I. Мезоглеальные клетки молодых и зрелых медуз // Цитология. 1992. Т. 34, № 6. С. 59–66.
19. Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР // Определители по фауне СССР. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1960. Т. 70. 585 с.
20. Наумов Д. В. Сцифоидные медузы морей СССР // Определители по фауне СССР. М.; Л. Изд. АН СССР, 1961. Т. 75. 97 с.
21. Наумов Д. В., Пастернак Ф. А. Тип Кишечнополостные (Coelenterata) // Жизнь животных. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 1. С. 223–328
22. Наумов Д. В., Пропп М. В., Рыбаков С. Н. Мир кораллов. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 359 с.
23. Полтева Д. Г., Айзенштадт Т. Б. Дифференциация клеток в эмбриогенезе Obelia. Обособление интерстициальных клеток в раннем личиночном развитии *Obelia flexuosa* и *O. loveni* // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 86–92.
24. Полтева Д. Г., Донаков В. В., Маркова Л. Г. Морфогенезы и клеточные процессы у гидроидных полипов *Obelia loveni* и *Clava multicornis* // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 111–116.
25. Преображенский Б. В. Современные рифы. М.: Наука, 1986. 244 с.
26. Райкова Е. В. Жизненный цикл *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // Зоол. ж. 1958. Т. 37, вып. 3. С. 345–358
27. Райкова Е. В. Приспособление *Polipodium hydriforme* Ussov к питанию на личиноной стадии развития // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980. С. 86–92.
28. Райкова Е. В. К вопросу о систематическом положении *Polypodium hydriforme* Ussov (Cnidaria) // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 116–122.
29. Серавин Л. Н. Почему мелкие животные, плавающие с помощью жгутиков и ресничек, вращаются вокруг продольной оси тела // Зоол. ж. 1986. Т. 65, вып. 5. С. 676–682.
30. Серавин Л. Н. Роль ротовых лопастей в питании и пищеварении сцифоидной медузы *Cyanea capillata* (L) // Докл. АН СССР. 1991. Т. 321, № 6. С. 1301–1303.
31. Серавин Л. Н. Особенности питания и пищевого поведения сцифоидных медуз *Aurelia aurita* (L) и *Cyanea capillata* (L) // Тр. ЗИН РАН. 1995. Т. 261. С. 136–154.
32. Сорокин Ю. И. Биомасса, метаболизм и питание мягких кораллов // Биология морских беспозвоночных. Сб. научн. трудов ИБМ, ДО АН СССР. Владивосток, 1990. С. 5–15.

33. Сребродольский Б. И. Биологическая минералогия. Киев: Наукова думка, 1983. 100 с.
34. Старобогатов Я. И., Степаньянц С. Д. Рецензия: З. С. Кауфман «Очерк эволюции кишеч нополостных» // Зоол. ж. 1992. Т. 71, вып. 6. С. 154–157.
35. Степаньянц С. Д. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана // Определ лители по фауне СССР. Л.: Наука, 1967. Т. 96. 216 с.
36. Степаньянц С. Д. Происхождение Cnidaria и возможный путь эволюции Hydrozoa // Губ ки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН АН СССР 1988. С. 130–144.
37. Шульман С. С. Проблема происхождения Metazoa // Теоретические вопросы систематик и филогении животных. Л.: Наука, 1974. С. 47–82.
38. Bavestrello G., Sommer Ch., Sara M. Di-directional conversion in *Turritopsis nutricula* (Hydro zoa) // Sci. Mar. 1992. Vol. 56, № 2–3. P. 137–140.
39. Bayer F. M. Octocorallia. In: Treatise on Invertebrate Paleont. Part. F. Coelenterata // Ed R. C. Moore, 1967. P. 167–179.
40. Brewer R. H., Feingold J. S. The effect of temperature on the benthic stages of *Cyanea* (Cnidaria Scyphozoa), and their seasonal distribution in the Niantis River estuary, Connecticut /, J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1991. № 1. P. 49–60.
41. Cornelius P. F. S. Medusa loss in leptoplid Hydrozoa (Cnidaria), hydroid rafting, and abbreviate life-cycles among their remote-island faunae: an interim review // Sci. Mar. 1992. Vol. 56, № 2- 3. P. 245–261.
42. Grasshof M. Die Evolution der Cnidaria. I. Die Entwiclung zur Anthozoa-Konstruction /, Natur. und Mus. 1991. Bd. 121, № 8. S. 225–236.
43. Grasshof M. Die Evolution der Cnidaria. II. Solitare und koloniale Anthozoen // Natur. un Mus. 1991. Bd. 121, № 9. S. 269–282.
44. Hughes R. G. Morphological adaptations of the perisarc of the intertidal hydroid *Dynamen pumila* to reduce damage and enhance feeding efficiency // Sci. Mar. 1992. Vol. 56, № 2–3 P. 269–277.
45. Kim K., Goldber W. M., Taylor G. T. Architectural and mechanical properties of the blac coral skeleton (Coelenterata: Anthipatharia): A comparison of two species // Biol. Bull. 1992 Vol. 182, № 2. P. 195–209.
46. Lotan A., Ben-Hillel R., Loya Y. LIfe cycle of *Rhopilema nomadica*: a new immigran scyphomedusan in the Mediterranean // Mar. Biol. 1992. Vol. 112, № 2. P. 237–242.
47. Russel F. S., Rees W. J. The viviparous scyphomedusa *Stygiomedusa fabulosa* Russel // J. mar biol. Ass. UK. Vol. 39. P. 303–318.
48. Swedmark B., Teissier G. *Halammohydra vermiformis* n. sp. et la familie des Halammohydrida Remane // Bull. Soc. Zool. France. Vol. 82, № 1. P. 38–49.
49. Wells J. W., Hill D. Cerianthipatharia. In: Treatise on Invertebrate Paleont. Part. F. Coelen terata // Ed. R. C. Moore. 1967. P. 165–166.
50. Werner B. 4. Stamm Cnidaria. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose Tiere. 2. Teil Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelminthes, Nemertini, Entoprocta, Nemathelminthes Priapulida // Gustav Fischer Verlag. Jena. 1993. S. 11–335.

≡Тип Ctenophora≡

Тип Ctenophora, или гребневики, объединяет небольшую, но очень своеобразную группу животных (около 100 видов), обитающую преимущественно в пелагиали, т есть в толще воды (рис. 84). Правда, среди гребневиков есть виды, перешедшие к дон ному (в том числе и сидячему) образу жизни, а один вид — паразитический.

В состав типа входит единственный класс Ctenophora, в который входят два под класса: Thyphlocoela и Cyclocoela, а последние подразделяются на 9 отрядов.

Размеры гребневиков (не считая щупалец) от 2–2,5 мм (например, *Tinerfe cyanea* до 1,5 м (как венерин пояс *Cestus veneris*), но преобладают среди них гребневики длиной тела до 5–10 см.

Тело гребневиков студенистое, обычно очень прозрачное. С первого взгляда они напоминают медуз. Однако у большинства гребневиков, обитающих в толще воды

форма тела округлая, овальная, грушевидная, мешковидная, а у некоторых видов, объединяемых в отряд Cestida, ремневидная. Поэтому упоминавшийся выше крупнейший представитель типа и назван «Пояс Венеры».

Виды, перешедшие к донному образу жизни, имеют уплощенное тело червеобразной формы.

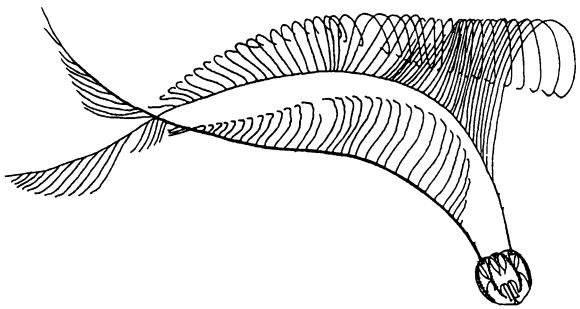


Рис. 84. Тип Ctenophora. Гребневик *Pleurobrachia pileus*, плывущий в толще воды с расправленными щупальцами и тентиллами (Серавин, 1998)

На одном конце тела гребневика — оральном полюсе — помещается щелевидный рот. По поверхности тела гребневика в меридиональном направлении — от орального к аборальному полюсу — проходят восемь рядов гребных пластинок (рис. 85 Б, В. Г). Каждая пластинка представляет собой совокупность ресничек, слипшихся основаниями и остающихся расщепленными по наружному краю. Пластинки бьют по воде наподобие весел, благодаря чему и осуществляется движение животного.

Биение ресничек в гребных пластинках направлено в аборальную сторону, бдагодаря чему гребневик плывет ртом вперед, хотя наблюдается и реверсивность движения (то есть движение аборальным полюсом вперед). Обычно животное висит в толще воды ртом вниз, передвигаясь по вертикали вниз или вверх.

Многие виды гребневиков имеют щупальца. Щупалец, если они имеются, всегда два. Длина щупалец может быть очень велика. У представителей рода *Mnemiopsis*, например, вытянутые щупальца превосходят поперечник животного в 25 раз. Щупальца снабжены боковыми ответвлениями (тентиллами), напоминающими арканчики сифонофор. В расправленном состоянии такие щупальца вместе с тентиллами образуют настоящую ловчую сеть (см. рис. 84).

Интересной особенностью строения щупалец является способность к постоянному росту у основания на внутренней стороне влагалища, в которое щупальце может втягиваться. Это связано с тем, что дистальный конец длинных щупалец во время жизни животного обламывается. За счет постоянного роста проксимальной части щупальца осуществляется его регенерация.

Снаружи осевая часть щупальца, так же, как и боковые тентиллы, покрыта эктодермальным эпителием. Под ним лежит мощно развитая осевая мускулатура, заходящая в тентиллы. Она обеспечивает сильную сократимость щупальца. Осевая часть его состоит из студенистого вещества, подобного мезоглее. Основания щупальца, где находится зона его постоянного роста, образует три утолщения в виде валиков, проходящих вдоль внутренней стенки влагалища, причем само щупальце отходит от среднего валика. Боковые валики слагаются из интерстициальных клеток, за счет которых формируется наружный слой щупальца. Средний валик представляет собой метаморфированную мускулатуру растущего щупальца и здесь же в него проникает центральная ось мезоглеи. Непосредственно под боковыми валиками проходят две ветви гастроваскулярной системы (см. ниже).

Вся поверхность щупалец и тентилл покрыты специальными ловчими приспособлениями — коллобластами (рис. 86). Это специальные грушевидные или сферические образования, под микроскопом напоминающие ягоду малины. Они имеют внутриклеточную нить, свернутую спиралью и прикрепленную своим базальным концом к продольному пучку мышц, проходящих внутри щупальца и вдоль его ветвей, и заполненные клейким слизистым веществом гранулы. Коллобласты служат

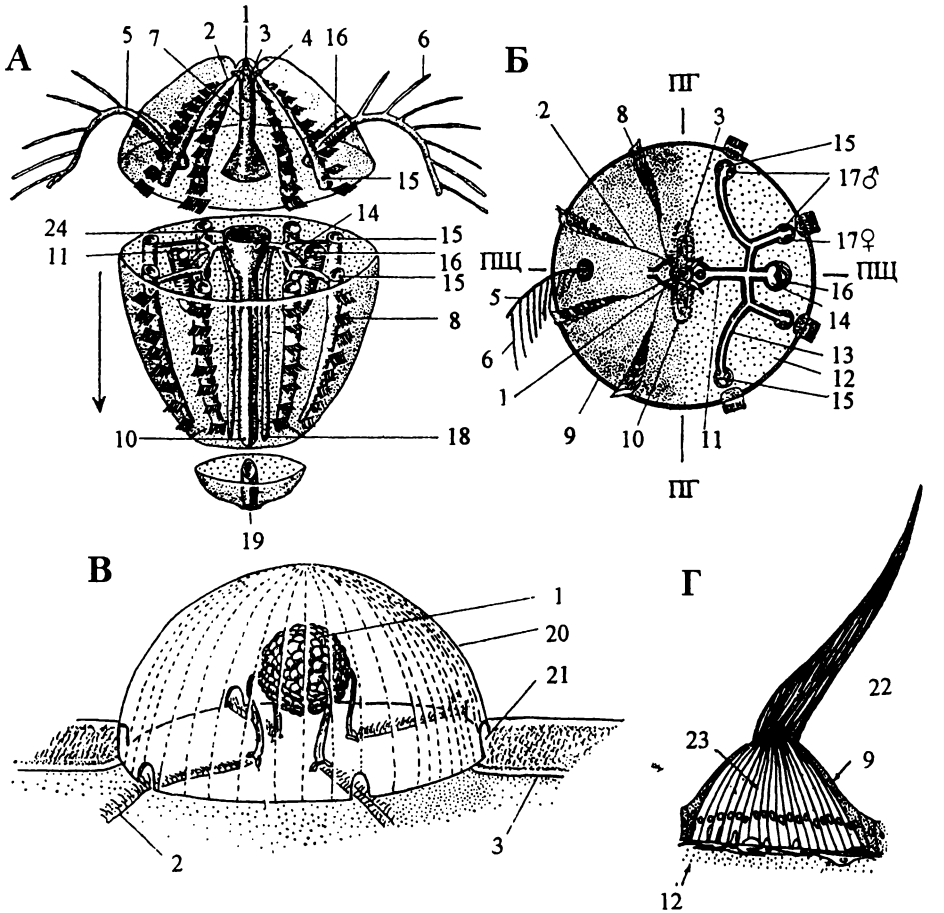


Рис. 85. Строение тела гребневиков (Werner, 1993):
А — план строения *Pleurobrachia*; Б — вид с аборального полюса; В — строение аборального органа гребневиков; Г — строение гребной пластинки; ПЩ — плоскость щупалец; ПГ — плоскость глотки; *1* — статоцист; *2* — ресничные бороздки; *3* — полярная площадка; *4* — экскреторная пора; *5* — щупальце; *6* — тентиллы; *7* — аборальный канал гастроваскулярной системы; *8* — гребные пластинки; *9* — эктодерма; *10* — глотка; *11* — горизонтальный канал гастроваскулярной системы; *12* — мезоглея; *13* — гастродерма; *14* — щупальцевый канал; *15* — меридиональный канал; *16* — влагалище щупальца; *17* — гонада; *18* — глоточный канал гастроваскулярной системы; *19* — ротовое отверстие; *20* — купол аборального органа; *21* — отверстие в куполе; *22* — склеившиеся реснички; *23* — ресничные клетки; *24* — желудок

для заякоривания добычи, которой для гребневиков, имеющих щупальца, служат мелкие планктонные животные.

У тех гребневиков, у которых наблюдается их редукция, это следствие перехода к активному питанию крупной добычей (другими гребневиками, медузами, сальпами и даже рыбой). В результате этого на смену различным типам щупальцевого аппарата приходят мускульные органы захвата добычи и общее усиление мышечной системы.

Щупальца расположены так, что плоскость, проведенная через них, оказывается перпендикулярной плоскости глотки. Считается, что и щелевидная форма глотки, и расположение щупалец в перпендикулярной к ней плоскости — адаптация, позволяющая щупальцам с захваченной добычей дотягиваться до отдаленных углов глотки. Для удержания добычи служит мощная мускулатура глотки.

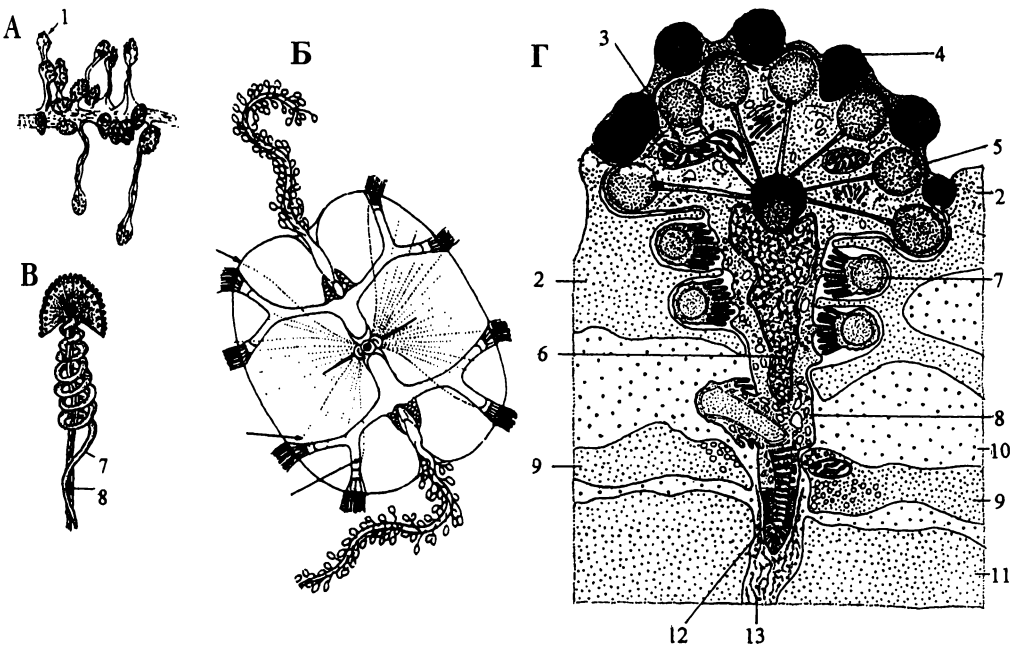


Рис. 86. Строение ловчих органов гребневиков (Заренков, 1988, Werner, 1993):
А – строение ловчих щупалец гребневика *Eucharis multicornis*; Б – вид с аборального полюса на личинку гребневика *Cestum veneris* (кроме ловчих щупалец, видны каналы гастроваскулярной системы, аборальный полюс и – пунктиром – радиальные нервы); В – микроскопическое строение изолированного коллобласта; Г – ультрамикроскопическое строение коллобласта; *1* – коллобласты; *2* – кроющие клетки; *3* – митохондрия; *4* – наружная оболочка секреторной гранулы; *5* – внутренняя секреторная гранула; *6* – ядро клетки; *7* – спиральная нить с микротрубочками; *8* – стебель; *9* – нервные клетки; *10* – мезоглея; *11* – мышечные клетки; *12* – корневой аппарат коллобласта; *13* – волокнистые элементы мезоглеи

Снаружи осевая часть щупальца, так же, как и боковые тентиллы, покрыта эпителием с многочисленными коллобластами. За ним следует мощно развитая осевая мускулатура, заходящая в тентиллы. Она обеспечивает сильную сократимость щупальца. Осевая часть состоит из студенистого вещества, подобного мезоглее. Основание щупальца, представляющее собой область его постоянного роста, образует три утолщения в виде валиков, проходящих вдоль внутренней стенки влагалища, причем само щупальце отходит от среднего валика. Боковые валики слагаются из интерстициальных, за счет которых формируется наружный слой щупальца. Средний валик представляет собой метаморфированную мускулатуру растущего щупальца и здесь же в него проникает центральная ось мезоглеи. Непосредственно под боковыми валиками проходят две ветки щупальцевых каналов гастроваскулярной системы.

У крупных (12–15 см) бещупальцевых гребневиков *Beroe cucumis* с большим ртом, питающихся другими видами гребневиков, замыкание рта обеспечивается двумя полосками «липкого» эпителия, расположенного на губах. Вершины клеток эпителия в этой полоске имеют множество выростов и углублений, которые при контакте входят друг в друга. Рот ведет в трубковидную глотку, которая открывается в желудок. Он имеет вытянутую вдоль орально-аборальной оси форму и его верхняя часть, или акрогастер, называется также воронкой. От желудка отходят каналы гастроваскулярной системы. Один канал продолжается от воронки в сторону, противоположную рту, разделяясь затем на четыре коротких канальца. Два из них заканчиваются слепо, а

два других открываются наружу порами. В стороны от желудка отходят два канала, которые вскоре дважды разветвляются, благодаря чему к поверхности тела подходят уже восемь каналов. Каждый из них впадает в один из восьми меридиональных каналов, проходящих под рядами гребных пластинок. Меридиональные каналы тянутся от аборального полюса тела, где они слепо замкнуты, до ротового конца.

У представителей подкласса Typhlocoela оральные концы меридиональных каналов тоже слепо замкнуты. У представителей второго подкласса — Cyclocoela — образуется так называемая перистомальная система гастральных каналов. Она развивается в процессе метаморфоза особи. Это система анастомозирующих между собой в определенных комбинациях оральных концов меридиональных каналов гастроваскулярной системы и особых поперечных отростков (перекладин). Последние образуются на концах специальных выростов глотки, формирующией Т-образное разрастание на оральном конце (глоточные каналы). Складывается очень сложная комбинированная гастроваскулярная система, специфичная для каждого из отрядов подкласса Cyclocoela.

После описания гастроваскулярной системы гребневиков можно обратиться к интересным особенностям симметрии тела, которые демонстрируют Ctenophora. Для их симметрии характерна интерференция (сочетание) двулучевой, неполной четырехлучевой и восьмилучевой зеркальной (отражательной) симметрии с вращательной симметрией. Двулучевая (бирадиальная) симметрия этих животных обусловлена наличием двух плоскостей зеркальной симметрии — глоточной и щупальцевой. Эти плоскости делят тело гребневика на четыре квадранта (полуантимеры).

По принципу вращательной симметрии относительно оси, проходящей орально-аборально, у пелагических гребневиков располагается пара анальных пор, так как линия, проведенная через эти поры, пересечет обе плоскости симметрии под углом, близким к 45°. Эти образования совпадают только при повороте гребневика на 180°.

У гребневиков наблюдаются также случаи смещения основания щупальцевых каналов от мест раздвоения (бифуркации) радиальных каналов гастроваскулярной системы по ходу часовой стрелки (если смотреть со стороны аборального полюса). В результате внешняя форма гребневика становится диссимметричной.

Предполагается, что наиболее древним, исходным типом симметрии из всех ее типов, присущих взрослым современным гребневикам, была четырехлучевая зеркальная симметрия, которая в свою очередь произошла от радиальной симметрии неопределенно большого порядка при переходе предков Ctenophora от вращательно-поступательного движения, которое характерно мелким пелагическим животным, покрытым ресничками, к поступательному. Это сопровождалось дифференциацией сплошного ресничного покрова, который и сейчас существует у зародышей некоторых гребневиков, на четыре меридиональных полоски. Последние затем раздвоились, образовав восемь гребных рядов. И лишь позднее произошла частичная редукция анальных пор, которых осталось два, а от остальных двух сохранились рудименты в виде слепых канальцев. У некоторых современных гребневиков наблюдается тенденция к диссиметрии, что, возможно, связано со снижением роли гребных пластинок, как движителей, по сравнению с мускулатурой мезоглеи. Это естественно, так как с помощью ресничного способа передвижения такие крупные животные, как гребневики, могут вести только полупассивный образ жизни. Так, наблюдения из подводного обитаемого аппарата за гребневиком *Kiychimea usagi* на глубинах 200–310 м показали, что он плавает очень медленно, в основном дрейфуя в водной массе. Поимка добычи (рачков из отряда Euphausiida) происходит при их контактах со слизистой поверхностью лопастей гребневика (пассивная охота).

Внутренняя поверхность каналов гастроваскулярной системы покрыта ресничными клетками. Изредка они образуют так называемые «розетки». Это небольшие

углубления (20 мкм в диаметре), на дне которых мезоглея непосредственно контактирует с просветом канала. По краю розетки располагается двухслойный валик энтодермальных клеток, обладающих особо мощно развитыми ресничками, часть которых направлена в сторону просвета каналов, а часть — в сторону мезоглеи.

Приуроченность гастроваскулярной системы к рядам гребных пластинок, а у Cyclocoela — к ротовым лопастям, которые у этих гребневиков принимают активное участие в проталкивании в глотку предварительно обволакиваемой слизью добычи (для чего лопасти снабжены специальными мышцами), вполне понятна. Этим достигается непосредственное обеспечение пищей наиболее энергоемких органов.

Пищеварение у гребневиков внутри- и внеклеточное. Непереваренные остатки удаляются и через рот, и через анальные поры.

У гребневиков сильно развита мезоглея. Она представляет собой значительную массу основного вещества, несколько уплотненную под покровным эпителием и содержащую коллагеновые волокна, свободные клетки, образующие рыхлую соединительную ткань, и — что служит одним из отличий гребневиков от Cnidaria — меземхимные мышечные волокна. Они образуют пучки, проходящие в разных направлениях.

У гребневиков уже нет эпителиально-мускульных клеток. Появляются системы мышц. Под эктодермой, одевающей поверхность тела, располагается тонкий пласт мышц, состоящий из наружного продольного и внутреннего кольцевого слоев. Двойной, но очень слабо развитый слой мышц, имеется также вокруг каналов гастроваскулярной системы. За его счет у некоторых гребневиков образуются два сильно развитых кольцевых клапана — сфинктера. Один — вокруг ротового отверстия, второй — на границе между глоткой и желудком. Третью систему представляют собой радиальные мышечные волокна, идущие от эктодермы через мезоглею к различным каналам гастроваскулярной и к влагалищу щупалец.

Мышечные клетки мезоглеи по одним данным имеют эктодермальное происхождение, по другим — образуются из клеток соединительной ткани. Они позволяют гребневикам изменять форму тела, что особенно важно для представителей отряда Cestida с их ремневидной формой тела. Изгибательные движения, характерные для гребневиков этой группы, ставшие возможными благодаря форме тела, основаны на антагонизме между мышцами и упругой мезоглеей.

Нервная система представлена субэктодермальным нервным сплетением (плексусом), имеющем вид сети из мультиполярных нервных клеток и их отростков, и небольшого, но довольно густого скопления ганглиозных клеток на аборальной стороне тела. Здесь же находится сложно устроенный так называемый аборальный орган (рис. 85 В). Он контролирует положение гребневиков в пространстве и регулирует интенсивность работы отдельных рядов гребных пластинок.

Основу аборального органа составляют четыре крестообразно расположенные эластичные дужки, образовавшиеся из длинных, слившихся между собой ресничек. На дужках подвешен статолит — шарик, состоящий из известковых зерен. Под статолитом стенка тела образует впячивание, причем эктодерма образует здесь утолщения в виде подушечек. Снаружи статолит укрыт коническим шатром из слипшихся длинных ресничек. От основания дужек, удерживающих статолит, к соответствующим рядам гребных пластинок тянутся бороздки, покрытые мерцательным эпителием. Благодаря этому мельчайшие колебания статолита передаются гребным пластинкам, вызывая реакцию в виде изменения силы и направления волны биения гребных пластинок. Если удалить аборальный орган, движение гребных пластинок нарушается.

Гребневики размножаются исключительно половым путем. Для них характерен гермафродитизм. Гонады гребневиков имеют вид колбасовидных тел, расположенных попарно вдоль меридиональных каналов гастроваскулярной системы. С одной стороны канала лежит семенник, с другой — яичник. Следовательно, каждый гребне-

вик имеет восемь яичников и восемь семенников. Когда гонады созревают, стенка, отделяющая их от меридиональных каналов гастроваскулярной системы, прорывается, после чего половые продукты через просвет канала и ротовое отверстие попадают в воду, где и происходит их развитие.

Несмотря на весьма ограниченное количество видов в типе Ctenophora (около 100), его представители освоили все адаптивные зоны океана. Подавляющее большинство видов, однако, обитает в пелагиали. Среди них и представлены виды, наиболее полно соответствующие типовому плану строения гребневиков. Хотя и среди них выделяются три экологических типа. Первый объединяет типично щупальцевых гребневиков, питающихся в первую очередь планктонными животными, пассивно облавливаемыми щупальцами.

Характерными представителями второго типа могут служить уже упоминавшиеся выше гребневики отряда Beroida с полностью редуцированными щупальцами и огромным ртом. Благодаря этому они могут охотиться и поедать других гребневиков, по размерам тела не уступающих им (рис. 87 Б).

К третьей группе можно отнести также упоминавшихся гребневиков из отряда Cestida (рис. 87 А). У них тело вытянуто в глоточной плоскости и на аборальном крае сохранились только две пары рядов гребных пластинок, выполняющих двигательную функцию, и имеются только две пары рядов отвечающих им каналов гастроваскулярной системы. Прочие две пары рядов гребных пластинок редуцированы. Соответствующие им две пары каналов гастроваскулярной системы, напротив, удлинены и проходят по всей длине тела. Видимо, они обеспечивают работу мышц, изгибающих тело животного. На оральном крае тела ловчую функцию выполняют многочисленные мелкие выросты. Они образуют своеобразную бахрому наподобие краевых щупалец сцифомедуз. С ними связаны выросты глоточных каналов гастроваскулярной системы.

Часть гребневиков перешла к ползающему образу жизни (рис. 87 В, 88 А, Б). В принципе понятно, как это происходило, так как, например, известен гребневик Lampetia pancerina, который иногда ползает по субстрату ртом вниз, ощупывая его краями глотки. Его можно назвать гетеротопным (то есть обитающим в двух разных биотопах — на дне и в пелагиали), или факультативно (временно) донным гребневиком.

Тело облигатно (постоянно) донных гребневиков вытянуто в щупальцевой плоскости и уплощено так, что оральная поверхность превратилась в ползательную подошву. Вернее, подошва представляет собой поверхность вывернутой глотки и возле щупалец иногда образует два рукава или два отворота. Ползание осуществляется с помощью ресничек и мышц подошвы, а ряды гребных пластинок редуцированы в той или иной степени. Аборальный орган имеется, но всегда несколько упрощен. *Ctenoplana*, у которой гребные пластинки сохраняются, еще способна плавать. *Coeloplana meteoris*, хотя и не часто, плавает, изгибая ловчие лопасти.

Поскольку прилегающая к субстрату подошва не принимает участия в процессах дыхания, уменьшение дыхательной поверхности тела компенсируется образованием многочисленных папилл на аборальной поверхности. Возможно, дыхательное значение имеет и пара щупалец, хотя на них сохраняются коллобласты и они участвуют в собирании пищи. Длина щупалец у ползающих гребневиков может в 90 раз превышать длину тела животного.

Вследствие сплющенности тела гастроваскулярная система у ползающих гребневиков приобретает вид сети и напоминает кишечник многоветвистокишечных турбеллярий. В эту сеть как бы вкраплены гонады, что облегчает снабжение их питательными веществами. В связи с этим гонады имеют множественные выводные протоки.

Часть гребневиков перешла к сидячему образу жизни (рис. 88 В—Е). Так, *Tjalfiella* живут, прикрепившись к морским перьям (*Umbellula*). Щупальцевые концы тела это-

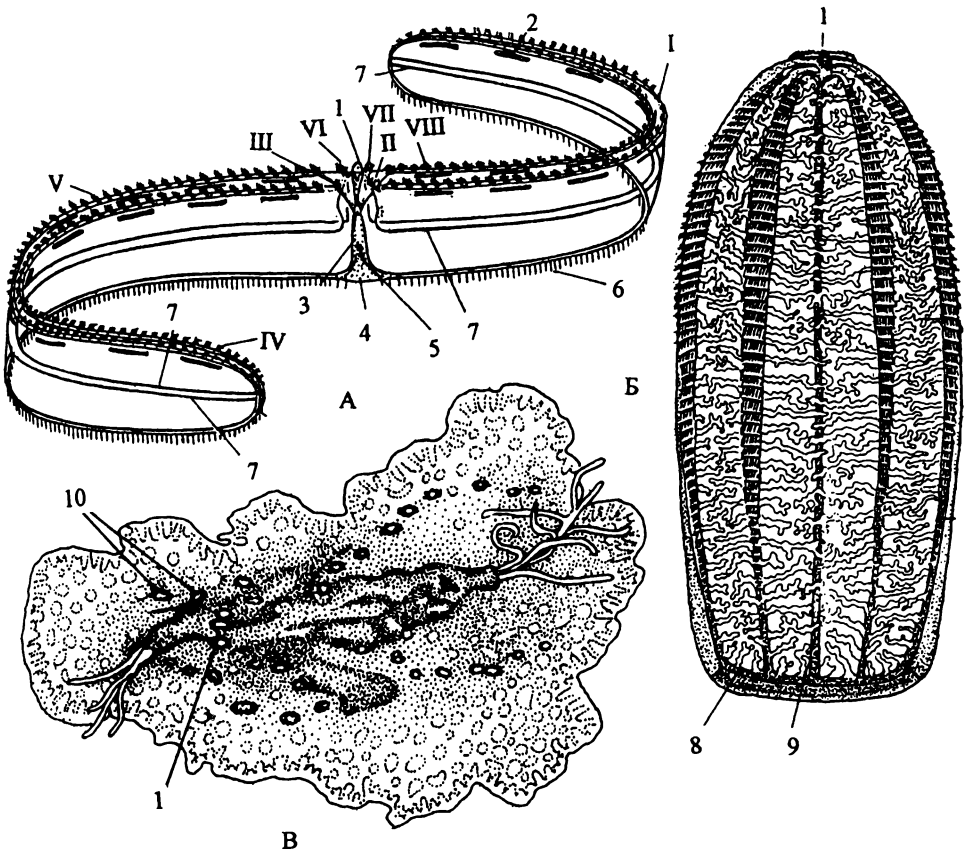


Рис. 87. Разные жизненные формы гребневиков (Заренков, 1988, Werner, 1993):
А – *Cestum veneris* (длина до 1,5, высота 8 см, толщина 1 см; цифрами I, VIII и IV, V обозначены длинные ряды гребных пластинок, а цифрами II, III и VI, VII – короткие, редуцированные ряды); Б – *Beroe cucumis*; В – *Coeloplana willeyi*, внешний вид: *1* — статолит; *2* — гонады; *3* — глотка; *4* — рот; *5* — рудимент основания щупалец; *6* — тентиллы; *7* — меридиональные каналы гастроваскулярной системы; *8* — кольцевой канал гастроваскулярной системы; *9* — глоточный канал; *10* — гастроваскулярные папиллы

го животного вытянуты и образуют два сифона, внутри которых оказываются щупальца. Сифоны приводят к подошве и ротовому отверстию. Наблюдения за живыми *Tjalfiella* еще не проводились, поэтому как они питаются — неизвестно.

Один вид гребневиков, обитающий в пелагиали, паразитирует в планктонных морских животных — сальпах. Это *Gastrodes parasitica*. В сальпу проникает личинка, которая уже внутри хозяина превращается во взрослого гребневика. Его дальнейшая судьба не известна. Предполагают, что он может покинуть сальпу и вернуться к свободному образу жизни.

Такие хрупкие животные, как гребневики, могут совершать с помощью человека миграции на огромные расстояния и осваивать совершенно новые для них места обитания. Так, в 1982 году у крымского побережья (в районе Судака) были обнаружены единичные экземпляры нового лопастного гребневика, ранее в акватории моря не встречавшегося. Численность его в Черном море резко увеличивалась из года в год, так что в 1988 году вселенец стал самым массовым видом в планктоне, сильно потеснив в этом отношении сцифоидную медузу *Aurelia aurita*. Летом 1989 года биомасса

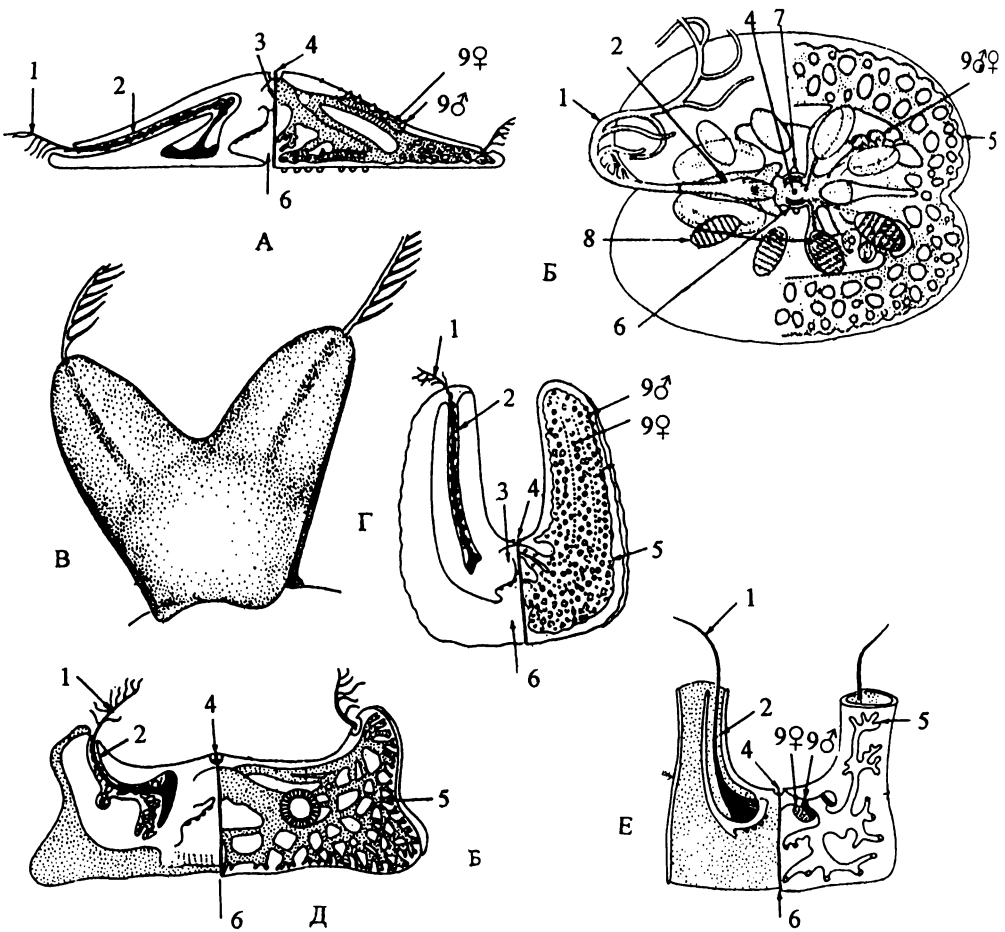


Рис. 88. Ползающие и сидячие формы гребневиков (Заренков, 1988):
А — *Coeloplana*, схема строения, вид сбоку; Б — то же, вид сверху; В — *Lyrocteis flavopallidus*, внешний вид; Г — то же, схема строения; Д — *Vallicula*, схема строения; Е — *Tjalfiella*, схема строения; *1* — щупальца; *2* — щупальцевое влагалище; *3* — желудок; *4* — аборальный орган; *5* — каналы гастроваскулярной системы; *6* — глотка; *7* — анальная пора; *8* — гребные пластинки; *9* — гонады

этого гребневика над глубинами менее 200 м достигла 4,5 кг под квадратным метром поверхности моря в сыром весе.

Оказалось, что новый обитатель Черного моря — *Mnemiopsis leidyi* — известен был ранее только из Западной Атлантики, где он обычен в водах вдоль побережья Северной Америки.

Выяснилось, что в Черном море вселенец может жить при низких соленостях только в летнее время при высоких температурах. Зимой гребневик уходит в места с более высокой соленостью или погибает. В сильно опресненном Азовском море *M. leidyi* исчезает в зимнее время и вновь возвращается сюда через Керченский пролив, когда температура в этом море вновь повышается.

В Черном море у *M. leidyi* не было врагов, поэтому предлагалось ввезти сюда хищный гребневик *Beroe ovata*, который в прибрежных районах Северной Америки регулирует численность *Mnemiopsis leidyi*. Пищей *B. ovata* служат только гребневики других видов и, кроме того, он встречается не только в водах Северной Америки, но

и в Средиземном море. Однако этого не понадобилось. *B. ovata* перебрался сначала в Средиземное, а затем в Черное море без активной помощи человека, вместе с балластными водами судов, как и мнемиопсис, и теперь регулирует его численность.

ЛИТЕРАТУРА

1. Осповат М. Ф. О родственных отношениях между отрядами Criptolobiferida, Lobiferida и Thalassocalycida (Ctenophora) // Зоол. ж. 1985. Т. 64, вып. 6. С. 805–812.
2. Осповат М. Ф. О филогении и классификации гребневиков (Ctenophora) // Зоол. ж. 1985. Т. 64, вып. 7. С. 965–973.
3. (Ctenophora) Осповат М. Ф. К вопросу о происхождении симметрии гребневиков (Ctenophora) // Зоол. ж. 1985. Т. 64, вып. 8. С. 1125–1132.
4. Серавин Л. Н. Ревизия видового состава гребневиков рода *Mnemiopsis* (отряд Lobata) // Зоол. ж. 1994. Т. 73, вып. 1. С. 9–35.
5. Серавин Л. Н. Ctenophora гребневики (методическое пособие) // Биол. ин-т СПб гос. ун-та, Омский гос. пед. ун-т. Биол. сер. СПб.; Омск, 1998. Вып. 3. 84 с.
6. Matsumoto G. I., Robison B. H. Kiohymea usagi, a new species of lobate ctenophore from the Monterey submarine canyon // Bull. Mar. Sci. 1992. Vol. 51, № 1. P. 19–29.
7. Tamm S. L., Tamm S. How Beroe keeps its mouth shut, or its lips are sealed // Biol. Bull. 1991. Vol. 181, № 2. P. 354.
8. Tamm S. L., Tamm S. Reversible epithelial adhesion closes the mouth of *Beroe*, a carnivorous marine jelly // Biol. Bull. 1991. Vol. 181, № 3. P. 463–473.

≡Тип Plathelminthes≡

Plathelminthes или плоские черви, последний тип, для которого характерен целентерический уровень организации. Оставаясь на этом уровне, относящиеся к этому типу животные демонстрируют целый ряд важнейших морфоанатомических приобретений, позволяющих сделать вывод, что именно эта группа находится в главном русле прогрессивной эволюции животных.

Это произошло в результате того, что предки плоских червей перешли к активному хищничеству на дне и у дна. В результате они приобрели сплющенное в дорсовентральном направлении тело и, следовательно, дифференциацию его на дорсальную и вентральную стороны. У них появилась билатеральная (двусторонняя) симметрия тела, как следствие поступательного движения по твердому субстрату. Уплощение тела – тоже неизбежное следствие зависимости этих животных от диффузии при распределении по организму газов.

Наконец, именно у плоских червей окончательно сформировался третий клеточный слой ткани (паренхимы) между эпидермисом и выстилкой кишки (гастродермисом).

Благодаря высокой подвижности и хищничеству уровень интеграции плоских червей по сравнению с книдариями и гребневиками возрастает настолько, что в пределах типа, вернее, в пределах уже наименее специализированных классов типа, начинают впервые складываться такие системы органов, как выделительная, нервная, половая. В пределах именно плоских червей появилась такая важная часть тела животного, как головной отдел с его типичным набором отделов пищеварительного тракта (рот, глотка), органов чувств и находящегося в голове мозга.

К типу Plathelminthes относится очень большая группа свободноживущих и паразитических животных, обитающих в морских и пресных водах, а также на суше.

Тип имеет следующую таксономическую структуру.

Тип Plathelminthes Schneider, 1873

Надкласс Turbellariomorphae Odening, 1984

Класс Turbellaria Ehrenberg, 1831

Подкласс Archoophora Mamkaev, 1967
Надотряд Acoelomorphae Ehlers, 1984
Отряд Nemertodermatida Steinbock, 1931
Отряд Acoela Uljanin, 1870
Надотряд Notandropora Mamkaev, 1991
Отряд Catenulida Meixner, 1926
Надотряд Macrostomamorphae Mamkaev, 1991
Отряд Macrostomida Meixner, 1926
Отряд Haplopharyngida Karing, 1974
Надотряд Polycladida Mamkaev, 1991
Отряд Polyclada Lang, 1884
Подкласс Neoophora Mamkaev, 1967
Надотряд Prolecithophora Mamkaev 1991
Отряд Combinata Mamkaev 1991
Отряд Separata Mamkaev 1991
Отряд Lecithoepitheliata Reisinger, 1924
Отряд Gnosonesimida Mamkaev 1991
Надотряд Seriata Mamkaev 1991
Отряд Proseriata Meixner, 1938
Отряд Tricladida Lang, 1881
Надотряд Rhabdocoelida Mamkaev 1991
Отряд Rhabdocoela Ehrenberg, 1831
Отряд Temnocephalida Breslau, Reisinger, 1928–1933
Отряд Kalyptorhynchida Mamkaev 1991
Класс Udonellida Ivanov, 1952
Класс Monogenoidea Bychovsky, 1937
Класс Gyrocotiloidea Bychovsky, 1937
Класс Amphilinida Dubinina, 1982
Класс Cestoda Rudolphi, 1819
Класс Aspidogastrea Timopheeva, 1975
Класс Trematoda Bychovsky, 1937
Надкласс Gnathostomularia Mamkaev 1991
Класс Gnathostomulida Ax, 1980

Среди всех прочих плоских червей выделяется класс Turbellaria, который представляет собой базовую группу типа. Именно в пределах этого класса появились и сформировались все основные адаптации или их совокупности (модули), которые широко распространены в других классах плоских червей, относящихся, как и Turbellaria, к надклассу Turbellariomorphae. Более того, именно у турбеллярий возникли основные системы органов многоклеточного организма, получившие затем развитие на следующих этапах прогрессивной эволюции. Небольшой класс Gnathostomularia стоит несколько особняком, как бы дополняя турбеллярий.

☐ НАДКЛАСС TURBELLARIOMORPHAE

☐ Класс Turbellaria

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Турбеллярии, в основном, свободноживущие (хотя есть комменсалы и паразиты) хищные (хотя есть фактические автотрофы) плоские черви с простым жизненным циклом (рис. 89).

Турбеллярии обитают преимущественно в морях, но имеется много пресноводных и немало наземных форм. Известно свыше 3000 видов.

Размеры турбеллярий чаще всего измеряются миллиметрами. Очень мелкие формы имеют 0,2–1 мм, мелкие — 1–5 мм, средней величины — 5-15 мм, крупные 15–30 мм, а очень крупные — от 3 до 6 см. Самые крупные турбеллярии отмечены среди трехветвистокишечных (Tricladida) из озер Байкал и Охрид (Югославия), а также среди тропических наземных трикладид, относящихся к роду *Bipalium* (*B. javanicum* — 65 см).

Основными формами тела турбеллярий являются веретеновидная или каплевидная (в обоих случаях поперечный разрез тела круглый), листовидная и лентовидная. В теле турбеллярий можно различить передний, или ростральный, конец, при движении всегда направленный вперед и снабженный органами чувств; задний, или каудальный, конец; брюшную сторону, при ползании направленную к субстрату; противоположную ей спинную сторону, а также правую и левую латеральные стороны тела. Рот всегда расположен на средней линии брюшной стороны, хотя в пределах ее занимает у разных форм всевозможные положения от заднего конца тела до переднего. Половые отверстия (одно или два) почти всегда расположены также на брюшной стороне, тогда как отверстия выделительных органов могут занимать самые разнообразные положения.

Очень многие турбеллярии совершенно лишены пигмента и имеют беловатый цвет. Иногда им придают ту или иную окраску содержимое кишечника, капельки окрашенного жира или симбиотические водоросли, порою присутствующие в стенке кишечника или паренхиме и окрашивающие червя в ярко зеленый или зелено-бурый цвет. Но во многих случаях окраска турбеллярий бывает обусловлена и настоящим эпителиальным или паренхимным пигментом. Чаще всего при этом наблюдаются желтоватые или коричневые тона, вплоть до черного, но встречаются и яркие окраски: зеленоватая, лимонно-желтая, оранжевая, карминно-красная, небесно-голубая, синяя, темно-лиловая, зелено- или сине-черная. В некоторых случаях она явно маскировочная. Так, у самок крупного рака-отшельника *Petrochirus africanus* из тропических вод Западной Африки в раковине живут турбеллярии из многоветвистокишечных (Polycladida) размером до 2–2,5 см, окрашенные в такой же интенсивно-красный цвет, как и яйца, вынашиваемые самкой рака-отшельника под брюшком.

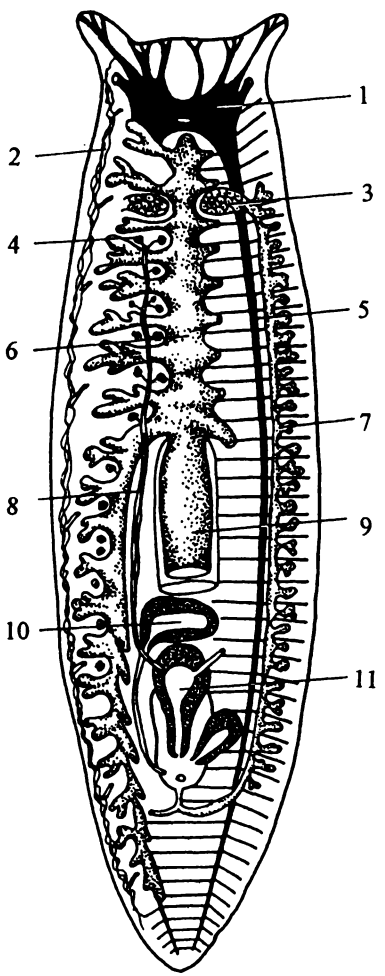


Рис. 89. Схема строения турбеллярии на примере пресноводной планарии (Odening, 1993):
1 — головные нервные ганглии (мозг); *2* — экскреторная система (протонефридий); *3* — яичник; *4* — семенник; *5* — нервные стволы; *6* — кишечник (гастроваскулярная система); *7* — желточники; *8* — семяпровод; *9* — глотка (фаринкс); *10* — семеприемник; *11* — мужской совокупительный орган

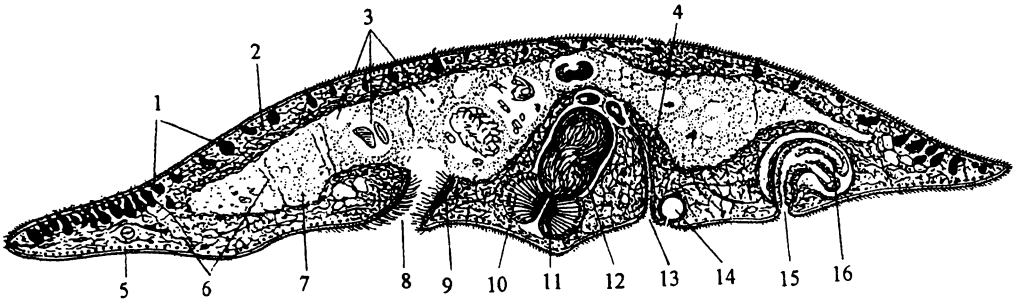


Рис. 90. Схема строения бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Иванов, Мамкаев, 1973): *1* — железистые клетки; *2* — периферическая паренхима; *3* — пищеварительные вакуоли с пищевыми частицами; *4* — влагалище; *5* — статоцист; *6* — дорсовентральные мускульные волокна; *7* — пищеварительная паренхима; *8* — ротовое отверстие; *9* — глотка; *10* — клетки матрикса наконечника (часть мужской репродуктивной системы); *11* — наконечник; *12* — семенная сумка; *13* — женское половое отверстие; *14* — генитальный грушевидный орган; *15* — мужское половое отверстие; *16* — пенис

Иногда все тело одноцветное, у плоских форм при этом часто интенсивно окрашена спинная сторона. В других случаях имеется рисунок, у крупных форм иногда очень сложный: эффектно разрисованы многие трехветвистокишечные турбеллярии (Trycladida) озера Байкал и наземные формы. Но наиболее роскошную окраску демонстрируют некоторые тропические литоральные Polycladida, не уступающие в этом отношении наиболее яркоокрашенным рыбам коралловых рифов.

МОРФОАНАТОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ТУРБЕЛЛЯРИЙ

1. ПОКРОВЫ И КОЖНО-МУСКУЛЬНЫЙ МЕШОК

Тело турбеллярий покрыто клеточным ресничным эпителием (рис. 90, 91). В наиболее примитивном виде (у *Olygochoerus erythrophtalmus*) он слагается из клеток неправильной формы и разной высоты. Смыкаясь друг с другом, апикальные участки клеток образуют наружную поверхность тела, одетую ресничками. Базальные же концы клеток лежат на разных уровнях и как бы растрепаны, так что в целом эпителий не обособлен от паренхимы — подстилающих его клеток. Он представляет собой нечто вроде ее поверхностного и слабодифференцированного слоя. В цитоплазме эпидермальных клеток залегают миофибриллы кожно-мускульного мешка — кольцевые и продольные (как у многих книдарий). Из такого примитивного ресничного эпидермиса развиваются другие типы кожного эпителия турбеллярий: погруженный, так называемый немертиновый и обособленный (рис. 91). Все три типа такого эпидермиса встречаются у бескишечных турбеллярий (Acoela).

Погруженный эпителий (рис. 91 Б) образуется в результате того, что обособляется сократимый миоэпителиальный слой в виде правильной эпителиальной пластинки, содержащей миофибриллы. Он образуется из смыкающихся апикальных концов клеток, тогда как базальные концы клеток с ядрами погружаются в паренхиму. У многих более продвинутых отрядов турбеллярий появляются базальные мембраны, а кожные миофибриллы обособляются от эпидермиса в виде волокон кожно-мускульного мешка.

Немертиновый эпидермис (рис. 91 В) развит у Acoela и немногих других примитивных турбеллярий, а также у некоторых более высоко стоящих червей. Он очень слабо отграничен от паренхимы и слагается из эпидермальных клеток с узкими базальными концами, между которыми расположены разнообразные клетки как экто-

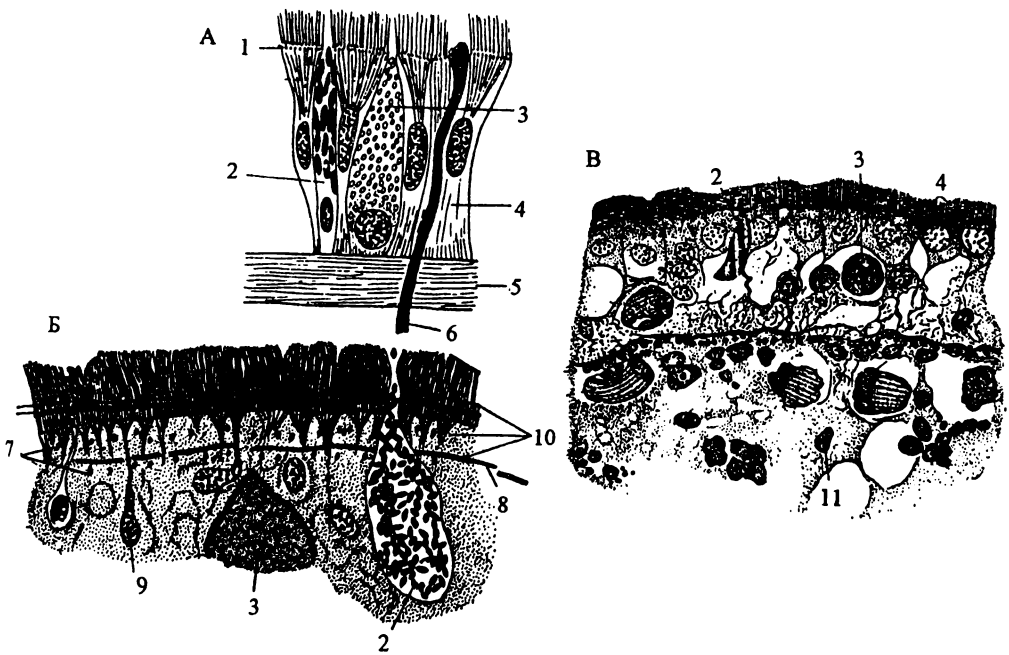


Рис. 91. Покровы турбеллярий (Беклемишеев, 1937, Иванов, Мамкаев, 1973, с изменениями):
А – обособленный однослойный эпителий; Б – погруженный эпителий; В – немертоидный эпителий; *1* – кинетосомы ресничек; *2* – рабдитная железа с рабдитами; *3* – железистая клетка; *4* – эпидермальная клетка; *5* – базальная мембрана; *6* – проток погруженной железистой клетки; *7* – продольные мышцы; *8* – поперечные мышцы; *9* – ядра эпителиальных клеток; *10* – эпителиальная пластинка; *11* – ножки эпителиальных клеток

дермальной, так и паренхимной природы: железистые, нервные, чувствительные и опорные, соединительнотканные.

Обособленный однослойный эпителий (рис. 91 А) с хорошо развитой базальной мембраной наиболее обычен у турбеллярий (как и у всех других беспозвоночных). Он образуется из примитивного эпидермиса путем правильного, строго однослойного расположения клеток. У большинства турбеллярий последние дифференцируются на эпидермальные и на мускульные, утратившие связь с эпидермисом и лежащие уже под его базальной мембраной. Иногда он принимает синцитиальное строение.

Покровы турбеллярий обладают сильно выраженной секреторной функцией. В состав эпидермиса входят слизистые и белковые железы в виде бокаловидных и грушевидных железистых клеток, рассеянных в эпидермисе или собранных в комплексы (см. рис. 86, 87). Среди них выделяются фронтальные железы, чей секрет играет важную роль при овладении добычей. Их выводные протоки открываются на переднем конце тела на небольшом участке покровов, способном несколько впячиваться и лишенном ресничек.

Слизь, выделяемая кожными слизистыми железами, имеет очень важное значение. Она смазывает и защищает поверхность тела, в том числе и от высыхания. Слизь оставляет на субстрате след, обеспечивающий опору ресничкам, а также может быть использована для ловли жертвы. Не случайно, что более 50 % энергии, получаемой турбелляриями за счет пищи, тратится на образование слизи. Это делает понятным крупные размеры слизистых клеток, тела которых расположены в глубине паренхимы, и лишь выводные протоки открываются на внешнюю поверхность тела.

Часть кожных желез производит оформленный палочковидный или зернистый секрет, который в его наиболее выраженной форме называется рабдоидами или рабдитами (рис. 91, *2*). Эти железы входят в состав кожного вооружения турбеллярий, так же, как стрекательные капсулы книдарий и коллобласты гребневиков, выполняя у турбеллярий функции нападения и защиты.

Рабдоиды встречаются у Acoela. Они представляют собой палочковидный секрет приблизительно 0,5 мкм в диаметре и длиною 5–10 мкм. Они имеют мукополисахаридную природу и состоят из продольно ориентированных филаментов. Пакет рабдоидов окружен мембраной.

Рабдиты, обнаруженные у прочих турбеллярий, это тоже палочковидный секрет, но диаметром в два раза больше. Они содержат светопреломляющий белок. Каждый рабдит одет мембраной. Он состоит из нескольких концентрически исчерченных пластинок, образующих кортекс (сердцевину рабдита), или заполняющих секреторное тельце целиком. Рабдиты образуются внутри железистых клеток. При их образовании возникает оболочка из микротрубочек, выстилающая снаружи мембрану формирующегося рабдита. Рабдиты выходят наружу через шейку железы, которая проходит либо между соседними эпителиальными клетками, либо прободает эти клетки.

Попав в воду, рабдиты разбухают и дают слизь, которая имеет защитное значение, иногда обладает отпугивающим врага свойствами, нередко играет важную роль при захвате добычи, или вместе с выделениями других кожных желез образует защитную оболочку при инцистировании червя.

Раздражение животного вызывает «выталкивание» рабдитов. При этом на заднем конце рабдита сразу же начинается интенсивное поглощение воды и связанное с ним разбухание центрального вещества и расправление диагональных волокон оболочки. В результате он мгновенно превращается в длинную нить.

Несомненную специализацию рабдитных желез представляют собой так называемые иглообразующие железы, до сих пор обнаруженные лишь у дальневосточной *Convoluta sagittifera*. Это крупные веретеновидные клетки, глубоко вдающиеся в паренхиму. Центральная часть клетки занята большой вытянутой вакуолью, содержащей одну большую твердую иглу. Дистальный конец клетки в виде узкого протока открывается на поверхности тела. Веретеновидная слегка искривленная игла стекловидно прозрачна и в 10 раз превышает самые крупные рабдиты.

Расположение желез весьма характерно. Значительная их часть залегает по бокам на брюшной стороне, преимущественно на уровне рта. Другая группа связана с женским половым отверстием и образует пару веерообразных пучков в области влагалища. Третья группа желез, хвостовая, расположена сзади мужского полового отверстия. Боковые железы используются для умерщвления добычи, когда она подминается передним концом тела турбеллярии и охватывается весьма подвижными краями (это хорошая иллюстрация того, что мускулатура используется турбелляриями именно для нападения и умерщвления добычи, а не для передвижения). Часть иглообразующих желез утратила первоначальное значение органов защиты и нападения и целиком обслуживает совокупительный аппарат, превратившись в органы раздражения партнера.

Похожи на них встречающиеся у некоторых бескишечных турбеллярий сагитто-цисты. Они развиваются внутри специальной клетки, заполненной жидкостью. При нападении острая игла выдавливается наружу через стенку тела.

У некоторых выокопродвинутых турбеллярий имеются очень специализированные одноклеточные ядовитые железы, называемые паракнидами (рис. 92 В). На первый взгляд они напоминают нематоцисты книдарий, так как подобно им содержат внутри длинную нить, способную выворачиваться или «выстреливать». В отличие от истин-

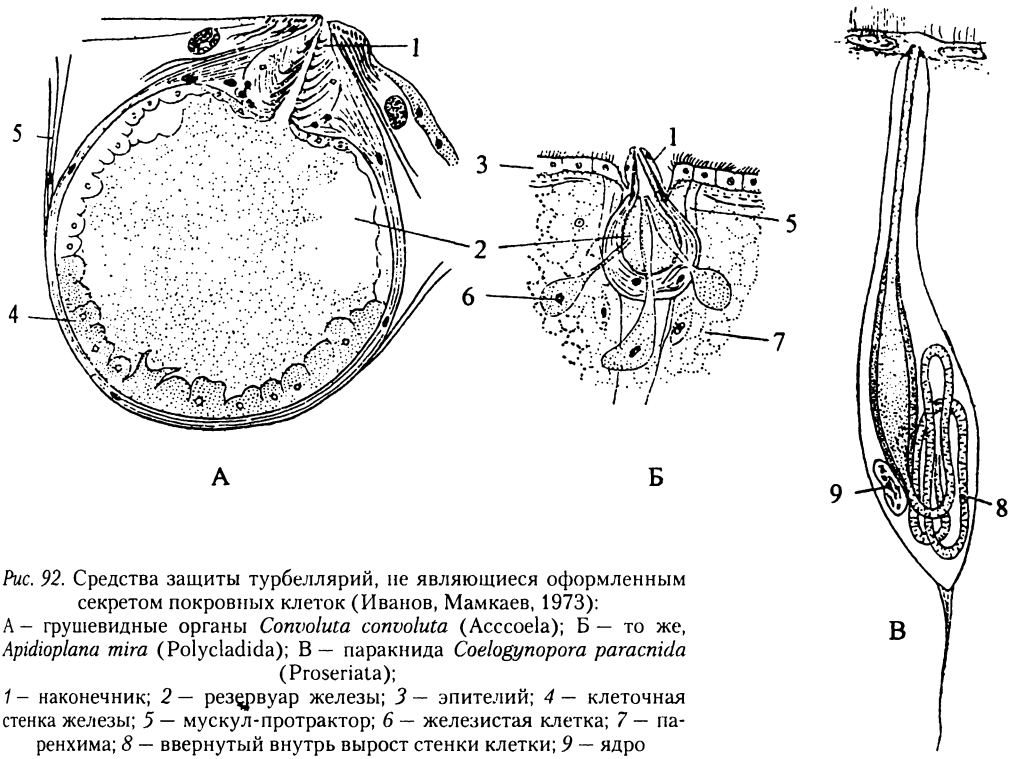


Рис. 92. Средства защиты турбеллярий, не являющиеся оформленным секретом покровных клеток (Иванов, Мамкаев, 1973):
А – грушевидные органы *Convoluta convoluta* (Acccoela); Б – то же, *Apidioplana mira* (Polycladida); В – паракнида *Coelogynopora paracnida* (Proseriata);
1 – наконечник; *2* – резервуар железы; *3* – эпителий; *4* – клеточная стенка железы; *5* – мускул-протрактор; *6* – железистая клетка; *7* – паренхима; *8* – ввернутый внутрь вырост стенки клетки; *9* – ядро

ного стрекательного аппарата книдарий, представляющего собой оформленный секрет, паракнида — целая клетка, наружная стенка которой ввернута внутрь в виде нити.

Кроме органов защиты, сформированных на уровне специализации отдельных клеток эпителия, как у других целентерических животных, у турбеллярий появляются специальные комплексы клеток, так называемые грушевидные органы, которые являются наиболее сложными органами кожного вооружения (рис. 92 А, Б). Грушевидные органы (а также так называемые вооруженные железы, бутылкообразные железы, простатоидные органы или мускулистые железистые органы) свойственны только представителям двух отрядов — Acoela и Polycladida. Это многоклеточные комплексы, представляющие собой пузыревидные железы, глубоко погруженные в паренхиму. Они выделяют зернистый ядовитый секрет. Снаружи каждая железа одета слоем мускульных волокон. Выводной проток ее обычно имеет характер заостренного хитиноидного наконечника или стилета кутикулярной природы. Железа снабжена также мышцами-протракторами, при сокращении которых стилет высовывается и пронзает добычу, в то время как сокращениями мускульной оболочки достигается впрыскивание ядовитого секрета.

Грушевидные органы широко распространены у Polycladida и Acoela. В простейшем случае, как, например у примитивной поликлады *Polyposthidea affinis* с острова Калимантан, имеется множество грушевидных органов, покрывающих всю брюшную сторону тела. Часть их — ряд, расположенный вдоль срединной линии, — связан с семяпроводами и берет на себя функцию совокупительного аппарата. У высших поликладид во многих случаях непарный совокупительный орган просто гомологичен грушевидному (то есть связан единством происхождения).

Аналогичное явление наблюдается у Acoela, где, например, у *Olygochoerus limnophilus* (единственный пресноводный вид Acoela из рек Восточной Европы) имеется восемь пар грушевидных органов, которые, как считается, выполняют функцию захвата и умерщвления добычи. У многих же Acoela семенные сумки (бурсы) — дополнительные органы женского полового аппарата, — также демонстрируют связь своего происхождения с грушевидными органами. Исходя из этого, считается, что у низших турбеллярий среди древних, наиболее примитивных форм существовало большое количество слабо дифференцированных, более или менее беспорядочно разбросанных органов кожного вооружения. Часть из них сменила функцию и перешла на службу половому аппарату и превратилась в органы раздражения и копуляции. Затем произошла резкая олигомеризация (уменьшение количества): у большинства турбеллярий остался один мужской копулятивный орган. Последний у многих форм сохранил еще функцию защиты и нападения.

В отличие от книдарий, в эпителии турбеллярий отсутствуют клетки, подобные интерстициальным. Поэтому возобновление гибнущих клеток кожного покрова происходит за счет так называемых стволовых клеток паренхимы, или необластов. Это относительно мелкие клетки с крупным ядром и тонким слоем цитоплазмы, напоминающие интерстициальные клетки книдарий. Необласты постоянно мигрируют из паренхимы в эпидермис, то есть кожные покровы турбеллярий (и других плоских червей) представляют собою ткани с внешним камбием. У книдарий (см. выше) это наблюдается лишь на самых ранних стадиях формирования планулы.

Мускулатура своим происхождением связана с кожными покровами, так как у турбеллярий она еще сохраняет эпителиально-мышечное строение. Но и при обособлении мускульных волокон у примитивных турбеллярий мускулатура представлена отдельными волокнами, пронизывающими во всех направлениях тело животного. Имеются продольные волокна, кольцевые или тангенциальные, поперечные, дорсовентральные и т. д. Развиты они как за счет наружного эпителия, так и за счет паренхимы. Около поверхности тела кольцевые, продольные и диагональные мышцы располагаются густо, часто во много слоев, образуя кожно-мышечный мешок.

У прямокишечных турбеллярий (Rhabdocoela) наблюдается упорядочение их расположения, так что их мускулатура приобретает характер двуслойной геометрически правильной решетки.

Кроме мышц кожно-мышечного мешка имеются отдельные мышечные пучки, выполняющие какие-то ограниченные функции (втягивание-вытягивание переднего конца тела, ретракторы глотки, совокупительных органов или грушевидных желез).

Большинство турбеллярий — подвижные животные. Мелкие виды и молодые особи крупных видов плавают при помощи ресничек. Крупные формы от 2,5 мм и выше плавать с помощью ресничек не могут, но с их помощью передвигаются по субстрату. Самые крупные водные и наземные формы могут передвигаться только с помощью мускулатуры, чье сокращение вызывает волнообразные изгибания тела. У некоторых видов на брюшной стороне развивается что-то вроде ползательной подошвы. Некоторые виды двигаются наподобие гусеницы бабочки пяденицы: чередуя прикрепление то заднего, то переднего концов тела к субстрату с помощью присоски или секрета клейких желез.

2. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

У турбеллярий можно обнаружить самый широкий спектр состояний пищеварительной системы — от самых примитивных до чрезвычайно высокоспециализированных. Это касается как анатомического строения и уровней клеточной дифференцировки и интеграции, так и способов пищеварения.

Что касается последнего, то у некоторых представителей турбеллярий (например, Convoluta convoluta из Acoela) обнаружена способность эпидермальных клеток поглощать крупномолекулярные вещества (то есть растворенное органическое вещество) по типу пиноцитоза. Следовательно, у турбеллярий (по крайней мере, некоторых) сохраняется такой же примитивный способ внутриклеточного пищеварения, как у трихоплакса. С другой стороны, у высших турбеллярий наблюдается уже внеклеточное пристеночное пищеварение.

Вариабельность строения пищеварительной системы хорошо проявляется в крайней изменчивости положения рта в пределах класса. У подавляющего большинства турбеллярий он лежит на брюшной поверхности тела, но среди Acoela есть виды, у которых он приурочен к заднему концу тела, у некоторых родов рот располагается на переднем конце. У Polycladida ротовое отверстие вентральное; чаще всего оно сдвинуто к заднему, реже — к переднему концу. У Rhabdocoela рот лежит на переднем конце тела.

Считают, что именно заднее положение рта — первично, так как ротовое отверстие турбеллярий гомологично бластопору, который у Eumetazoa закладывается на заднем полюсе зародыша. У Cnidaria это положение сохраняется в течение всего онтогенеза. Ctenophora часто передвигаются ртом вперед, то есть у таких гребневиков оральный полюс приобретает функцию переднего конца тела. У турбеллярий передвижение рта на передний конец тела является одной из составляющих процесса цефализации, то есть главного направления их эволюции.

Пищеварительную систему турбеллярий в целом нельзя себе представить без эктодермальной глотки, характеризующейся той или иной степенью сложности строения (рис. 93 А). Глотка беспозвоночных не просто некий переходный участок пищеварительного тракта, а в первую очередь орган, предназначенный для добывания и первичной обработки пищи. Ее строение поэтому отражает эти особенности экологии животного.

Как и по многим другим характеристикам, турбеллярии демонстрируют широкий спектр морфоанатомических вариаций строения глотки. У многих Acoela глотка практически отсутствует. Рот у этих форм представляет собой простое отверстие в покровах, ведущее непосредственно в пищеварительную паренхиму (как у представителей семейства Nemertodermatidae) (рис. 90; 93 Г). Однако уже у Acoela можно проследить все этапы развития простой глотки — pharinx simplex (рис. 93 А). Она возникает как простой заворот внутрь покровов, который затем у ряда форм разрастается в более или менее длинную трубчатую глотку с продольными и кольцевыми мускульными слоями и многочисленными одноклеточными погруженными глоточными железами. Ткани глотки не изолированы от окружающей паренхимы. Этот тип глотки еще ничем не отличается от глотки книдарий и гребневиков. Трубчатая глотка широко распространена среди Acoelomorpha.

Следующий тип глотки — складчатая (ph. plicatus) (рис. 93 А, Ж). Это мощный мускулистый хоботкообразный выступ, вдающийся в глоточное влагалище. Он способен высовываться из ротового отверстия, схватывать, обволакивать, высасывать и даже размельчать добычу. Она также еще не изолирована от паренхимы. Часто глотка снабжена ресничным эпителием, а глоточные железы находятся за ее пределами, и лишь их протоки прободают стенку глотки. Складчатая глотка свойственна Polycladida из Archoophora и низшим представителям Neoophora.

Некоторым турбелляриям со складчатой глоткой свойственна полифарингия. У *Digonophyla harmeri*, например, развивается до 100 глоток и до 63 ротовых отверстий. Среди поликладид *Diplopharingeata* нормально обладает двумя глотками.

Массивная глотка — ph. bulbosa — произошла из складчатой путем отделения глотки от окружающей паренхимы посредством пограничной пластинки (рис. 93 А, Д).

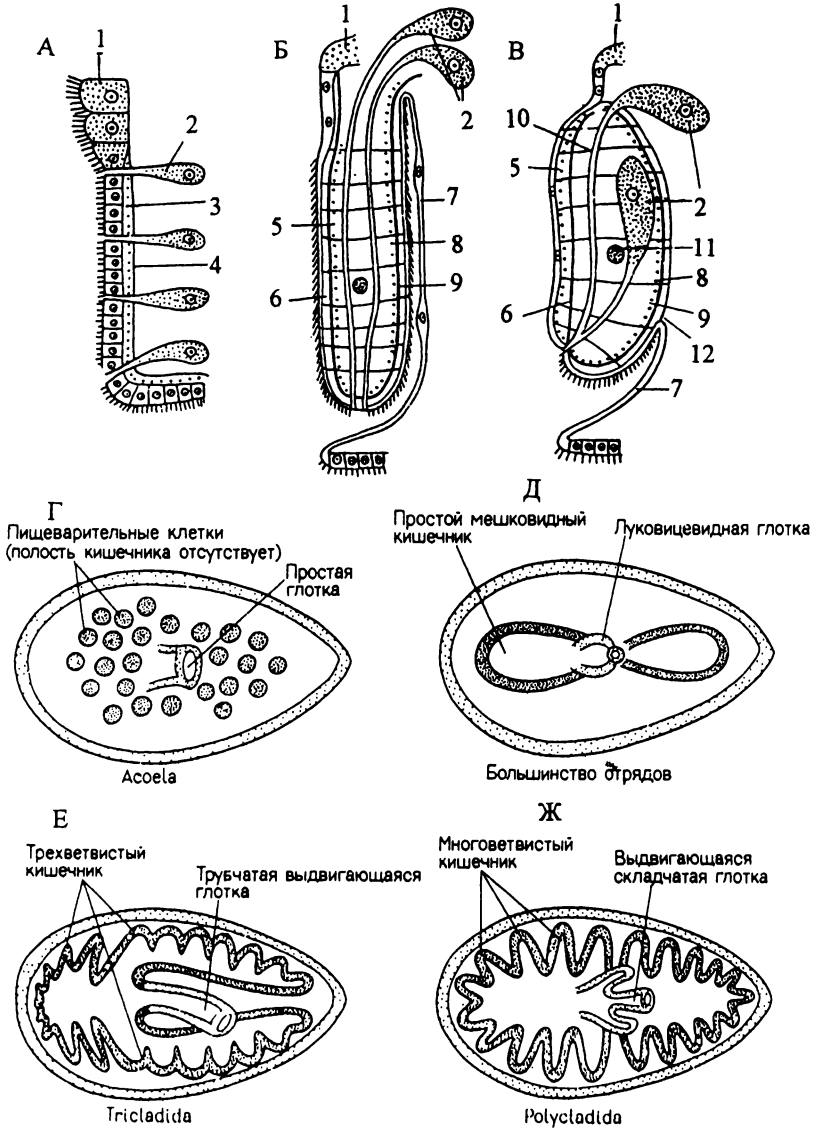


Рис. 93. Пищеварительная система турбеллярий (Иванов, Мамкаев, 1973, Барнс с соавт., 1992):
А–В – типы глотки (А – простая глотка; Б – складчатая глотка; В – массивная или луковицевидная глотка); Г–Ж – типы пищеварительных систем; *1* – стенка кишечника; *2* – железистые клетки; *3* – кольцевой мускульный слой; *4* – продольный мускульный слой; *5* – внутренний кольцевой мускульный слой; *6* – внутренний продольный мускульный слой; *7* – эпителий; *8* – наружный кольцевой мускульный слой; *9* – наружный продольный мускульный слой; *10* – радиальный мускул; *11* – кольцевой нерв; *12* – мембрана, отделяющая глотку от окружающей паренхимы

Развитие мускулов ретракторов и протракторов делают ее очень подвижной, но она не может высовываться так далеко наружу через ротовое отверстие, как складчатая глотка. Это очень мощный сосательный и глотательный орган, который появляется у высших турбеллярий. У Rhabdocoela исходно имеется только массивная глотка. Различают три формы массивной глотки, отличающиеся особенностями развития внутренней мус-

кулатуры и другими морфологическими особенностями. Считают, что высшие типы глотки в разных отрядах турбеллярий возникли независимо друг от друга.

Адаптации собственно пищеварительного тракта турбеллярий также демонстрируют широчайший спектр состояний от уровня, напоминающего трихоплакса и губок, до вполне сформированной пищеварительной системы, построенной из специфической ткани.

Наиболее низкий уровень организации пищеварительной системы — у Acoela. В простейших случаях это довольно однородная паренхима, заполняющая тело, с различимой однако околоротовой областью, где располагается измененная рыхлая паренхима (рис. 90, 93 Г). Паренхима также может быть подразделена на центральную и периферическую, причем в периферической могут образовываться лакуны. В центральной паренхиме может существовать постоянная обширная полость. В предельном случае такая полость может, по существу, вытеснять паренхиму и достичь эпидермального слоя.

Единственная функция центральной паренхимы — пищеварение. Она образована амебоидными клетками и их дериватами — синцитием, продуктами деструкции клеток и полостями, образовавшимися в результате разрушения клеток. Специальные железистые клетки у Acoela отсутствуют. Амебоидные клетки имеют фагоцитарную природу, но не поглощают пищевые частицы, а, разрушаясь, образуют вокруг них пищеварительную полость. Возможно, это следствие перехода к макрофагии, когда непосредственный фагоцитоз стал невозможен без предварительного разрушения захваченной добычи, что и повлекло к возникновению вокруг нее пищеварительной полости.

Предполагается, что своего камбия эта паренхима не имеет и возобновляется за счет тотипотентных необластов из периферической паренхимы (как у губок).

В целом эволюция пищеварительной системы у Acoela можно представить так: обособление пищеварительной паренхимы — формирование центральной полости — формирование «неэпителизованной кишки», то есть кишечной полости, еще не выстланной гастродермой. Клетки такой кишки обладают амебоидной активностью. Разбухая, они вытесняют просвет кишки и содержат пищеварительные вакуоли с перевариваемыми инфузориями. Инфузории перевариваются и в просвете кишки, и в экстраклеточных полостях, на которые она может распадаться при разбухании амебоидных клеток.

Уже у турбеллярий с таким типом кишечника среди паренхимных можно обнаружить железистые клетки, хотя у многих видов со сформированным кишечным эпителием он может не содержать железистых клеток.

Но главный путь эволюции пищеварительной системы направлен в сторону возникновения типичного кишечного эпителия с монаксонными гетерополярными клетками (то есть с клетками, имеющими одну ось, препендикулярную стенке кишечника, и, следовательно, два полюса, один из которых смотрит в просвет кишечника), часто снабженными микровиллями и ресничками. С этим связан и собственно тип пищеварения конкретных форм. Он может быть внутриклеточным и внеклеточным. При этом у триклад, например, клетки могут фагоцитировать не только пищевые частицы, но и отмирающие клетки.

Чисто полостным пищеварением обладают некоторые Rhabdocoela. Эти формы имеют резко отграниченный от паренхимы кишечник, выстланный мерцательным эпителием. Роль его целиком сводится к всасыванию уже переваренной пищи. Пищеварительные ферменты содержатся в секрете глоточных желез, которым обволакивается пища во время заглатывания.

Параллельно становлению гистологических структур пищеварительной системы идет формирование ее анатомических структур, совокупность которых практически

представляет собой гастроваскулярную систему, подобную тем, что известны у книдарий и гребневиков. Так же как и у них, пищеварительная система турбеллярий несет функцию не только пищеварения, но и распределения питательных веществ. Степень сложности этой системы коррелирует с размерами тела. У мелких Rhabdocoela и других подобных им она мешковидная. У Tricladida кишечник состоит из трех ветвей: одной – направленной от глотки вперед, и двух, идущих от глотки назад параллельно друг другу (рис. 93 Е). Все они бывают снабжены боковыми разветвлениями, буквально пронизывающими все тело, а задние ветви иногда могут анастомозировать между собой. Так же сильно разветвлен кишечник у Polycladida, хотя у них ветвление не так регулярно, как у предыдущей группы (рис. 93 Ж). Глотка ведет в главную кишку, выстланную мерцательным эпителием и снабженную мускулатурой. От главной кишки отходят ветви: одна непарная — вперед, и несколько пар — в стороны и назад. Они сильно ветвятся и у некоторых форм анастомозируют. Их эпителий амебоидный. Часто, благодаря многочисленным мускульным кольцам, охватывающим кишечник — сфинктерам — гастроваскулярная система поликладид может приобретать четковидную форму.

У некоторых турбеллярий из разных отрядов образуются несколько отверстий, соединяющих просвет кишечника с внешней средой, так называемые анальные поры. Это тоже следствие сложности гастроваскулярной системы. Аналогичные поры известны и у книдарий с такой же степенью расчленения пищеварительной системы (актинии, цериантусы) и гребневиков.

3. ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Выделительная система многоклеточных, как таковая, появилась впервые именно у турбеллярий. Именно у них прослеживаются все переходы от диффузного состояния, когда функция очистки организма от экскретов (то есть от продуктов азотистого обмена) выполняется отдельными клетками, разбросанными по телу, до единой системы, пронизывающей все тело.

Наиболее примитивное состояние выделительной системы обнаруживают у Acoela. У них экскреция осуществляется несколькими типами клеток. Прежде всего это рассеянные в паренхиме так называемые атроциты, клетки-экскретофоры. Они называются также блуждающими нефроцитами, так как, передвигаясь по паренхиме, постепенно накапливают в цитоплазме экскреты в виде нерастворимых гранул пигмента и мочевой кислоты. Они могут служить крошечными рассеянными почками накопления или вместе с экскретом выводиться из тела через центральную пищеварительную паренхиму и ротовое отверстие заодно с фекальными остатками, но часто остаются в организме на всю жизнь, участвуя в формировании окраски и рисунка животного. Эти клетки сохраняются и у высших турбеллярий, уже имеющих сформированную выделительную систему.

Одновременно у многих бескишечных турбеллярий имеются своеобразные ресничные тельца с ядром или без него. Некоторые из них лежат на поверхности тела. При наблюдении за живыми объектами хорошо видно ритмическое биение ресничек на этих клетках. Они обнаруживаются у тех видов, которые не имеют выделительной системы. Можно считать доказанным, что мерцательные клетки создают физиологический барьер, который препятствует проникновению веществ извне. По-видимому, ритмическая активность ресничек создает ток жидкости, приносящий все новые порции веществ, требующих их изоляции.

Исследование показало, что реснички мерцательных телец, погружающихся в паренхиму с поверхности тела, заключены в замкнутую полость, которая сохраняется и тогда, когда изолированные тельца оказываются в воде. При этом реснички погружающейся клетки охватываются боковыми ее краями и оказываются в полости, которая имеет щели, соединяющие ее с межклеточными промежутками паренхимы.

Полагают, что именно мерцательные клетки дали начало так называемым циртоцитам (рис. 94 А) — неотъемлемой детали выделительной системы низших беспозвоночных, называемой также протонефридиальной. Ранее считалось, что она впервые возникла у пресноводных турбеллярий, как орган осморегуляции. Сейчас скорее полагают, что это исходно «дренажная система», которая обеспечивает движение жидкости в межклеточном пространстве и помогает «отсасыванию» от клеток продуктов обмена. Тем самым она создает своеобразную транспортную систему, предшествующую кровеносным и другим аналогичным системам высших беспозвоночных. Сейчас известно, что в каналах протонефридия происходит и реабсорбция, возвращение в ткани внутренней среды организма, некоторых компонентов жидкости. Следовательно, протонефридий функционирует наподобие почек высших животных.

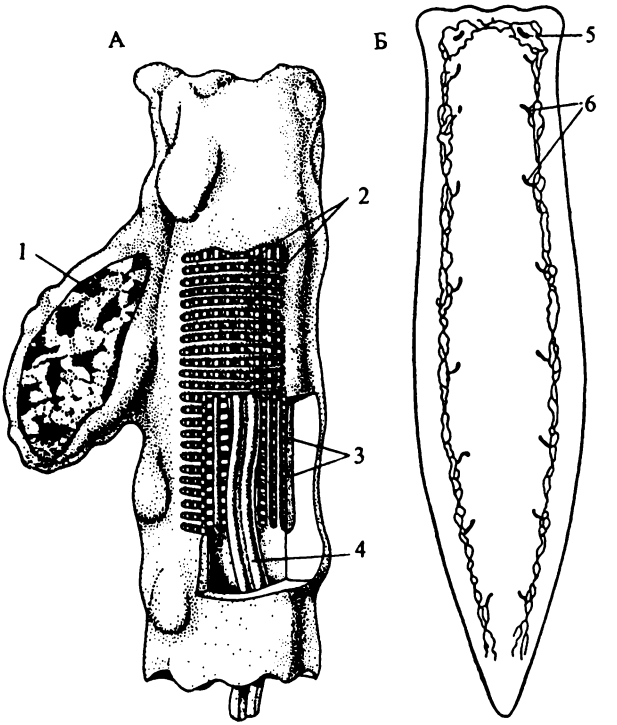


Рис. 94. Выделительная система турбеллярий (Иванов, Мамкаев, 1973):
А — циртоцит. Реконструкция по электронно-микроскопическим срезам; Б — схема выделительной системы у *Dendrocoelum lacteum* (Tricladida); *1* — ядро; *2* — поперечные перекладины сита; *3* — продольные перекладины сита; *4* — жгуты ресничного пламени»; *5* — глаза; *6* — выделительные поры

Протонефридий (рис. 94 Б) представляет собой более или менее сложную систему разветвленных каналов, пронизывающих паренхиму и кажущихся при изучении под световым микроскопом замкнутыми на внутренних концах. Стенки протонефридия могут состоять из многих клеток, располагающихся эпителиобразно, или же отдельные клетки образуют значительный участок канала, который в этом случае представляется внутриклеточным.

У некоторых турбеллярий прослеживается формирование каналов как эктодермального впячивания. У ряда форм протонефридиальные каналы снабжены ресничками. Наблюдаются все переходы от сплошной мерцательной выстилки через наличие лишь одного-трех продольных рядов ресничек до их полного исчезновения. Но всегда стенка просвета протонефридиальной трубки (при исследовании с помощью электронного микроскопа) складчатая или снабжена микровиллями, а наружная ее стенка имеет многочисленные впячивания, с которыми связаны митохондрии, а в некоторых зонах — комплексы Гольджи. Это говорит об активности функций канала. А в целом позволяет утверждать, что выделительная система турбеллярий имеет эктодермальное происхождение.

Однако протонефридиальная система немыслима без специальных клеток — циртоцитов (или вершеобразных клеток). Циртоциты (рис. 94 А) представляют собой клетку с полостью, внутри которой располагается пучок ресничек или 1–2 жгути-

ка (так называемое ресничное пламя). На стыке ее со следующей канальной клеткой образуется так называемый цедильный аппарат. Он может образовываться либо мерцательной клеткой, либо обеими — мерцательной и примыкающей трубчатой. Цедильный аппарат представляет собой либо продольные прорези в стенке клетки, либо два окна, как бы перекрытые прутьями, либо решетку из продольных и поперечных «прутьев». Это позволяет предполагать, что у разных турбеллярий и близких им форм цедильный аппарат и протонефридиальная система, как таковая, формировались одновременно и независимо.

Можно полагать, что становление протонефридиальной системы проходило в несколько ступеней. В начале происходило погружение отдельных эпидермальных клеток, связанных с выделительной функцией эпидермиса (прежде всего с регуляцией ионного состава, с барьерной функцией: обеспечивающей нейтрализацию проникающих в организм нежелательных веществ). Погрузившиеся мерцательные клетки стали перемешивать межклеточную жидкость и улавливать вещества, подлежащие удалению. Со временем в мерцательных клетках развились фильтрующие приспособления. В автономном режиме эти клетки работали как почки накопления, но способность эпидермиса давать впячивания, связанные с его выделительными функциями, открывала возможность выведения продуктов обмена наружу. В конце концов эта возможность реализовалась: циртоциты и эволюционно более поздние эктодермальные впячивания образовали единую систему.

В наиболее совершенном виде протонефридий представлен тремя основными типами: простым двустволовым, коленчатым и тетрамерным. Первый тип — это два вытянутых вдоль тела канала, последовательно принимающих по своему ходу протоки от отдельных групп циртоцитов. Для коленчатого типа характерны сложенные вдвое выводные каналы, принимающие протоки циртоцитов только в проксимальное колено. Тетрамерный тип имеет пару выводных каналов или мочевых пузырьков, в каждый из которых впадают передняя и задняя собирающие ветви. Благодаря этому вся собирающая часть протонефридиальной системы подразделена на четыре обособленных отдела.

Варианты этих систем распределены по-разному у разных форм турбеллярий, демонстрируя большую изменчивость, подчеркивающую первичность турбеллярий в отношении возникновения выделительной системы.

У некоторых турбеллярий и связанных с ними форм плоских червей наблюдается любопытное сочетание протонефридиальной системы с клетками типа атроцитов, именующихся в данном случае паранефроцитами. Это точно локализованные гигантские клетки, как бы нанизанные на выделительный канал, который они объемлют своей вакуолизированной цитоплазмой со всех сторон. Они отличаются очень крупным ядром, содержащим ядрышко.

4. НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Строение нервной системы турбеллярий также характеризуется высокой степенью разнообразия, свидетельствующей о процессе становления типичной нервной системы большинства низших беспозвоночных.

Самые примитивные турбеллярии обладают нервным аппаратом, находящемся почти на уровне такового у книдарий. Так же, как у последних, он лежит в толще эпидермиса, но, в отличие от характерного для книдарий более или менее густого нервного сплетения — плексуса, даже самое примитивное состояние нервной системы турбеллярий характеризуется наличием, хотя иногда и слабовыраженных проводящих путей (рис. 95 А). Вся совокупность нервных клеток с их отростками, объединенная в пучки или отдельные нервные волокна, лежит в базальной части эпидермиса и обычно граничит со слоями кожно-мускульного мешка.

Такое положение нервной системы известно у многих Acoela. Однако уже в пределах этого отряда есть формы, у которых ее центральная часть целиком погружена в паренхиму, но все еще прилегает к покровам.

У большинства остальных Acoela и у всех других турбеллярий налицо уже внутренняя нервная система. На поверхности тела — в толще эпидермиса — остается только эпителиальные чувствительные нервные клетки и периферические отростки двигательных и чувствительных клеток, локализованных в специальных скоплениях (ганглиях) внутри тела.

Процесс погружения нервной системы в паренхиму идет почти параллельно с процессом ее концентрации. Она выражается в том, что нервные клетки с их отростками собираются в несколько пар продольных тяжей, или стволов, соединенных между собой поперечными мостиками — комиссурами. Образуется более или менее правильная пространственная решетка, или ортогон (рис. 95 Б). В промежутках ортогона остаются только периферические элементы нервного аппарата — чувствительные клетки с их отростками и отростки двигательных клеток. В результате образуется центр нервной системы, где связи между клетками ортогона укорачиваются, тогда как связи с периферией удлиняются. У некоторых это может сочетаться с периферической нервной сетью, близкой к плексусу.

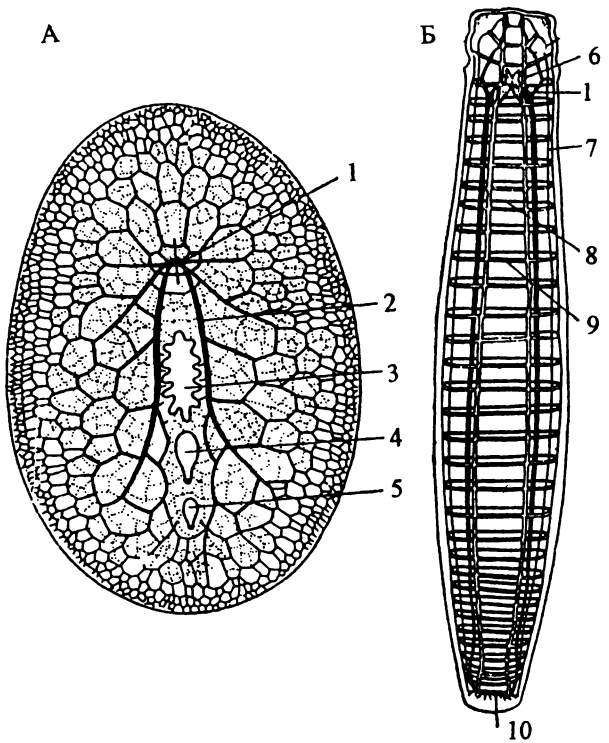


Рис. 95. Нервная система турбеллярий (Иванов, Мамкаев, 1973): А — нервный плексус (*Planocera grafti*, Polycladida); Б — нервная система ортогон (*Bothrioplana semperi*, Proseriata); *1* — мозг; *2* — брюшной нервный ствол; *3* — глотка; *4* — мужской копулятивный аппарат; *5* — женский копулятивный аппарат; *6* — спинной нервный ствол; *7* — боковой нервный ствол; *8* — брюшная часть комиссуры; *9* — спинная часть комиссуры; *10* — каудальная комиссура

Эволюция нервной системы у турбеллярий направлена в сторону уменьшения числа продольных и поперечных стволов. Этот процесс у мелких видов идет быстрее, чем у крупных, и максимальной централизации достигает у мелких видов, занимающих высокое место в системе турбеллярий (Rhabdocoela).

Форма ортогона и его особенности сильно варьируются в зависимости от таксономического положения группы и формы тела. Различают следующие анатомические варианты ортогональной нервной системы.

1. Проортогон.

Проводящие нервные представлены только стволами, которые еще не полностью отдифференцированы от нервного плексуса. В задней половине тела они не соединяются между собой, а, как бы истончаясь, «растворяются» в плексусе. Комиссуры (кольцевые и не кольцевые) не постоянны даже в пределах вида.

Этот вариант нервной системы известен преимущественно у Acoela.

2. Эуортогон.

Проводящие пути представлены стволами и регулярно (метамерно) расположенными кольцевыми комиссурами, образующими правильную решетку. Стволы доходят до заднего конца тела, где соединяются между собой, формируя билатерально-симметричную структуру, постоянную по конфигурации в пределах вида.

Простой эуортогон характеризуется 2–10 комиссурами. Такой тип нервной системы встречается довольно редко. Обычнее так называемый поликомиссуральный ортогон, количество комиссур в котором меняется от 10–15 и более. Обращает на себя внимание, что такая форма ортогона характеризуется чередованием вдоль длины тела примерно одинаковых участков нервной системы, состоящих из отдельных отрезков продольных стволов с соединяющими их комиссурами. Такие анатомические структуры называются метамерными.

Этот вариант встречается у всех Tricladida и близких групп.

3. Параортогон.

Он, видимо, произошел от эуортогона в связи с уменьшением размеров тела. В результате метамерность проводящих путей исчезает, хотя постоянство сети сохраняется не только в пределах вида, но в таксономических группах более высокого ранга. Комиссуральные элементы могут быть представлены единственной кольцевой комиссурой, или вообще хорошо выраженные могут отсутствовать вовсе.

Этот тип нервной системы распространен у многих так называемых рабдоцелоидных плоских червей, и у самих Rhabdocoela.

4. Планортогон.

Этот тип нервной системы заметно отличается от ранее описанных. У него кольцевые комиссуры отсутствуют, от дорсальных и вентральных стволов, а также от мозга (см. ниже) в поперечном, или косом, радиальном направлениях отходят ветвящиеся нервные стволы. Формируются две сходные сети: вентральная и дорсальная, соединенные по краям тела характерными краевыми (маргинальными) плексусами. Дорсальные и вентральные сети напрямую соединены мощными коннективами. Латеральные стволы отсутствуют или включены в нервные сети вентральной либо дорсальной сторон. Количество анастомозов может быть так велико, что образуется сеть, ячейки которой уменьшаются по направлению к краям тела.

Нервная система такого типа свойственна представителям отряда Polycladida, имеющим листовидное тело.

Считают, что различие вариантов строения нервной системы возникают параллельно, независимо и многократно в разных филогенетических группах плоских червей и тот факт, что уже турбеллярии демонстрируют практически все разнообразие их анатомических типов, еще раз подчеркивает их исходное положение в типе плоских червей.

Третьей составляющей общего процесса формирования нервной системы служит, наряду с ее погружением и централизацией, развитие внутреннего (эндонального) мозга. Начало этого отмечается уже у Acoela (Nemertodermus), но максимальное выражение этого процесса наблюдается в других отрядах.

У Acoela, имеющих хорошо развитый эндональный мозг, он более или менее плотно окружает статоцист. От мозга в разные стороны к стенкам тела расходятся нервные тяжи. Внутри этих тяжей находятся мускульные волокна, на которых подвешен статоцист. Снаружи эти тяжи соединяются со стволами ортогона.

У большинства Acoela эндоннальный мозг не развивается. Вместо него формируется более или менее кольцевидный ортогональный мозг, возникающий как местное утолщение продольных стволов и связывающих их комиссур. Это связано с возрастающей концентрацией чувствительных клеток на переднем конце тела.

Большинство остальных турбеллярий обладают эндоннальным мозгом, и у них чувствительные клетки посылают свои отростки не в ортогон, а в мозг, который развивается в высокодифференцированный мощный церебральный ганглий с несколькими парами чувствительных нервов (рис. 96 А). Мозг иннервирует глаза, обонятельные ямки и кожные чувствительные клетки. Посредством радиальных коннективов эндональный мозг связан со стволами ортогона.

5. ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Роль органа контроля за ориентацией в пространстве выполняет статоцист. Он свойственен примитивным турбелляриям, прежде всего Acoela, Proseriata и Catenulida. Уже некоторые представители этих групп утратили статоцист. Он представляет собой замкнутый пузырек, заключенный внутри мозга или тесно к нему примыкающий. У личинок он может открываться наружу особой порой на спинной стороне головной лопасти. Это, видимо, рекапитуляция примитивного строения статоциста. Он содержит обычно статолит правильной формы. У Acoela он чаще всего полусферической или сферической формы, пропитан углекислым кальцием и представляет собою продукцию одной клетки.

В состав эпидермиса у турбеллярий входят чувствительные клетки, снабженные рецепторным аппаратом в виде жгута или щетинки, и дающие отросток к центральной нервной системе. Реснички у разных турбеллярий могут удлиняться, скручиваться в спираль, образовывать вздутия, частично редуцироваться. Это сопровождается изменением их базального аппарата, а также погружением или вытягиванием тела сенсиллы. В целом это создает картину начала специализации всей чувствительной сети турбеллярий к разным источникам раздражений.

Довольно широко распространены у турбеллярий светочувствительные органы, которые достигают у них довольно большого разнообразия. Они обычно парны, но *Monocelis* из отряда Proseriata имеет один непарный глаз. Число глаз варьируется от одной пары до нескольких сотен. Особенным обилием глаз отличаются Polycladida и Tricladida. У поликладид число глаз никогда не бывает меньше 12; у них имеются краевые и мозговые глаза. Первые лежат на краях тела, вторые расположены на спинной стороне над мозгом и близ него, а также возле мозговых щупалец. У трикладид (называемых также планарями) тоже имеются мозговые и краевые глаза, хотя у водных планарий чаще всего имеется лишь пара мозговых глаз. У наземных планарий эти глаза редуцировались, и заменены независимо возникшими краевыми глазами.

По строению и расположению различаются также эпителиальные и паренхимальные глаза. Первые свойственны некоторым Acoela и представляют собой участки эпидермиса с клетками, заполненными пигментом. С базальной стороны к ним прилегают светочувствительные клетки.

У остальных турбеллярий глаза лежат в толще паренхимы. Среди Rhabdocoela известны формы, у которых каждый глаз состоит из одной светочувствительной клетки, пигмент или отсутствует совсем, или представлен прилегающим к клетке диффузным скоплением пигмента паренхимы.

Однако у большинства турбеллярий каждый глаз представлен пигментной чашечкой или бокалом, образованным одной или несколькими клетками и содержащим от одного до нескольких десятков светочувствительных палочек, обращенных в глубь бокала и направленных от источника света. Это глаза инвертированного типа (рис. 96 Б). Они свойственны большинству Neoophora, исключая некоторых наземных планарий.

Весьма хорошо развиты глаза у некоторых Polycladida. У них зрительные клетки образуют эпителиобразную сетчатку, правда, несовершенную, так как светочувстви-

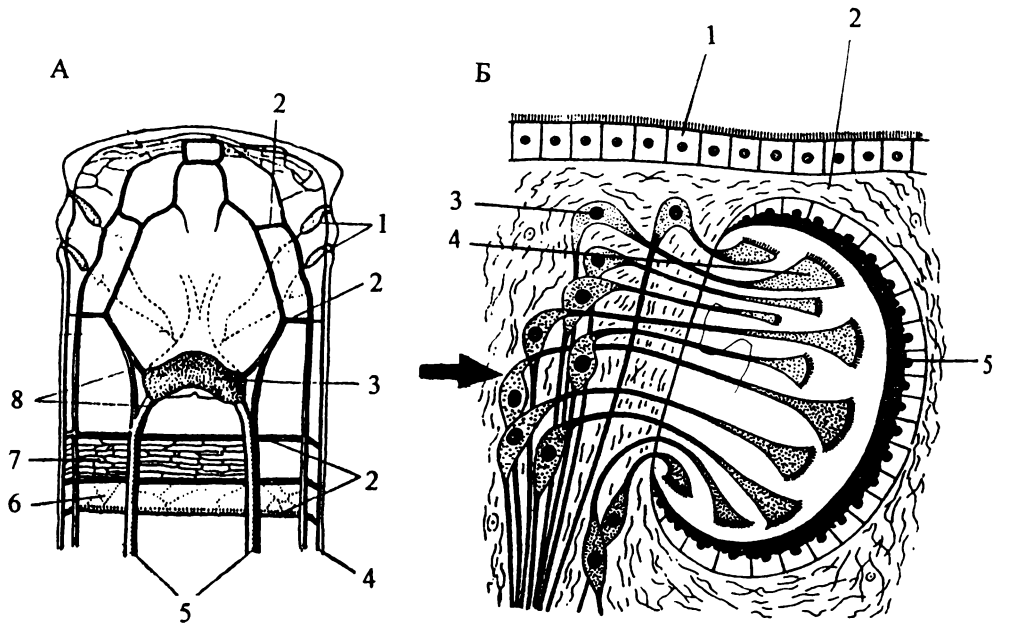


Рис. 96. Центральная нервная система и органы чувств турбеллярий (Иванов, Мамкаев, 1973, Odening, 1993, с изменениями):
А — передняя часть нервной системы *Bothrioplana semperi* (Proseriata): *1* — ресничные ямки (органы чувств); *2* — комиссуры; *3* — мозг; *4* — боковой нервный ствол; *5* — брюшной нервный ствол; *6* — диагональные нервные волокна; *7* — нервный плексус; *8* — коннективы, соединяющие брюшные нервные стволы с мозгом; Б — инвертированный глаз *Dugesia gonocephala* (стрелка показывает направление лучей света) (Tricladida): *1* — эпителий; *2* — паренхима; *3* — тела нервных клеток; *4* — нервные окончания; *5* — пигментный бокал

тельные палочки еще не изолированы друг от друга пигментом. Наивысшего совершенства такие так называемые ретинальные глаза достигают у наземных планарий. У некоторых из них имеются мозговые глаза, состоящие из чаши пигментного эпителия, которую окружают узкие зрительные клетки, расположенные радиально. Их центральные отростки уходят вглубь зрительного ганглия, в который погружен глаз, а периферические концы проникают в пространство между пигментными клетками. Здесь они образуют светочувствительные палочки и, продолжаясь внутрь глазной чаши, расширяются в прозрачные светопреломляющие призмы, образующие в своей совокупности стекловидное тело. На одной стороне стенка глаза прозрачна, это место представляет собой зрачок. Полагают, что благодаря такому строению глаза, животные могут различать отдельные предметы.

6. РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

Строение репродуктивной системы турбеллярий варьируется в еще более широких пределах, чем другие системы органов, демонстрируя всю гамму состояний от диффузного до исключительной сложности.

Однако общим для всех турбеллярий является то, что они, за редким исключением, гермафродитны и обладают совокупительным аппаратом, предназначенным для внутреннего оплодотворения. Обе эти особенности, во-первых, говорят об условиях существования, когда встреча половых партнеров затруднена в той или иной степени или вообще достаточно редка, а количество половых продуктов, производимых сам-

ками, не столь велика, чтобы такой решающий этап жизненного цикла, как обеспечение каждого созревшего яйца необходимым количеством спермиев, был подвергнут слишком большим случайностям.

Во-вторых, именно первое обстоятельство и привело к тому, что сформировались сложные системы, состоящие из собственно гонад и акцессорных органов (скорлуповые железы, семяприемники, матка, совокупительный аппарат и т. п.).

Именно наличие такой сложной репродуктивной системы часто маскирует, что в остальном турбеллярии — типично целентерические животные, находящиеся у самого основания филогенетического древа настоящих многоклеточных. Это особенно хорошо становится заметным, если рассматривать строение репродуктивной системы турбеллярий в развитии.

Простейшие случаи внутреннего оплодотворения у турбеллярий напоминают некоторые способы оплодотворения без копуляции. Многие бескишечные турбеллярии обладают лишь мужским совокупительным органом. Спаривание очень несовершенно. Это либо инъекция, либо так называемая импрегнация спермы. Они могут происходить в любом месте тела партнера или с помощью совокупительного органа, снабженного кутикулярным стилетом, шипом и т. п. образованием, или мускулистым пенисом, который разрывает покровы партнера, действуя, как присоска (инъекция), или же пакет спермиев приклеивается к телу партнера (импрегнация), после чего они самостоятельно проникают сквозь покровы.

В целом такое осеменение не многим отличается от того, что имеется у губок, у некоторых книдарий (например, у сцифомедузы *Aurelia aurita*, у которой зрелые яйцеклетки оплодотворяются еще в яичниках).

Наиболее примитивным состоянием репродуктивной системы у турбеллярий является диффузная гермафродитная гонада. Это даже не гонада. У бескишечных турбеллярий *Haplosthia rubra* и *H. bruna*, например, в паренхиме ближе к спинной стороне имеется обширная зачатковая зона, не отграниченная ничем от паренхимы. В ней перемешаны мужские и женские элементы. Интересно, что у другого вида этого рода — *H. rubropunctata* — при таком же расположении диффузной «гонады» можно обнаружить раздельнополое состояние. Однако у женских особей в передней части герминативной зоны встречаются и сперматоциты. У еще одного вида — *H. microfoca* — имеются парные диффузные гермафродитные «гонады», а у *H. viridis* парные гонады залегают друг над другом (дорсально — семенники, вентрально от них — яичники) вслед за смешанной герминативной зоной. Это состояние уже близко к наиболее обычному для Acoela. Приведенный выше пример иллюстрирует, насколько велико разнообразие в строении репродуктивной системы даже в пределах одного рода, тем более что перечисленные примеры не исчерпывают все варианты, обнаруженные у других его представителей.

В целом же эволюция репродуктивной системы турбеллярий идет в следующем направлении: обособление половых желез от паренхимы — дифференциация семенников и яичников — локализация у них зачатковых зон — развитие компактных гонад, снабженных собственной оболочкой. Из диффузных гонады становятся парными, а иногда непарными.

В зависимости от особенностей женской репродуктивной системы (в первую очередь) все турбеллярии подразделяются на два подкласса: Archoophora и Neoophora (рис. 97). Суть различий между ними можно свести к переходу женской гонады на двухкомпонентный принцип работы. Дело в том, что у подавляющего большинства животных созревание яйца подразделяется на два этапа: превителлогенез, сутью которого являются премейотические преобразования, и вителлогенез, в течение которого идет процесс накопления питательных веществ в цитоплазме ооцита. Весь оогенез заметно удлиняется, когда яйцо должно содержать много желтка.

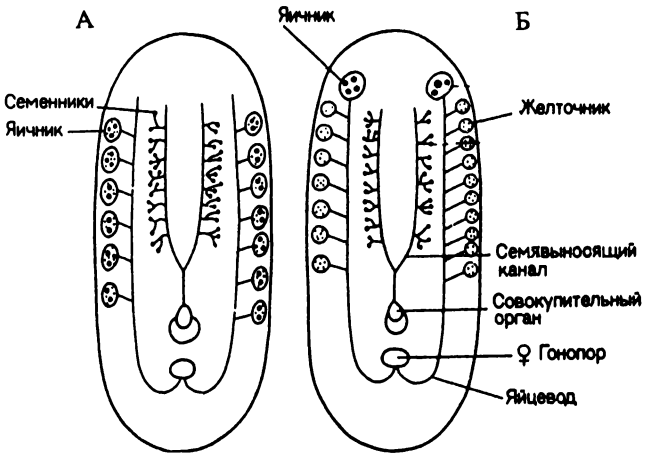


Рис. 97. Репродуктивная система турбеллярий Archoophora (А) и Neoophora (Б) (Барнс с соавт., 1992)

Суть двухкомпонентного принципа работа репродуктивной системы высших турбеллярий в том, что у них образуются не эндолецитальные (желток заключен внутри цитоплазмы ооцита), а экзолецитальные яйца: каждое не содержащее желтка яйцо сопровождается несколькими желтковыми клетками, которые являются видоизмененными ооцитами. Они служат пищей развивающемуся зародышу. В результате достигается не только значительно большая скорость созревания яиц (вителлогенез в желточных клетках и премейотические процессы в ооцитах протекают параллельно, одновременно), но и лучшая обеспеченность запасами пищи зародыша. Количество производимых в единицу времени зрелых яиц (продуктивность) возрастает как минимум в два раза. Это имеет огромное значение для увеличения общей плодовитости таким преимущественно мелких животных, как турбеллярии.

Становление этого типа женской репродуктивной системы, очень характерной для подавляющего большинства плоских червей, происходит как раз у турбеллярий. В завершенном состоянии у высших форм этого класса (Neoophora) женские половые железы дифференцированы на собственно яичники (гермарии) и желточники (вителлярии). Иногда вителлярии еще не полностью обособлены от гермариев, и тогда говорят о гермовителляриях. Желточные клетки — видоизмененные ооциты, утратившие способность к оплодотворению и развитию, специализированные для образования желтка, входят в состав сложного яйца и служат для питания развивающегося зародыша.

В принципе все турбеллярии делятся либо на имеющих много элементарных яичников (рис. 97 А), где образуются простые эндолецитальные яйца, либо на имеющих единственный яичник и множество отдельных желточников (рис. 97 Б), в результате чего продуцируются сложные экзолецитальные яйца.

О репродуктивных возможностях турбеллярий свидетельствует следующий пример. Планария *Cura pinguis* достигает половозрелости уже через полтора месяца после рождения и с этого времени откладывает в среднем по одному кокону в неделю. Этот же вид способен к неопределенно долгому самооплодотворению (наблюдения велись в течение 15 лет), без заметного влияния этого на потомство.

Половая система самца состоит из многочисленных семенников. В связи с возникновением внутреннего оплодотворения у турбеллярий формируются очень своеобразные двужгутиковые спермии с очень сильно вытянутой головкой.

У наиболее примитивных турбеллярий еще отсутствуют женские половые протоки. Откладка яиц происходит, как у книдарий, или через рот, или путем разрыва стенки тела, правда, иногда в специально предназначенных для этого местах. Порой такой примитивный способ откладки яиц у Acoela сочетается с наличием женского полового отверстия, ведущего в совокупительную сумку. Эта сумка у одних представляет собой слепой мешочек, у других снабжена несколькими наконечниками в виде хитиновых трубочек, ведущих вглубь тела, где и происходит оплодотворение яиц.

У других форм (Polycladida) появляются женские половые протоки, служащие исключительно для выведения яиц, в то время как женские совокупительные отверстия отсутствуют, и спермии просто впрыскиваются под кожу. Женские выводные протоки, будучи сформированными, состоят из парных яйцеводов, которые при наличии развитых желточников дифференцируются на собственно яйцеводы и желточные протоки, которые соединяются в общий непарный женский половой канал. Последний может подразделяться на несколько отделов, у разных турбеллярий выполняющих разные функции. Обычно один из них служит маткой, то есть местом формирования яйцевых капсул.

У некоторых форм среди Polycladida и Rhabdocoela только что описанное родильное отверстие и женский половой канал используются также и для введения спермы при копуляции, при этом возникают приспособления для принятия мужского совокупительного органа и хранения семени.

Наряду с этим у ряда высших турбеллярий существуют и отдельные женские совокупительные отверстия, иногда очень разнообразные. Они могут быть локализованы как на спинной, так и на брюшной стороне.

У некоторых турбеллярий существует непосредственное сообщение между женским половым аппаратом и кишечником.

Мужскими копулятивными органами обладают все турбеллярии. Разнообразие их чрезвычайно велико. В простейших случаях они представляют собой результат вворачивания покровов. Эволюция в формировании типичного мужского копулятивного органа шла от такого примитивного состояния через образование выворачивающегося органа, затем к развитию мускулистого выдвигающегося органа и, наконец, завершился его кутикуляризацией с вооружением специальными кутикулярными крючьями, стилетами и т. п. В этом часто принимают участие органы кожного вооружения.

У части Archoophora (некоторые Polycladida) имеется характерная пелагическая личинка, открытая Иоганном Мюллером и ныне называемая мюллеровской личинкой (рис. 98). Она имеет 8–10 выростов в средней части тела, покрытых длинными ресничками так называемого преорального ресничного шнура. Метаморфоза личинки заключается в постепенной редукции выростов и ресничного шнура и в усиленном росте в длину, особенно посторальной части тела. Это приводит к смещению ротового отверстия, лежащего первоначально у зародыша на заднем полюсе, на брюшную сторону тела.

У Neoophora в одних случаях зародыш все время остается среди желточных клеток, которые тем или иным способом усваиваются всеми или только для этого предназначенными клетками. Зародыш прилегает к желтку своей спинной стороной, эктодерма которой образуется в последнюю очередь.

У других турбеллярий зародыш занимает в желтке периферическое положение, будучи обращен спинной поверхностью к желтку и постепенно обрастает его клетками эктодермы.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ТАКСОНОВ ТУРБЕЛЛЯРИЙ

• НАДОТРЯД ACOELOMORPHA

В этот надотряд входят слабо эпителизованные формы с разнообразным по своим принципам, но всегда с относительно слабым расслоением тела. Для надотряда характерной особенностью является то, что каждая ресничка имеет мощный поперечно-исчерченный корешок. Он отходит от кинетосомы вперед, под углом к поверхности тела, затем образует перегиб (колено) и круто уходит вглубь. От колена

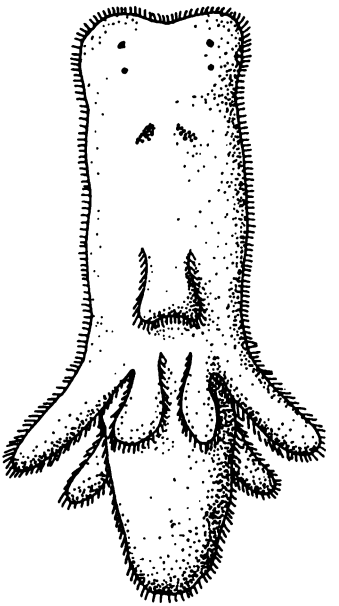


Рис. 98. Мюллерова личинка *Yungia aurantiaca* (Archoophora) (Hartwich, 1967)

главного корешка отходят два поперечно-исчерченных дополнительных филамента, идущих вглубь цитоплазмы. Они срослись между собой. Настоящие рабдиты отсутствуют.

Представители надотряда — мелкие животные, обитающие исключительно в морях. Большинство — литоральные, некоторые известны на глубинах до 400 м. Ряд видов и целый род *Haplodiscus* обитают в планктоне. Большей частью хищники, некоторые поедают и диатомей. Несколько видов паразитируют в иглокожих. Многие содержат симбиотические водоросли.

Некоторые представители (*Nemertoderma bathycola*; отряд Nemertoderma) обитают в водах Гренландии на глубине 300 м. *Convoluta convoluta* — один из наиболее широко распространенных видов на литорали европейских морей. *C. roscoffensis* в колоссальных количествах водится на песчаной литорали Ла-Манша. Во время отлива, когда море отступает и обнажается морские дно, на нем обнаруживаются большие зеленые пятна. Они постепенно темнеют и изменяют свою форму. Это и есть скопления бесчисленных турбеллярий. Их зеленая окраска обусловлена тем, что в паренхиме червя живут зеленые водоросли — зоохлореллы. Они «заражают» уже яйца турбеллярии и позднее обеспечивают взрослое животное готовым органическим веществом. Статоцист турбеллярий помогает им реагировать на приливоотливные изменения уровня воды.

Самая крупная форма в надотряде — *Anaperus sulcatus* (12×9 мм) —водится на песчаных и илистых грунтах среднего и Южного Каспия на глубинах от 69 до 120 м. Это хищник, поедающий даже мелких моллюсков.

Otocoelus chiridote и *Aphanostoma sanguineum* — паразиты кишечника голотурии *Chiridota laevis* (Мурман).

● НАДОТРЯД NOTANDROPORA

В него входит единственный отряд Catenulida, для которого характерна организация по двуслойному принципу (слабое развитие ткани внутренней среды), относительно слабая полимеризация кинетид, своеобразный одностволовый протонефридиальный аппарат и своеобразные дорсальные копулятивные органы.

Catenula lemnae со статоцистом и преоральной мерцательной бороздкой обычна в сфагновых водах. Очень обычен в пресных водах *Stenostomum leucops* с мозговыми светопреломляющими органами. В пресных водах Европы и Северной Америки обитает *Rhynchoscolex simplex*, имеющий длинную нитевидную форму. Мужские половые органы у него отсутствуют.

● НАДОТРЯД MACROSTOMOMORPHAE

Этот надотряд также характеризуется слабым развитие тканей внутренней среды, но кинетиды здесь уже хорошо специализированы, имеется двустволовая протонефридиальная система. Репродуктивная система стабильного типа, обычного для архоофорных турбеллярий, со стилетным мужским копулятивным органом,

открывающимся на вентральной стороне тела. Рот находится на переднем конце тела.

Из представителей отряда Macrostomida: *Mecynostomum caudatum* со статоцистами обитает в Севастопольской бухте. *Macrostomum appendiculatum* обычен в пресных и солоноватых водах. *Microstomum lineare* обычен в пресных водах. Это хищная турбеллярия, нападающая в том числе и на гидр, чьи непереваренные стрекательные капсулы обнаруживаются в покровах турбеллярии.

• НАДОТРЯД POLYCLADIDA

Включает в себя один отряд того же названия, в который входит около 300 видов. Это преимущественно средней величины или крупные турбеллярии, достигающие длины 16 см. Пищедобывательный аппарат — складчатая глотка, лежащая в глоточном влагалище, а также хорошо развитая паренхима (ткань внутренней среды) резко выделяют эту группу среди неацельных архоофор. Кишечник образован главной кишкой и отходящими от нее передней непарной и многочисленными задними парными ветвями. Наружный эпителий непогруженного типа снабжен базальной мембраной. Встречаются специализированные органы кожного вооружения. Протонефридии имеются лишь в единичных случаях, и то слабо развитые. Нервная система в виде планортогона. Статоциста нет. Глаза сложно устроены и большей частью многочисленны. Семенники в виде многочисленных фолликулов, снабженных собственной оболочкой и расположенных обычно вентрально от кишечника. Женские гонады представлены яичниками, имеющими вид многочисленных мелких фолликулов, расположенных преимущественно от кишечника. Всегда имеются мужские копулятивные органы и женские родильные пути. У многих форм имеются и женские совокупительные органы, у других совокупление происходит путем подкожной импрегнации.

За одним единственным исключением все поликладиды живут в море, большинство — на литорали, немногие опускаются до глубин 200 м. Есть несколько планктонных форм. Все без исключения хищники.

Поликладиды делятся на два подотряда. Представители Acotylea лишены присоски. Копулятивный аппарат локализован в задней части тела. Нет краевых щупалец, но часто имеются теменные. Глаза никогда не бывают расположенными двумя группами близ переднего края тела. Рот обычно посередине брюшной стороны тела.

У турбеллярий из подотряда Cotylea позади женского полового отверстия (за исключением рода Enantia и немногих других) имеется присоска. Рот и совокупительный аппарат в передней части тела, за исключением некоторых примитивных форм. Глаза, как правило, располагаются двумя группами на переднем конце тела. У всех исследованных видов развитие с метаморфозом.

В морях России обитает *Leptoplana tremellaris*, способная плавать. Во время отлива она прячется в песке или под камнями, вновь появляясь с наступлением прилива.

Из имеющих присоску в наших морях обитает *Thysanozoon brochii*, или мохнатая планария. Ее нижняя поверхность покрыта своеобразными сосочками, в которые заходят ветви кишечника. На головном конце тела развиты две похожие на уши складки, имеющие, по-видимому, значение органов осязания. Среди поликлад нередки случаи разных форм симбиоза. Так, *Ceratoplana colobocentroti* встречается в Тихом океане исключительно под морскими ежами *Colobocentrotus atratus*, присасывающимися к скалам в зоне прибоя. Они защищают поликлад от прибоя, а черви, видимо, поедают остатки их пищи. *Cycloporus papillosus* живут на асцидиях, а *Emprostopharynx opistoporus* — в раковинах раков-отшельников.

□ *Подкласс Neoophora*

● НАДОТРЯД PROLECITHOPHORA

В пределах надотряда прослеживаются различные переходы к разным способам формирования желточников (начиная с весьма архаичных диффузных гонад), а также наблюдается переход от pharinx plicatus к снабженной внутренней мышечной стенкой ph. bulbosa. Базовой группой надотряда являются Combinata, выделяющиеся своим относительным морфологическим многообразием.

Примером уровня примитивности некоторых представителей надотряда может служить *Prolecithoplana lutheri* (отряд Combinata). Это небольшая (около 1,5 мм) морская турбеллярия. Она имеет общую антеро-дорсальную зачатковую зону гонад (как у многих Acoela). От нее берут начало не только мужские и женские половые клетки, но и желточники. Все эти клетки перемешаны и развиваются в паренхиме, не будучи объединены в яичники и семенники. Спермии пробираются через паренхиму к округлому семенному пузырьку, который открывается в совокупительный орган очень простого устройства. Яйца и желточные клетки ползут сквозь паренхиму к общему железистому женскому протоку. Общеполовое отверстие расположено у переднего конца. Эпителий погруженного типа. Глотка складчатая.

● НАДОТРЯД SERIATA

Представители этого надотряда характеризуются складчатой глоткой и представлен базовым отрядом Proseriata, в котором еще наблюдаются вариации в положении яичников, в отношении строения копулятивных органов, числа половых отверстий. Представители же отряда Tricladida (распадающегося на три ветви: Maricola, Paludicola и Terricola) характеризуются уже достаточно однотипной организацией. Подавляющее большинство форм имеют передние яичники, копулятивные органы телескопического типа, единственное половое отверстие. Среди прочих турбеллярий эта группа, представителей которых называют планариями, выделяется своими относительно крупными размерами. Так, самая обычная *Dendrocoelum lacteum* (молочная планария) имеет размеры 15–26 мм.

Среди всего многообразия планарий выделяются две группы видов из Paludicola. Одна из них сложилась в озере Охрид на Балканах, а вторая, особенно многочисленная и многообразная, — в озере Байкал. В последнем образовался особый байкальский очаг видообразования планарий из семейства Dendrocoelidae, к которому относится и упомянутая выше молочная планария. Все планарии, населяющие Байкал, а их известно около 80 видов, эндемики этого озера (то есть неизвестны за его пределами). И напротив, окружающие озеро водоемы заселены обычными для Сибири видами, не встречающимися в Байкале.

Кроме характерных анатомических особенностей строение байкальских планарий, как например, отсутствие такой детали копулятивного аппарата, как аденодактили (мускулисто-железистые органы, играющие роль при закреплении партнеров во время спаривания) для них характерна довольно яркая окраска и сложный рисунок покровов у мелководных видов. Увеличено у них количество глаз от одной пары до нескольких десятков. Глаза располагаются группами разной конфигурации, по-разному ориентированные на переднем конце. Для всех байкальских видов характерны разнообразные прикрепительные органы — от простых прикрепительных ямок на переднем конце тела у мелких видов до многочисленных присосок, окаймляющих края всего тела у байкальского гиганта *Polycotylus validus* (до нескольких сотен).

Размеры байкальских планарий колеблются в очень широких пределах. Подавляющие их большинство имеют размеры 10–30 мм, но есть среди них и кар-

лики с длиной тела около 1 мм, и гиганты типа упомянутого выше глубоководного *P. validus*, который в живом состоянии, вытягиваясь, достигает длины 30 см при ширине 4–5 см, а фиксированные экземпляры напоминают толстую лепешку длиной около 15 см. *Rimacephalus pulvinas* имеет длину 10–11 см, хотя такие крупные экземпляры ловятся только в открытых районах озера.

Рекордсмены по размерам — представители рода *Bipalium* (см. также выше), достигающие 65 см, живут в тропиках.

Планарии обитают как в море и пресных водах (около 500 видов), так и в почве (около 400 видов). *Bipalium newence*, обитатель тропиков, завезена чуть ли не во все страны мира и встречается в оранжереях с экзотической флорой.

Все планарии — хищники, и, например, новозеландская *Artioposthia triangulata*, завезенная в Англию и заселившая север Британских островов, наносит теперь существенный ущерб местным популяциям дождевых червей. Ситуация усугубляется способностью этих планарий долгое время существовать, питаясь лишь случайной добычей. В эксперименте одна из особей выдержала голодание в течение 60 недель (больше года) при температуре 5 °С.

Японские острова и Окинава заселены африканской планарией *Platydemus manokwari*. Считается, что она в 1960–1970 годах завезена с других островов Тихого океана. Она активно отлавливает и поедает крупного наземного моллюска *Achatina fulica*, очень важного вредителя сельскохозяйственных культур, тоже ввезенного людьми, но из Африки.

Интересный способ питания демонстрирует сравнительно недавно обнаруженная в Кении *Microplana termitophaga*. Червь достигает длины 35 см, а питается термитами *Odontotermus monta* и *O. kibarensis*. Для этого планарии во влажную погоду, особенно во время и после дождя, приползают на термитники, прикрепляются у входных отверстий и ловят термитов. Видимо, в связи с таким хищничеством глотка у них сдвинута вперед по сравнению с другими видами рода.

Кроме того, среди планарий есть и комменсалы (например, *Bdelloura* и *Syncoelidium*, живущие на брюшной поверхности мечехвоста *Limulus polyphemus*; для этого у них развивается мощная брюшная присоска). *Micropharynx parasitica* — эктопаразит некоторых рыб (скатов), питающийся их кровью.

• НАДОТРЯД RHABDOCOELIDA

Его представители прежде всего характеризуются массивной глоткой (ph. bulbosa), которая отграничена от окружающей паренхимы с помощью специальной пограничной пластины. Представители отряда Kalyptorhynchida выделяются тем, что передний конец тела у них превращен в хоботок, снабженный влагалищем и обособленным от паренхимы мускульным телом. У них часто отсутствуют рабдиты, слабо развиты кожные железы. Обитают преимущественно в море.

Подразделяются на две группы. У представителей одной из них хоботок не раздвоенный, без боковых железистых мешков. Рот и глотка внутри середины тела, глаза с двумя зрительными клетками каждый. Обычны на литорали и шельфе европейских морей, а *Gyratrix hermaphrodita* живет и в пресных, и в солоноватых водах.

У остальных хоботок расщеплен на две лежащие вертикально одна над другой половинки, иногда снабжен кутикулярными щетинками в виде клюва. Типичные обитатели морского песка.

В отряде Rhabdocoela заметно возрастает количество паразитических форм по сравнению с другими группами турбеллярий. Так, *Thyphlorhynchus nanus* живет на полихете *Nephthys scolopendroides*, питаясь ее кровью. Особенно выделяются представители группы Dalyellida, паразитирующие во внутренних органах моллюсков, иглокожих и сипункулид.

Третий отряд — Temnocephalida — среди прочих выделяется своеобразным пучком щупалец — от 2 до 12 — на переднем конце тела и мощной присоской с клейкими железками — на задней. Это мелкие (несколько миллиметров длиной) тропические черви, являющиеся эктопаразитами пресноводных ракообразных, моллюсков, водных черепах. Сейчас известно около 50 видов темносефал, распространенных в Австралии, Индии, Шри-Ланка, Филиппинах, Южной Америке, Мадагаскаре, Африке и в Южной Европе.

Темноцефалы обычно имеют овальную форму, сплющены дорсовентрально. Размеры червей колеблются от 0,2 мм (*Monodiscus parvus*) до 14 мм (*Temnocephala fasciata*).

☐ Класс Udonellida

К этому классу относятся плоские черви с прямым развитием. Они обитают на морских паразитических веслоногих ракообразных, прикрепляясь к поверхности тела или к яйцевым мешкам самок.

Для удонеллид характерно наличие заднего присосковидного органа с клейкими железами. Рот субтерминальный, на переднем конце пара железистых ямок, связанных с головными железами. Покровы типа погруженного эпителия. В состав выделительного аппарата входят метамерно расположенные гигантские клетки паранефроциты, разъединяющие каналы на две физиологически самостоятельные экскреторные системы. Репродуктивная система с общим атриальным отверстием на передней части тела, без женских совокупительных органов. Яичник с оплодотворительной камерой без локализованной зоны зародышевых клеток. Мужской совокупительный орган отсутствует.

Класс содержит единственный род *Udonella* с единственным достоверным видом *U. caligorum*. Считают, что *U. caligorum* питается слизью, выделяемой рыбой, на которой паразитируют их хозяева — паразитические веслоногие рачки Caligidae, и обрывками эпителия рыбы, то есть остатками пищи хозяина.

Тело *U. caligorum* цилиндрическое, несколько суживающееся к переднему и заднему концам, длиной до 2,7 мм, шириной около 0,6 мм.

Яйца откладываются поодиночке. Они овальной формы, длиной около 0,25 мм. Оболочка яйца на одном из полюсов продолжается в длинный стебелек, заканчивающийся крупным прикрепительным диском, при помощи которого яйцо прочно прикрепляется к хитиновым покровам хозяина.

Удонеллиды распространены очень широко. Они известны из Северного моря, различных районов Атлантического океана, Японского моря и др. Зарегистрированы они на ракообразных, снятых более чем с 20 видов рыб.

☐ Класс Trematoda

В состав класса Trematoda входят плоские черви (около 4000 видов), являющиеся облигатными паразитами позвоночных и беспозвоночных. Сохраняя основные черты и план строения турбеллярий, они, в результате приспособления к паразитизму, выработали целый комплекс соответствующих адаптаций к жизни в хозяине, к размножению, к расселению потомства и т. п. У трематод это привело, кроме того, к возникновению сложного жизненного цикла, состоящего из нескольких сменяющих друг друга партеногенетических и миктических (то есть с оплодотворением яйца спермиями) поколениями. Первые получили название партенит, а вторые — мариты.

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОЛОГИИ И АНАТОМИИ МАРИТЫ

Тело трематод в большинстве случаев уплощено в дорсовентральном направлении и имеет чаще всего листовидную, иногда почти округлую или вытянутую фор-

му. Удлиненное тело обычно свойственно тем видам, которые локализуются в узких протоках, например, в желчных ходах печени, или паразитам кровеносной системы. Тканевые паразиты, нередко обитающие в специальных капсулах, приобретают почти шаровидную форму. Наличие очень длинного (до 1 м при ширине 1–2 мм) свернутого в клубок нитевидного тела характерно для своеобразного семейства Didymozoidae (паразиты морских рыб).

Размеры тела трематод (за исключением предельного случая, упомянутого выше) колеблются в пределах от 0,4 мм до 7–8 см. Преобладающее большинство трематод имеет длину тела менее 1 см. Существует тенденция к уменьшению размеров от низших трематод к высшим. Наиболее крупные формы встречаются в семействе Fasciolariidae (30–76 мм), а в семействе Microphallidae, напротив, составляют 0,4–1,5 мм.

Характерной чертой внешнего облика трематод служит наличие у них специальных органов прикрепления — присосок, которые представляют собой мускульные валики, слагающиеся из кольцевых и радиальных мышечных волокон (рис. 99, 101).

Присоски — пневматические органы прикрепления, которые эффективно работают при фиксации к мягким, нежным тканям внутренних органов. Как правило, трематоды обладают двумя присосками. Передняя присоска пронизана ротовым отверстием. Вторая (брюшная) служит только органом прикрепления. В зависимости от особенностей локализации паразита размеры, место положения брюшной присоски на теле трематоды может сильно меняться. Наибольшего развития присоска достигает у тех видов, которые обитают в кишечнике хозяина, особенно в его заднем отделе (рис. 101, *3*). Трематоды, паразитирующие в прямой кишке или клоаке птиц, находятся под наибольшей угрозой быть выброшенными наружу с фекальными массами, и поэтому наличие у них сильных органов прикрепления особенно необходимо.

Переход трематод к паразитированию в тех отделах пищеварительного тракта, где перистальтика не выражена так сильно, как в других органах хозяина, приводит к частичной или полной редукции органов прикрепления (рис. 101, *1*).

Особый тип органов прикрепления развивается у трематод семейства Strigeidae. Весь передний отдел их тела преобразован в прикрепительный бокал, в полость которого затягиваются ворсинки кишечника хозяина. В связи с этим присоски у стригеид развиты обычно слабо. На дне прикрепительного бокала располагается так называемый орган Брандеса, который участвует в процессе внекишечного пищеварения.

Кроме присосок у трематод могут образовываться венчики кутикулярных шипов вокруг ротовой присоски или специальные хоботки. Мелкие трематоды могут прочно закрепиться между ворсинками кишечника хозяина с помощью направленных назад кутикулярных шипиков покровов.

Покровы трематод представляют собой своеобразную цитоплазматическую систему, которая называется тегумент (рис. 100). У различных паразитических червей тегумент имеет свои особенности, присущие каждой из групп. Но общим свойством всех покровов этого типа является наличие поверхностного безъядерного синцитиального слоя, который, собственно, и служит тегументом.

Покровы подразделяются на наружный и внутренний (погруженный) участки. Наружная часть по свободному краю неровная, как бы изрезаная и ограничена уплотненной цитоплазматической мембраной. Далее следует зона цитоплазмы 15–25 мкм толщиной, которая несет множество вакуолей, разного рода гранулы и митохондрии. Весь этот наружный участок тегумента представляет собой безъядерный синцитий. Он ограничен снизу тонкой базальной мембраной, которая во многих местах прорывается проходящими сквозь нее выростами цитоплазмы, соединяющими наружную и внутреннюю части тегумента. Последнияя представлена участками цитоплазмы, несущими ядра. Следовательно, тегумент трематод — своеобразная форма погруженного эпителия.

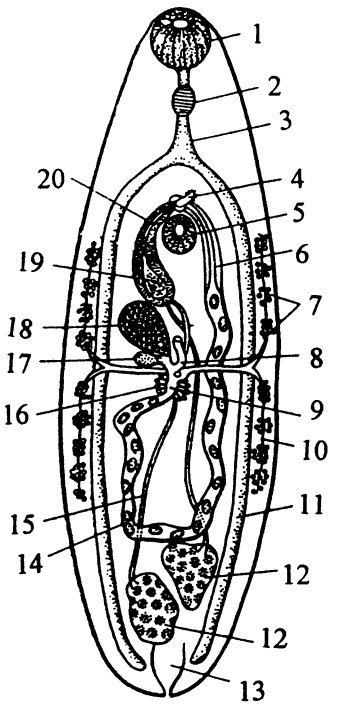


Рис. 99. Класс Trematoda. Схема строения тела мариты (Гинецинская, Добровольский, 1978):
1 — ротовая присоска; *2* — глотка; *3* — пищевод; *4* — циррус; *5* — брюшная присоска; *6* — метратерм; *7* — желточники; *8* — лауреров канал; *9* — оотип; *10* — желточные протоки; *11* — кишечник; *12* — семенники; *13* — мочевой пузырь; *14* — матка с яйцами; *15* — семяпровод; *16* — тельце Мелиса; *17* — семяприемник; *18* — яичник; *19* — семенной пузырек; *20* — сумка цирруса

В цитоплазме тегумента обнаруживают ферменты фосфатазы, принимающие участие в процессах пищеварения, и целый ряд других признаков, позволяющих сделать вывод, что трематоды способны потреблять какие-то питательные вещества поверхностью тела. С другой стороны, наличие фосфатаз в покровах эндопаразитического животного признак наличия у него систем, защищающих паразита от пищеварительных ферментов хозяина.

В наружном, синцитиальном участке тегумента, располагаются своеобразные кутикулярные шипики, служащие характерной чертой строения тегумента трематод.

Непосредственно под базальной мембраной, ограничивающей синцитиальный участок тегумента, располагается слой мышц, кольцевых и продольных, которые залегают в бесструктурном межклеточном веществе. У трематод имеются также хорошо развитые диагональные мышцы, а в толще паренхимы располагаются пучки дорсовентральных мышц.

Все промежутки между органами мариты заполнены паренхиматозной тканью, представляющей собой недифференцированные клеточные элементы. Они погружены в имеющие опорное значение межклеточное вещество, пронизанное фибриллами. Между паренхимными клетками часто образуются лакуны и щели, заполненные жидкостью. Это говорит о том, что паренхима играет роль посредника в передаче продуктов обмена к экскреторной системе. Паренхима служит также местом отложения запасов гликогена. Здесь же откладываются и продукты анаэробного расщепления гликогена, которые в виде многочисленных капель жира накапливаются в клетках паренхимы. Отдельные участки паренхимы, видимо, выполняют функцию почек накопления. Среди прочих в паренхиме можно обнаружить 10–15 так называемых гемоцитов. Эти клетки могут захватывать посторонние частицы, попадающие в паренхиму. Заполненные экскретами гемоциты мигрируют из паренхимы в полость кишечника и оттуда выбрасываются через ротовое отверстие. Погибающие клетки замещаются новыми.

Пищеварительная система (см. рис. 102) замкнутая и в типичном случае начинается ротовым отверстием, которое ведет в шаровидную или овальную мускулистую глотку, за которой следует короткий пищевод и двуветвистый кишечник.

Чаще всего кишечник представлен двумя стволами, отходящими от пищевода, идущими параллельно боковым сторонам тела и заканчивающимися слепо. У крупных трематод кишечные стволы сильно ветвятся, образуя гастроваскулярную систему (Fasciola — рис. 102, *1*). У очень мелких трематод наблюдается, напротив, тенденция к укорачиванию и редукции ветвей кишечника. У трематод рода *Anenterotrema* кишечник вообще отсутствует (рис. 102, *7, 8*).

У ряда трематод имеется подобие анального отверстия (рис. 102, *5*). В одних случаях концевые участки ветвей сливаются, образуя одно анальное отверстие, в других случаях обе ветви кончаются самостоятельными анальными отверстиями. У своеобразных представителей семейства Echinostomatidae задний отдел кишечных стволов сливается с экскреторным пузырем и выделительное отверстие функционирует как анальное.

Кишечный эпителий представлен двумя типами клеток. К одному относятся высокие цилиндрические клетки, по-видимому, секреторные. Клетки второго типа, более низкие, участвуют в процессе абсорбции пищевых частиц.

Выделительная система трематод — типичный протонефридий (см. рис. 99). Его собирательные каналы представляют собой многоядерное синцитиальное образование. В месте перехода стволов протонефридия они снабжены клапанами. Мочевой пузырь открывается наружу непарным отверстием (чаще всего терминально) на заднем конце тела. Мочевой пузырь может быть мешковидным, V- или Y-образной формы.

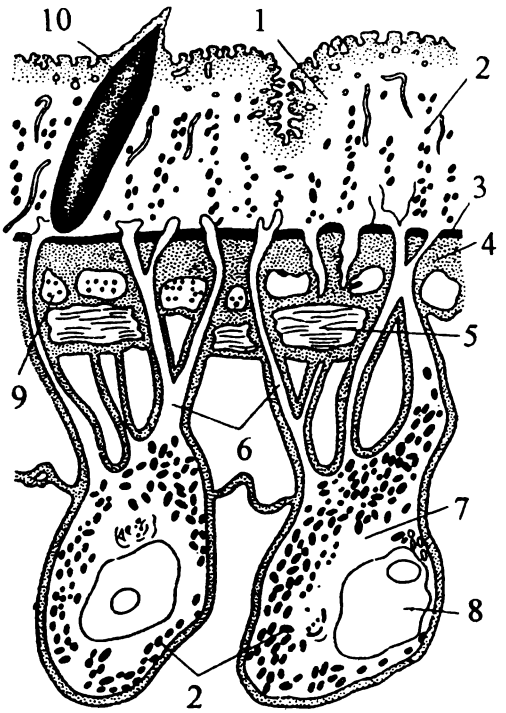


Рис. 100. Схема строения покровов мариты по данным электронной микроскопии (Гинецинская, Добровольский, 1978):
1 — цитоплазматическая наружная пластинка; *2* — митохондрии; *3* — базальная мембрана; *4* — межклеточное вещество; *5* — продольные мышцы; *6* — отростки цитоплазмы, соединяющие наружную пластинку с погруженной частью тегумента (7); *8* — ядра погруженного эпителия; *9* — кольцевые мышцы; *10* — кутикулярный шипик

Кроме протонефридия у ряда трематод обнаружена так называемая вторичная экскреторная система, представляющая собой межклеточные промежутки, сливающиеся между собой и образующие густую сеть ветвящихся и анастомозирующих каналов, пронизывающих паренхиму и связанных с концевым отделом протонефридиальной системы. Этот так называемый паранефридиальный комплекс известен, например, у печеночного сосальщика (*Fasciola hepatica*) и ряда других трематод. Обычно он сосуществует с хорошо развитым протонефридием, но у печеночного сосальщика, например, до сих пор не обнаружены мерцательные клетки.

Центральная часть нервной системы представлена мозговым ганглием, расположенным в передней части тела, часто на уровне глотки. Ганглий имеет вид пояска или двух узлов, соединенных широкой перепонкой. К переднему концу от него отходят три пары нервных стволов. Назад от мозгового ганглия отходят два вентральных, два латеральных и два дорсальных нервных ствола. На заднем конце тела каждая пара стволов сливается. Продольные стволы соединены между собой поперечными комиссурами. Число их колеблется у разных видов от двух до нескольких десятков, то есть трематоды имеют нервную систему типа ортогона. Глотка и брюшная присоска иннервируются специальными ответвлениями нервных стволов. Специальное нервное сплетение иногда образуется в брюшной присоске.

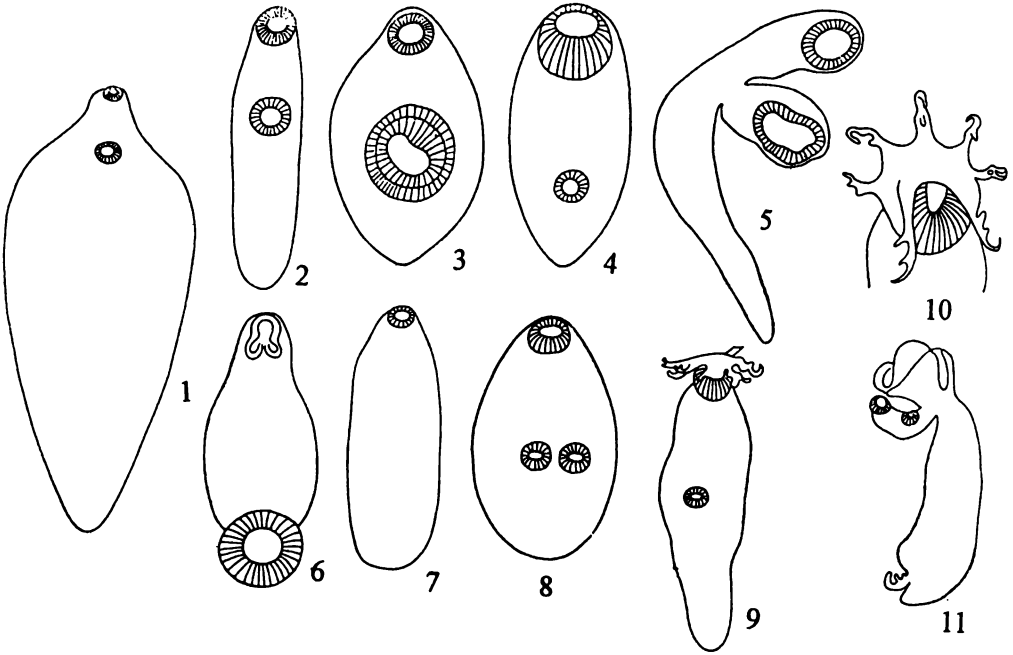


Рис. 101. Схема расположения присосок мариты (Гинецинская, 1968):
1 — Fasciola; 2 — Plagiorchis; 3 — Rhodotrema; 4 — Gymnophallus; 5 — Accacladium; 6 — Diplodiscus; 7 — Notocotylus; 8 — Diacetabulum; 9, 10 — Bucephalus; 11 — Cotylurus

Половая система мариты, как правило, гермафродитная. Мужские половые органы представлены семенниками, семяпроводами, семенным пузырьком и совокупительным органом. Семенники чаще всего в числе двух располагаются один за другим, редко на одном уровне. Иногда имеется всего один семенник или их может быть множество. Семенники бывают цельными или лопастными, а иногда сложно расчлененными (у крупных форм — *F. hepatica*, например). От семенников отходят семяпроводы, которые, сливаясь, образуют семенной пузырек, нередко очень крупный или извитой. Семенной пузырек свободно лежит в паренхиме или заключен внутри сумки цирруса. С выводными путями мужской половой системы тесно связаны многочисленные одноклеточные железы, впадающие в семяизвергательный канал. Они также находятся внутри сумки цирруса или вне ее и нередко достигают значительного развития. В сумке цирруса, представляющей собой грушевидный мешок с сильными мускулистыми стенками, находится совокупительный орган — циррус или пенис, пронизанный семяизвергательным каналом. Циррус в спокойном состоянии вворачивается внутрь сумки, тогда как пенис втягивается в нее с помощью специальных мышц.

Выводные протоки мужской половой системы открываются на дне небольшого углубления — половой клоаки или атриума, обычно рядом с отверстием матки. Наружное отверстие атриума нередко окружено мышечным сфинктером, который может принимать характер присоски. Это так называемая половая присоска принимает участие в копуляции.

В состав женской половой системы мариты входят яичник, яйцевод, желточные железы и их протоки, тельце Мелиса, оотип, семяприемник, лауреров канал и матка (см. рис. 95). Яичник обычно один, чаще шаровидный, реже лопастной или разветвленный. Он располагается впереди семенников или между ними. Короткий яйцевод

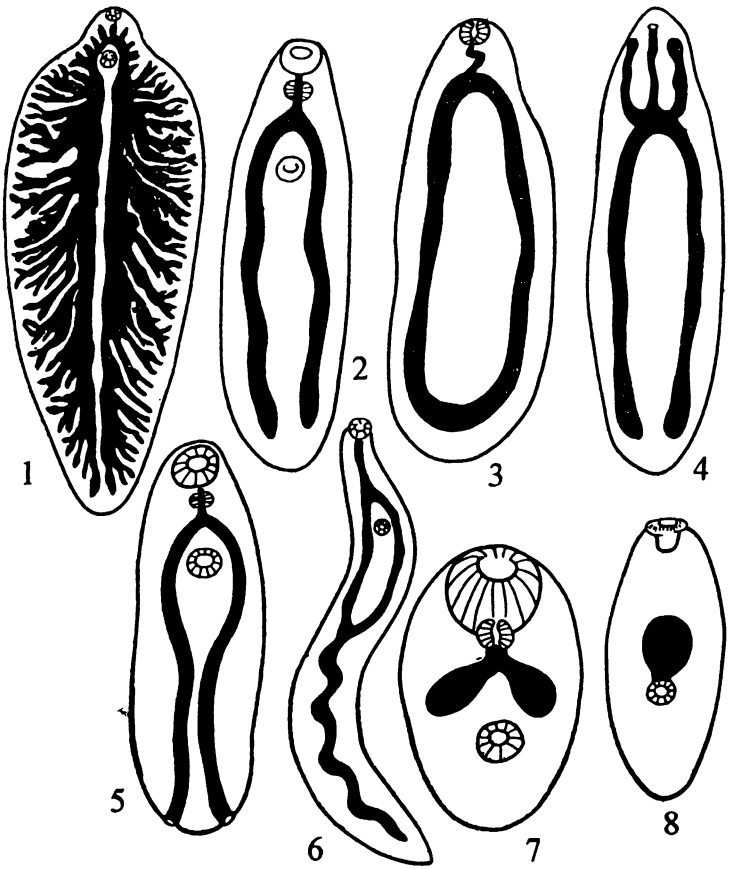


Рис. 102. Основные типы строения пищеварительной системы мариты (Гинецинская, 1968):
1 – Fasciola; 2 – Plagiorchis; 3 – Cyclocoelum; 4 – Aporocotyle; 5 – Jubilarum; 6 – Bilharzia; 7 – Gymnophallus; 8 – Prosorhynchus

ведет в оотип — небольшую камеру, в которой осуществляются процессы оплодотворения и формирования сложного яйца. Сюда же открываются одноклеточные железки, составляющие тельце Мелиса. В оотип впадает также канал семяприемника, лауреров канал и проток желточного резервуара. Наконец из оотипа берет начало сильно извитая трубка — матка, в которую по мере своего формирования поступают сложные яйца. Матка направляется сначала к заднему концу тела червя, потом поворачивает вперед и открывается наружу на дне атриума, рядом с мужским половым отверстием. В очень редких случаях матка имеет форму широкого и короткого мешка. Стенки матки несут мускульные волокна, за счет сокращения которых осуществляется перистальтические движения, необходимые для проталкивания яиц по ходу маточной трубки. Концевой участок матки — метротерм — обладает толстыми мускулистыми стенками. Он выполняет функцию влагалища. Спермии проходят по всей длине матки, достигая оотипа, откуда они проникают в семяприемник, представляющий собой резервуар для хранения семени. Копуляция осуществляется чаще всего до того, когда матка заполнена яйцами, чем облегчается перемещение сперматозоидов в семяприемник.

Желточники гроздьевидные, реже компактные, чаще всего располагаются по бокам червя. Их протоки, проходя справа и слева к средней линии тела, сливаются, об-

разуя желточный резервуар. Желточные клетки по мере созревания поступают в этот резервуар, а из него — в оотип, где входят в состав сложного яйца. Степень развития желточников связана со степенью развития матки. Чем длиннее матка, тем слабее развиты желточники, и наоборот. Это непосредственно связано с характером развития личинки-мирацидия, выходящей из яйца мариты. Если оно осуществляется во внешней среде, то интенсивно развиты желточники, которые обеспечивают развивающегося эмбриона запасными питательными веществами. Матка у таких трематод короткая, так как яйца в ней не задерживаются надолго и выходят наружу по мере их формирования. Если же развитие мирацидия происходит в матке червя, то зародыши получают необходимые питательные вещества от родительской особи. В связи с этим желточники могут быть почти редуцированы, тогда как матка, заполненная множеством одновременно развивающихся яиц, достигает больших размеров и занимает большую часть объема тела трематоды.

Лауреров канал имеется не у всех трематод. Начинаясь от оотипа, он своим дистальным концом открывается на спинной стороне червя. Точная функция его не известна. Полагают, что он служит для удаления избытка семени, желточных клеток и свободных скорлуповых гранул.

Зрелые яйца трематод, одетые плотной кожистой оболочкой, слагаются из разнородных клеточных элементов. Именно благодаря этому они называются сложными. Форма яйца обычно удлиненная, продолговато-овальная. На одном из полюсов яйца обычно имеется крышечка — оперкулюм. В момент вылупления личинки — мирацидия — крышечка открывается, давая возможность личинке выйти наружу.

Комплекс клеток внутри яйца состоит из оплодотворенной яйцеклетки и окружающих ее желточных клеток. Число их колеблется от 2 у живородящей *Zoogonus* до 28–30 у *F. hepatica*, у которого развитие осуществляется во внешней среде. Скорлупка яйца состоит из склеротина, основным компонентом которого служат протеины и продукт окисления полифенолов — хинон. Эти же вещества обнаружены в желточных гранулах. Они вырабатываются желточными железами вместе с желточными клетками и всегда присутствуют в проводящих путях женской половой системы. Это дало основание считать, что именно из них образуется оболочка яйца.

2. АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОКОЛЕНИЙ

Из оплодотворенного яйца развивается мирацидий — личинка первого поколения партенит, которое называют материнской спороцистой (рис. 103). Мирацидии могут быть разделены на две группы в зависимости от особенностей их строения. К первой относятся крупные сложно устроенные личинки. Эти мирацидии активно заражают первого промежуточного хозяина. Ко второй группе относятся мирацидии более специализированных трематод, в том числе представителей высшего отряда Plagiorchiida. Они не выходят из яйца и моллюск заражается ими, поедая яйца трематод с личинками внутри. Поэтому и строение таких мирацидиев упрощено.

Несмотря на то что в разных таксономических группах трематод в строении мирацидиев имеются специфические черты, в их морфологии имеется много общего.

Размеры мирацидия колеблются от 0,02 до 0,34 мм. Тело покрыто ресничным покровом, благодаря чему он напоминает крупных инфузорий. Форма тела приближается к цилиндрической. В передней части оно обычно расширено, кзади сужается. На самом переднем конце может иметься подвижный мускулистый хоботок, способный вворачиваться, играющий роль в проникновении личинки в ткани хозяина. У мирацидия ряда семейств на переднем конце имеется широкая апикальная папилла, несущая короткие осязательные волоски. На ней открываются протоки железистых клеток. Иногда вместо папиллы может быть тонкий кутикулярный стилет.

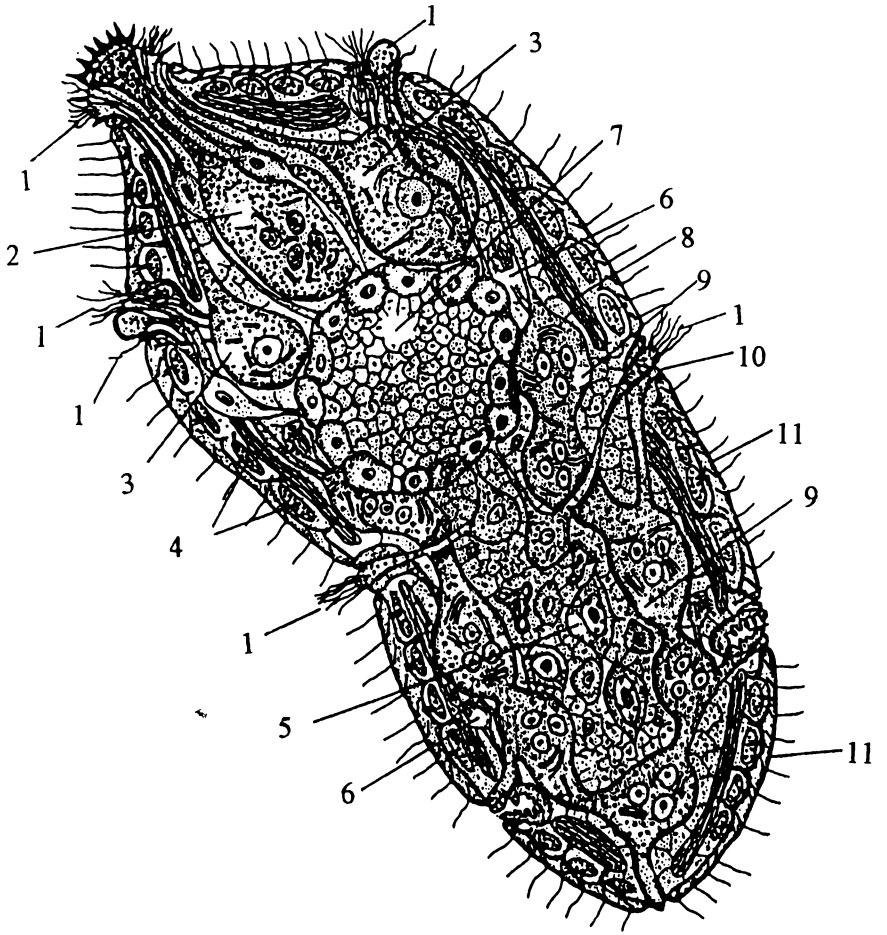


Рис. 103. Строение мирацидия *Schisostoma mansoni* по данным электронной микроскопии (Галактионов, Добровольский, 1998):
1 – сенсиллы; *2* – апикальная железа проникновения; *3* – латеральная железа; *4* – кольцевые мышцы; *5* – генеративные клетки; *6* – циртоцит; *7* – нервный ганглий; *8* – продольные мышцы; *9* – погруженная часть (цитон) гиподермы будущего тегумента материнской спороцисты; *10* – гиподермальный гребень; *11* – эпителиальная пластинка

Покровы мирацидия представлены крупными плоскими клетками (1,5–2 мкм толщиной), которые называют эпителиальными пластинками. Эти клетки несут реснички, расположенные правильными рядами, и многочисленные цитоплазматические выросты — микровилли. Эпителиальные пластинки не вплотную прилегают друг к другу и между ними остаются промежутки, лишенные ресничек — шириной около 2 мкм. Они заполнены так называемыми «гиподермальными» гребнями — выступами лежащих ниже клеток так называемой гиподермы. Гребни как муфты одевают осязательные папиллы и экскреторные отверстия. Число эпителиальных пластинок и их расположение сильно варьируется в зависимости от таксономической принадлежности мирацидия. Обычно пластинки расположены в 4–6 поперечных рядов или венцов. Общее число пластинок может быть выражено формулой, постоянной для каждого вида трематод.

Гиподерма, лежащая под эпителиальными пластинками, образует как бы второй слой покровов, границы между клетками которого не всегда различимы, хотя ядра видны. Под гиподермой лежат слои мускульных волокон, при этом ядра кольцевых волокон располагаются строго по ранжиру, одно за другим.

В передней части мирацидия сосредоточены различные по характеру и функции железистые клетки. Крупная апикальная железа представляет собой синцитий с четырьмя ядрами. Ее протоки открываются на переднем конце мирацидия. Считают, что это рудимент кишечника, у мирацидия выполняющий функцию органа проникновения. По обе стороны апикальной железы располагаются одна-три, чаще всего две одноклеточные латеральные железы. Вероятно, они играют роль в процессе вылупления мирацидия.

Экскреторная система представлена одной или двумя парами мерцательных клеток, соединенных с извитыми канальцами, которые сообщаются с внешней средой двумя экскреторными порами, открывающимися в задней трети тела. Просвет канальцев образуется за счет сворачивания в трубку уплощенных выростов клеток, свободные концы которых соединяются между собой. Внутреняя поверхность каналов несет многочисленные микровилли. Дистальные части канальцев перед порами расширяются, образуя мочевые пузырьки.

Нервная система представлена мозговым ганглием неправильной четырехугольной формы, расположенным в передней трети тела личинки. Два нервных тяжа соединяют его с особыми чувствительными сосочками — латеральными папиллами. Два более тонких нервных тяжа идут от «мозга» к заднему концу тела мирацидия. Из других органов чувств мирацидий имеет глаза и сосочки, несущие чувствительные волоски. Глазки лежат в непосредственной близости от мозгового ганглия и представлены пигментными бокалами, которые нередко сближены, образуя характерную фигуру буквы «Х». В каждом пигментном бокале, образованном одной клеткой, заключены 2–3 зрительные клетки.

В задней трети тела мирацидия располагаются крупные и мелкие зародышевые шары или отдельные зародышевые клетки (яичник). Число зародышевых шаров иногда равно числу дочерних особей, развивающихся в материнской спороцисте, в которую превращается мирацидий.

Трематоды — эндопаразиты, но для осуществления жизненного цикла паразита необходимо, чтобы его яйца попали во внешнюю среду, без чего невозможно обеспечить заражение новых особей хозяина. В большинстве случаев это связано с выведением наружу различных продуктов жизнедеятельности хозяина — с фекалиями, мочой или мокротой (для легочных паразитов, то есть с нормальными физиологическими отправлениями хозяина.

Значительно труднее этот процесс осуществляется у тех видов трематод, которые локализуются в замкнутых, изолированных от внешней среды органах хозяина. Так, у представителей семейства Spirorchiidae — паразитов крови черепах — отложенные червем яйца заносятся током крови в капилляры, где они и застревают из-за своих крупных размеров. Стенки капилляров не выдерживают давления скопившихся яиц и разрываются. Если это капилляр кишечника, яйца попадают в его просвет и выносятся наружу.

Трематоды *Collysiclum faba* паразитируют в подкожной клетчатке воробьиных птиц. Черви располагаются попарно в цистах, вызывая образование небольших опухолей, которые, видимо, беспокоят птицу. Она их часто расклевывает, в результате чего глотает яйца паразитов. Пройдя неповрежденными через кишечник хозяина, яйца *C. faba* выводятся наружу с фекалиями.

Вылупление мирацидиев большей частью происходит во внешней среде. Стимулом к нему может послужить установление оптимальных для данного вида

температур. При температуре ниже 18–20 °С мирацидии малоподвижны, а при очень высокой температуре их жизнь сильно укорачивается. Видимо, с этим связана приуроченность массового вылупления мирацидиев к определенному времени суток.

В течение всего периода своей свободной жизни мирацидии не питаются. В их эпителиальных пластинках имеются запасы гликогена, за счет которых мирацидий получает энергию для жизнедеятельности. Температурой внешней среды и запасами гликогена определяются длительность его жизни. Так, мирацидии печеночного сосальщика живут от 6–10 до 25 часов. Основным фактором, обеспечивающим встречу мирацидия с промежуточным хозяином — моллюском, — служат особые химические вещества, выделяемые им в воду. Мирацидий, обнаруживая их, демонстрирует положительный хемотаксис, позволяющий им найти моллюска.

У мирацидиев второго типа, попадание которых в моллюска зависит от его пищевой активности и способности к передвижению, довольно ограниченной, длительность жизни может достигать полгода. Это увеличивает вероятность быть съеденным моллюскам. Это же и приводит к значительному упрощению строения мирацидия.

Процесс проникновения мирацидия в хозяина слагается из трех основных моментов: прикрепления к телу моллюска, внедрения в его покровы и миграции к месту локализации. При встрече с моллюском мирацидий начинает совершать вращательные и колебательные движения, с помощью желез переднего конца тела прикрепляясь к покровам хозяина. Затем выделяется секрет апикальной железы, которым служит фермент гиалуронидаза. Он разрушает содержащуюся в межклеточных пространствах гиалуроновую кислоту, нарушая целостность покровов. После этого начинается сам процесс проникновения. Мирацидий совершает ритмические движения, попеременно сокращая и вытягивая тело. Одновременно (сначала на переднем конце) сбрасываются клетки ресничного эпителия, как бы слущиваются. Затем мирацидий словно делает рывок вперед и исчезает в тканях моллюска. Весь этот процесс занимает около 30 минут. После проникновения личинка мигрирует к месту своей окончательной локализации.

В организме хозяина мирацидий претерпевает метаморфоз и превращается в материнскую спороцисту (рис. 104, 105 А). Этот метаморфоз регрессивен, так как связан с утратой ряда личиночных признаков и приводит к значительному упрощению организации паразита. После сбрасывания эпителиальных пластинок обнажается субэпителиальный слой, который и становится собственно стенкой тела материнской спороцисты. Разрушается апикальная железа, редуцируются органы чувств и упрощается строение нервной системы. У некоторых видов исчезает даже мозговой ганглий. Через 5–6 дней полностью исчезают глаза. Кольцевые и продольные мышцы кожно-мускульного мешка развиты, но слабо. Из органов мирацидия сохраняются только яичник (зародышевые клетки) и протонефридий. Метаморфоз обычно завершается в течение двух-трех дней.

Полностью сформированная материнская спороциста представляет собой тонкостенный округлый веретеновидный или нитевидный мешок с зародышевыми клетками и шарами. Размеры материнской спороцисты обычно колеблются в пределах 1–3 мм, однако могут достигать значительно больших размеров (до 6 мм у *Spirorchis elephantis* и даже 10 мм у некоторых *Schistosomatidae*). У некоторых видов по мере роста спороциста может ветвиться. Особый интерес представляет строение материнской спороцисты рода *Leucochloridium* (рис. 104, *5*), паразитирующего в печени наземных моллюсков янтарок (Succinea — рис. 105 Д). Отдельные ветви (мешки) этих спороцист очень подвижны. Они внедряются в полое щупальце моллюска-хозяина и непрерывно пульсируют, имитируя движение личинки насекомого. Сходство с ними

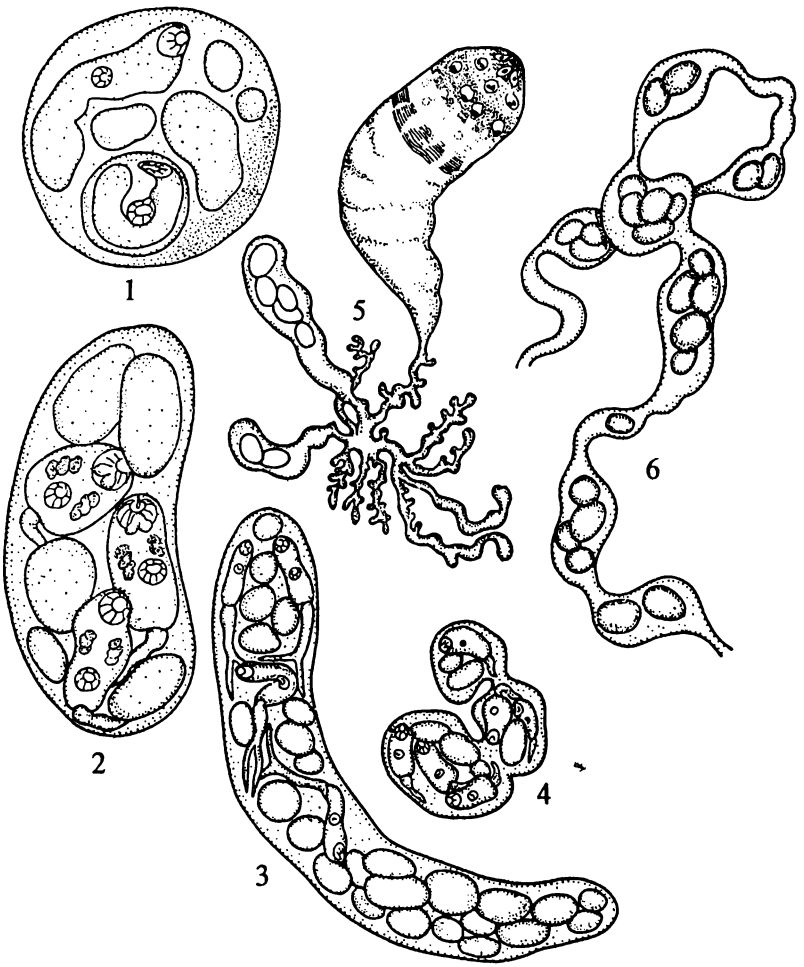


Рис. 104. Типы строения спороцист (Гинецинская, 1968):
1 — шаровидная (*Cercarium*); *2* — мешковидная (*Prosthodendrium*); *3* — червеобразная (*Diplostomum*); *4* — мешковидная с перетяжками (*Microphallus*); *5* — разветвленная (*Leucochloridium*); *6* — нитевидная (*Cotylurus*)

усугубляется яркой окраской спороцисты. Птица, окончательный хозяин трематоды, привлеченная этим и введенная в заблуждение движением щупальца, склевывает его, отрывая вместе с ним часть спороцисты и заражаясь паразитом. В кишечнике птицы спороцисты, минуя прочие стадии, превращаются в мариту.

Материнские спороцисты чаще всего локализуются в гемоцеле, хотя они могут встречаться в разных органах моллюска. Для многих видов характерно образовании «мантии», возникающей за счет амебоцитов моллюска. В результате этого материнская спороциста оказывается погруженной в островок рыхлой клеточной массы – своеобразную капсулу. Она выступает в качестве посредника между организмом моллюска-хозяина и паразитом.

В полости тела материнских спороцист заключены зародышевые (генеративные) клетки, которые и дают начало следующему поколению. Зародышевые клетки часто бывают прикреплены к стенкам тела материнской спороцисты с помощью цитоплаз-

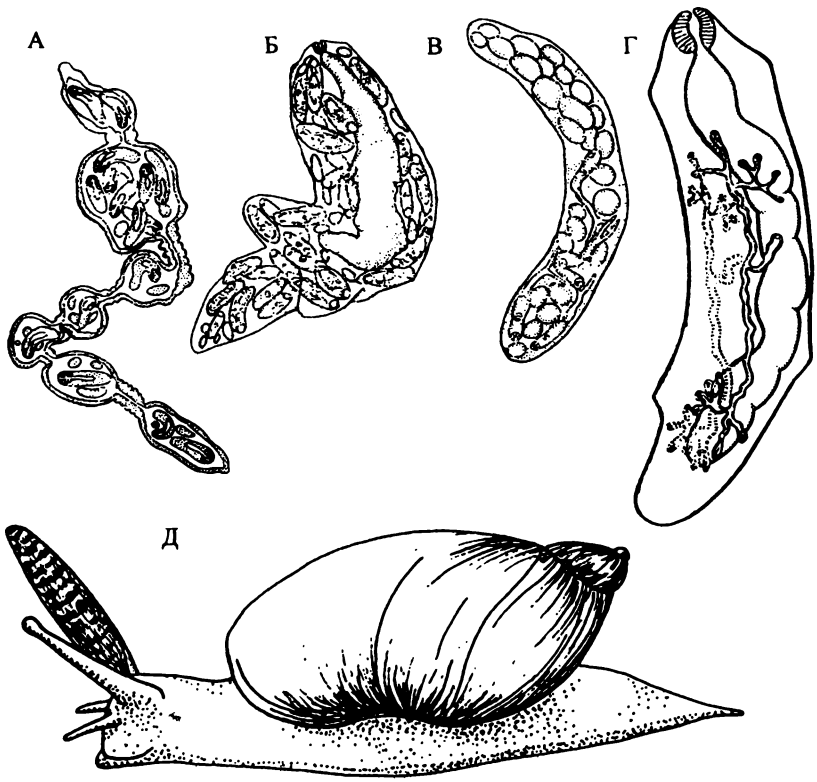


Рис. 105. Партениты трематод (А–Г — Гинецинская, Добровольский, 1978; Д — Hartwich, 1967): А – материнская спороциста с редиями внутри; Б — редия с церкариями; В — дочерняя спороциста; Г — строение экскреторной и пищеварительной систем редии; Д — моллюск *Succinea putris*, в щупальце которого находится вырост материнской спороцисты *Leucochloridium*

матических выростов, совокупность которых образует нежную сеть. Эта сеть служит как бы основой, на которой покоятся зародышевые клетки. По мере развития особей дочернего поколения зародышевые шары (эмбрионы) свободно плавают в полости тела материнской особи. Рост материнской спороцисты обычно сопровождается умножением числа зародышевых клеток. В полости мирацидия *Schisostomum mansoni* заключено 50–100 зародышевых клеток, тогда как в материнской спороцисте их число достигает 200–400.

Дочерние поколения могут быть представлены редиями или дочерними спороцистами (рис. 105 Б–Г). По мере своего созревания особи дочернего поколения покидают материнскую спороцисту. Редии обычно освобождаются, разрывая стенку тела материнской спороцисты, которая при этом погибает. Чаще всего это происходит на 12–20 день ее развития.

Если дочернее поколение представлено спороцистами, то последние могут покидать материнскую особь различными путями. У многих видов отряда Strigeida материнские спороцисты снабжены специальными отверстиями. В таких случаях в полости тела материнской спороцисты можно одновременно видеть зародышевые клетки, зародышевые шары и сформированные особи дочернего поколения. У многих представителей семейства Dicrocoelidae и некоторых других спороцисты освобождаются, как редии, разрывая тело материнской особи. В отдельных случаях материнская

спороциста по мере развития дочернего поколения постепенно дегенерирует, стенка тела ее истончается, и одевает гроздьевидное скопление дочерних спороцист тонкой пленкой. Своего предела это достигает у *Haematolaechus breviplexus*, у которого материнская спороциста дегенерирует вскоре после образования зародышевых шаров. Их развитие завершается непосредственно в гемоцеле моллюска.

Дочернее поколение, развивающееся в полости материнской спороцисты, называется редией. Их количество варьируется у разных видов. Так, материнская спороциста *F. hepatica* всегда отрождает одну единственную редию. В то же время, например, материнская спороциста *Paralepoderma cloacicola* в среднем продуцирует 100–200 редий. Редии локализуются либо в гемоцеле, либо в печени моллюска. Они, как правило, подвижны (особенно молодые). Чаще всего лежат на поверхности печени, реже внедряются в нее. Иногда локализуются в полости желудочка сердца моллюска.

С самого начала их развития в них заметна крупная генеративная клетка, превращающаяся в морулоподобное скопление клеток – яичник. Тогда же появляется зачаток кишечника. Все тело молодой редии заполнено паренхиматозными клетками. В дальнейшем в них появляются щели и лакуны, в результате чего яичник оказывается лежащим в небольшой полости. По мере роста редии и развития яичника полость увеличивается, в нее поступают зародышевые клетки (партеногенетические яйца), здесь же происходит развитие зародышей следующего поколения.

Редии обладают хорошо развитым кишечником и шаровидной мускулистой глоткой (рис. 105 Г). Наружные покровы редии несут отчетливые микроворсинки, количество которых обратно степени развития кишечника. Полагают, что покровы редий подобны тегументу марит. Под тегументом располагаются кольцевые и продольные мускульные волокна. Выделительная система представлена протонефридием. Нервная система состоит из поясковидного ганглия, расположенного непосредственно позади глотки. От него два стволика идут вперед и два – назад. Вокруг ротового отверстия у некоторых видов может быть от 10–14 до 100 сенсилл.

На протяжении всей жизни редии от ее компактного яичника, лежащего в задней части тела, отделяются все новые зародышевые клетки, которые растут и начинают дробиться, давая начало новым зародышевым шарам. Процесс их формирования идентичен формированию зародышевых шаров в материнской спороцисте. По мере роста и старения редии зародышевые шары и развивающиеся зародыши дочерних поколений постепенно заполняют всю полость ее тела. Одновременно внутри редии можно видеть 2–3 дочерних редии или 6–10 церкарий. Особи дочерних поколений выходят наружу через «родильную пору». Как правило, в организме моллюска развиваются несколько поколений редий, что в конечном счете приводит к значительному увеличению инвазии хозяина.

Число сменяющих друг друга поколений дочерних редий неопределенно и может быть очень велико. Так, в одном случае при вскрытии моллюска на 45-й день после заражения его одной материнской редией первого поколения обнаружили 25 материнских и 3450 дочерних редий.

Дочерние редии производят не только новые поколения редий, но и церкарий – личинку марит. Это происходит в определенной последовательности. Сначала всегда развиваются дочерние редии, потом церкарии; после того как созревшие особи покидают материнскую особь, в ней начинают развиваться вторая «партия» редий и церкарий в той же последовательности. На протяжении всей жизни редии (65–80 дней) этот процесс может повториться 3–4 раза. С возрастом продуктивность редий постепенно уменьшается.

Скорость этого процесса может заметно варьироваться в зависимости от степени инвазии. При заражении моллюска одним мирацидием вида *Carmyerus exoporus* редии

заканчивают свое развитие на 10-й день. Если же моллюски заражены несколькими мирацидиями, этот процесс затягивается до 15 и даже 23 дней. Одновременно снижается и темп размножения редий. Это сказывается и на их размерах (они заметно меньше), и на их продуктивности (она уменьшается). Паразит как бы «заинтересован» в рациональной «эксплуатации» хозяина. Обратное наблюдается, когда развитие партенит заканчивается образованием покоящейся в теле моллюска инвазионной личинки мариты — метацеркарии. В этом случае, например, при заражении моллюска 1 редией на 21 день от начала опыта в ней локализуются 20 цист с метацеркариями, тогда как при заражении моллюска 40 редиями число цист, образовавшихся за этот срок, равно 250. Экологическая обоснованность этого понятна: зараженный таким количеством цист моллюск явно будет ослаблен и скорее станет жертвой хищника, который и будет окончательным хозяином.

Видимо, разновидностью редий являются дочерние спороцисты, обнаруживаемые у некоторых трематод (рис. 105 В). Они названы так потому, что развиваются в полости материнской спороцисты и, напоминая ее по форме, отличаются целым рядом признаков. Как правило, они мельче, заметно варьируются по форме. Различают шаровидные, нитевидные, червеобразные и мешковидные спороцисты.

Дочерние спороцисты всегда строго локализуются в тканях печени моллюска-хозяина. Они значительно более подвижны и в связи с этим обладают хорошо развитым кожно-мускульным мешком. Тело одето тегументом, несущим многочисленные ворсинки. Имеется нервный ганглий в передней части тела с отходящими вперед и назад четырьмя нервными стволами. Экскреторная система представлена парой протонефридиев, открывающихся порами в средней части тела. На переднем конце тела таких спороцист, как правило, имеется родильная пора, расположенная терминально или субтерминально. Через это отверстие выходят наружу вполне сформированные церкарии.

Основным источником энергии, обеспечивающей жизнедеятельность партенит, служит гликоген. Он откладывается диффузно или в виде гранул в стенках тела спороцист и редий.

Партеногенетические поколения трематод, как правило, узко специфичны по отношению к хозяину. Так, у 279 видов трематод с изученными жизненными циклами 179 — моноксенные (то есть могут использовать в виде хозяина единственный вид моллюсков), 36 видов могут поселяться в 2–3 видах моллюсков, относящихся к 2 разным родам. Партениты 42 видов трематод паразитируют в моллюсках, относящихся к 2 разным родам, и только 25 видов используют в качестве промежуточного хозяина моллюсков, относящихся к 2–3 разным родам. Считается, что такая узкая специфичность — наиболее характерная черта взаимоотношений между трематодами и моллюсками.

Церкарии, развивающиеся в теле редий или дочерних спороцист, представляют собой свободноживущих расселительных личинок марит (рис. 106). Их цель — проникнуть во второго промежуточного хозяина и инцистироваться там. Они характеризуются чрезвычайно большим морфологическим разнообразием и все их признаки можно разделить на две группы. Первую составляют признаки, присущие маритам: форма тела, наличие присосок, особенности строения пищеварительной системы и др., начинающих функционировать в полной мере лишь на стадии мариты. Ко второй группе относятся признаки, присущие только личинкам. Они разнообразны и во многом определяются особенностями биологии и поведения личинок.

Тело у церкарий, как правило, разделено на две части: собственно тело и хвост. В большинстве случаев хвост подвижно сочленен с телом и может быть отброшен.

Размеры церкарий колеблются в значительных пределах. Церкарии Fasciolidae и других примитивных семейств обычно обладают довольно крупными размерами, причем длина их тела в большинстве случаев соответствует длине хвоста. Вместе они

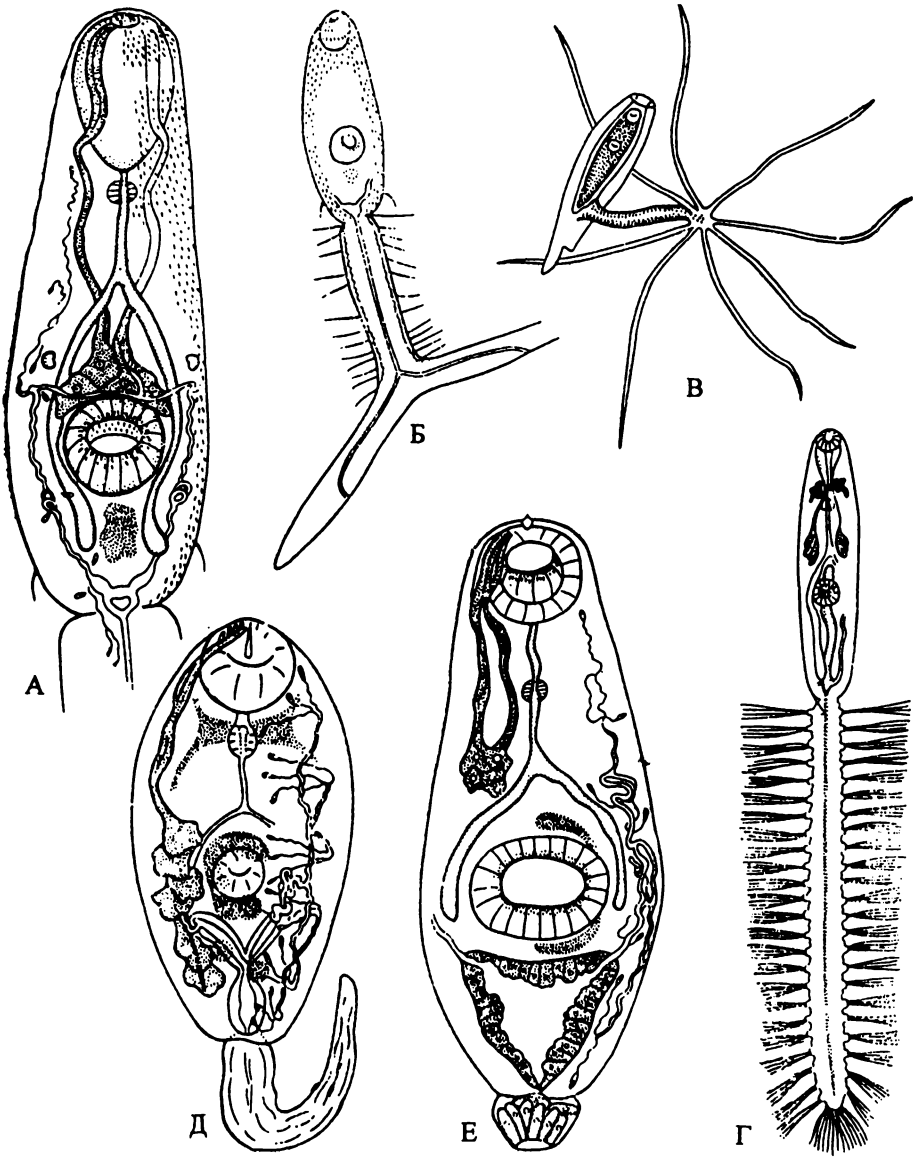


Рис. 106. Разные типы строения церкарий (Гинецинская, Добровольский, 1979):
А–Б – вилохвостая церкария (сем. Strigeidae); В–Г – морские планктонные церкарии (сем. Hemiuridae и Lepocreadidae); Д – стилетная церкария (сем. Plagiorchidae); Е – короткохвостая церкария (Sphaerostomum)

составляют 1,5–2 мм. Церкарии представителей высших семейств в целом не превышают в длину 1 мм. У некоторых трематод, правда, церкарии могут иметь хвост в 6–10 раз длиннее тела. Наконец, имеются виды с церкариями, совершенно лишенными хвоста. Они по своему внешнему виду напоминают взрослых трематод.

Тело церкарий по большей части имеет листовидную, плоскую или удлиненную, более или менее цилиндрическую форму и несет одну или две присоски, которые

представляют собой хорошо выраженные кольцевые мускулистые валики. В течение свободной жизни церкарии они функционируют как органы прикрепления. Многие церкарии используют их как пиявки, ползая по субстрату. Передняя присоска, в большинстве случаев пронизанная ротовым отверстием, называется ротовой. Ротовая, а особенно часто брюшная присоски могут быть вооружены одним или несколькими венчиками шипов или крючочков. Здесь же располагаются сенсиллы, которые образуют четкий, характерный для данной группы церкарий рисунок. У церкарий с вильчатым хвостом (фуроцеркарий) ротовая присоска преобразована в так называемый передний орган. Это грушевидное образование, пронизанное ротовым отверстием. Впереди рта обычно располагается группа направленных вперед шипиков, которые иногда называются «шипы проникновения». Передний орган несет вооружение из кутикулярных крючков и шипиков, опоясывающих весь орган и располагающихся правильными рядами. Благодаря наличию специальных ретракторов передний орган фуроцеркарий может вворачиваться и выворачиваться. У некоторых церкарий присоски могут быть недоразвиты. Так, у церкарий Cyclocoelidae ротовая присоска лишена мускульных элементов и превратилась в своеобразный железистый орган неясного назначения. У некоторых видов из семейства Heterophyidae и других от брюшной присоски остается лишь зачаток, состоящий из группы клеток.

Тело церкарий одето тегументом толщиной 1–4 мкм, нередко вооруженным кутикулярными шипиками, погруженными в тегумент и покрытыми тонкой цитоплазматической пленкой.

Мускульная система представлена хорошо выраженным кожно-мускульным мешком. В хвосте церкарий, как правило, присутствуют поперечно-полосатые мышечные волокна, то есть «быстрая» мускулатура.

Пищеварительная система церкарий во многих случаях уже полностью сформирована и устроена по характерному для класса трематод типу.

Выделительная система значительно усложнена по сравнению с таковой партенит. Она представлена большим числом мерцательных клеток, системой канальцев и мочевым пузырем, который открывается наружу непарным отверстием.

В теле церкарий имеется большое количество железистых клеток, различных как по своему строению, так и по выполняемой ими функции. Среди них выделяются цистогенные, слизистые и железы проникновения.

Цистогенные — это одноклеточные образования, раположенные, как правило, дорсально в поверхностном слое паренхимы. По-видимому они предназначены для построения оболочки цисты. Слизистые железы представляют собой одноклеточные образования неправильной звездчатой формы с короткими выводными протоками. Они располагаются вентрально или реже дорсально (у *F. hepatica*) парами вдоль средней линии тела. Полагают, что их секрет, образуя вокруг тела церкарии слизистую пленку, защищает ее от воздействия пищеварительных ферментов хозяина во время миграции церкарий в теле моллюска.

Железы проникновения, иногда не совсем точно называемые стилетными, слюнными или головными железами, имеются у всех тех видов церкарий, которые активным путем проникают в тело животного-хозяина. Церкарии, инцистирующиеся во внешней среде или проникающие в организм хозяина, не нарушая целостность его покровов, лишены желез такого типа.

Эти железы обычно представлены крупными клетками с большим пузырьковидным ядром. Их число и расположение, разнообразное в разных группах трематод, довольно постоянно в пределах вида и может служить диагностическим признаком. Чаще всего они собраны в две группы из определенного числа клеток, располагающихся впереди брюшной присоски, позади нее или по обе ее стороны. Как правило, они обладают длинными выводными протоками, открывающимися на переднем кон-

це тела. Они могут вырабатывать большое количество ферментов протеазы, гиалуронидазы, гепариназы и др. Израсходованный секрет не пополняется.

Центральная нервная система церкарий представлена мозговым ганглием, расположенным в передней трети тела, обычно на уровне глотки или глаз, если таковые имеются. От ганглия отходит несколько нервных тяжей вперед к ротовой присоске и шесть тяжей к заднему концу тела. Сильнее всего развиты два вентральных ствола. Из органов чувств у церкарий имеются глаза и сенсиллы. Два глаза тесно связаны с мозговым ганглием. Они относятся к обычному для плоских червей инвертированному типу.

В задней части тела, обычно непосредственно позади брюшной присоски, располагается половой зачаток.

Хвост церкарий — это адаптивный личиночный орган, который служит для передвижения церкарий и в зависимости от биологических особенностей вида может выполнять и другие функции. У активно плавающих церкарий хвост чаще всего имеет вид мускулистого придатка, энергичные сокращения которого обеспечивают поступательное движение личинки. У фуроцеркарий хвост на дистальном конце вилкообразно разветвляется, образуя две хвостовые ветви. Такое строение хвоста обеспечивает и быстрое поступательное движение, и возможность парения в толще воды.

Церкарии в период своей свободной жизни не питаются. Их активность обеспечивается наличием запасных питательных веществ, которые накапливаются в ее теле за время паразитирования в промежуточном хозяине. Много гликогена обычно содержится в хвосте церкарии, часть в виде мелких гранул заключена в клетках паренхимы. Основное же количество содержится в так называемых каудальных телах. У фуроцеркарий это крупные, округлые или звездчатые клетки, располагающиеся по обе стороны от хвостового выделительного канала. У других церкарий форма, размеры и расположение каудальных тел может заметно варьироваться.

Количество гликогена и характер его раположения в теле церкарий находятся в непосредственной зависимости от их биологии. У активно плавающих его много. У пассивных, после выхода из моллюска, например, прикрепляющихся к поверхностной пленке воды и висящих неподвижно (например, Biltharziella polonica), количество гликогена невелико. Кроме того, у многих церкарий в качестве источника энергии используется жир, в виде капель накапливающийся в их телах. Исходное количество гликогена определяет продолжительность жизни церкарий. Крупные церкарии (размер тела 0,47 мм) живут до 120 часов, а мелкие (0,2 мм) — 7–8 часов. Активные церкарии живут меньше пассивных. У многих церкарий движение в воде слагается из правильного чередования периодов активного подъема и последующего пассивного опускания. По мере старения движения их становятся более замедленными, постепенно церкарии переходят к ползанию и, исчерпав запасы гликогена, погибают.

Переход церкарий к свободному образу жизни может происходить или с последующим превращением в инвазионную форму (адолескарию), или посредством заражения второго промежуточного хозяина с превращением в метацеркарию. Это происходит следующим образом.

По мере своего созревания церкарии покидают организм материнской особи (редии или спороцисты) и оказываются в гемоцеле моллюска. Оттуда, по завершении процесса накопления гликогена, который может длиться до 7–11 дней, они проникают в венозные сосуды, в ректальный и почечный синусы, в кровеносные сосуды легкого (у Pulmonata — легочных моллюсков) и, наконец, в сердце. Сокращением желудочка церкарии выбрасываются с кровью в легочную артерию и, попадая в мантийные синусы, активно выходят наружу, в мантийную полость и оттуда в воду. В периоды интенсивного выхода церкарий эти сосуды настолько заполняются паразитами, что

хорошо видны невооруженным глазом, как беловатые тяжи. С каждым сокращением сердца моллюска по ходу сосуда вперед проталкиваются новые порции церкарий.

Церкарии, подобно мирацидиям, представляют собой расселительную фазу жизненного цикла трематод. Внешняя среда служит для них временной средой обитания и срок их свободной жизни непродолжителен.

Все жизненные функции церкарий подчинены необходимости обеспечить их попадание в организм второго промежуточного хозяина. К числу важных адаптаций в этом направлении относится сопряженная биология церкарий и хозяина. Эти адаптации проявляются в том, что церкарии выходят из моллюска в часы наибольшей активности того хозяина, в которого должны проникнуть, и обладают таксисами, благодаря которым попадают в его среду обитания. Характер движения церкарий облегчает им возможность непосредственного контакта с хозяином. У церкарий возникают специальные морфофизиологические адаптации к внедреню в его тело через неповрежденные покровы, или вырабатываются такие черты морфологии и поведения, которые обусловливают возможность пассивного попадания в организм хозяина в результате процессов фильтрации или заглатывания им личинок паразита.

Церкарии, активно внедряющиеся в тело хозяина, по способу своего проникновения в него подразделяются на две группы. К первой относятся трематоды, церкарии которых, проникая в хозяина, не нарушают целостность его покровов. Для этого используют ротовое, анальное или дыхательное отверстия хозяина. Проникая в промежуточного хозяина, церкарии инцистируются.

Церкарии второй группы обладают способностью проникать через неповрежденные покровы хозяина. Он могут пробуравливать эпителий мантии моллюсков, кожно-мускульный мешок пиявок, хитин членистоногих и многослойные покровы позвоночных животных. Обычно они избегают тех участков, где покров особенно плотен (выбирая, например, мембраны, соединяющие тергиты, а не сами тергиты). Весь процесс проникновения занимает в среднем 10–15 мин.

Пассивное попадание церкарий в организм хозяина и заражение осуществляются несколькими путями. Наиболее обычно заглатывание церкарий вместе с пищей. Так может происходить заражение и второго промежуточного, и резервуарного, и дефинитивного хозяев.

У трематод, относящихся к примитивным, филогенетически древним семействам, жизненный цикл проходит без участия второго промежуточного хозяина. Окончательный хозяин заражается пассивно, заглатывая инцистированных во внешней среде церкарий (называемых адолескариями). Классическим примером такого способа заражения может служить жизненный цикл *Fasciola hepatica*. Церкарии этого сосальщика после их выхода из моллюска-хозяина (*Galba trunactula*) быстро достигают поверхности водоема и оседают на прибрежных травах. Тут они отбрасывают хвост и за счет секрета цистогенных желез образуют прозрачную стекловидную оболочку цисты, внутри которой могут сохранять жизнеспособность в течение довольно длительного времени. Овцы, коровы и другой рогатый скот проглатывают цисты вместе с травой заболоченного пастбища и заражаются таким образом печеночным сосальщиком.

Церкарии других видов могут инцистироваться на поверхности раковин, заглатываемых окончательным хозяином, на сброшенной им линочной шкурке, которую он потом съедает и т. д.

Церкарии, инцистирование которых происходит в организме второго промежуточного хозяина, отбрасывают хвост в момент их внедрения. Самый процесс формирования цисты этих церкарий изучен менее подробно. В тех случаях, когда это наблюдали, было заметно, как множество крупных цистогенных желез с хорошо заметными ядрами и крупнозернистой цитоплазмой теряли границы, сливаясь, их секрет

становился гомогенным и сливался в сплошную массу. Тело церкарии сворачивалось на брюшную сторону и одевалось оболочкой, образовавшейся за счет этой студенистой массы. Образуется метацеркарий. Характер цист, их локализация в организме, сроки инцистирования подвержены значительным вариациям. В теле инцистированных метацеркарий наблюдаются процессы интенсивного накопления гликогена. Это заставляет предположить, что оболочки цист проницаемы для таких довольно крупномолекулярных соединений, как простые сахара. Заключенный внутри цисты метацеркарий растет, развивается, претерпевает разные стадии морфогенеза.

Специфичность метацеркарий значительно шире, чем у партенит. Это служит одним из важных аргументов в пользу предположения о более позднем становлении в филогенезе системы «метацеркарий — второй промежуточный хозяин». Роль второго промежуточного хозяина трематод могут выполнять представители самых разных типов животного царства. Так, для трематод рода *Lepocreadium*, церкарии которых ведут планктонный образ жизни, вторым промежуточным хозяином могут служить представители книдарий (Siphonophora, Scyphozoa), гребневиков (Ctenophora), а также некоторые моллюски. Метацеркарии *Bucephalus polymorphus* встречаются у 30 видов рыб. По-видимому, набор животных, которые выполняют роль промежуточного хозяина в жизненном цикле данного вида трематод, обусловлен главным образом экологическими (пищевыми) связями животных-хозяев.

Узкой специфичностью характеризуются те виды метацеркарий, которые претерпевают метаморфоз в теле второго промежуточного хозяина, для которых характерно раннее развитие полового аппарата. Так, из 26 видов метацеркарий семейства Microphallidae, обладающих полностью сформированным половым аппаратом, 19 приурочены на фазе метацеркария к одному виду хозяев, шесть могут паразитировать у двух видов, и только для *Maritrema subdolium* отмечено в качестве второго промежуточного хозяина пять видов ракообразных.

Паразитирование метацеркарий трематод обычно связано с болезнетворным воздействием их на организм хозяина. Это воздействие может быть значительно сильнее, чем влияние партенит на 1-го промежуточного хозяина. Они могут быть причиной гибели хозяина или наносить ему серьезные повреждения, быть причиной паразитарной кастрации. Паразитирование метацеркарий *Tylodelphus excavata* в мозгу лягушки могут вызывать нарушение нормальных реакций поведения животного. Оно становится вялым, малоподвижным и в конце концов становится добычей хищников, в организме которых заканчивает свое развитие паразит. Церкарии трематоды *Dicrocoelum dendriticum* после выведения из легочной полости моллюска склеиваются комочками слизи в так называемые сборные цисты. Они остаются на траве до тех пор, пока не будут заглочены муравьями (рис. 107). В кишечнике насекомого личинки высвобождаются от слизи, пробуравливают его стенку и инцистируются в полости тела. Одна из метацеркарий пробирается в мозговой ганглий и локализуется там. Это приводит к своеобразным изменениям в поведении хозяина. С наступлением сумерек зараженные муравьи вцепляются челюстями в травинки и, впадая в оцепенение, неподвижно висят на них. С первыми лучами солнца муравьи «оживают», разжимают челюсти и начинают ползать по траве. Повисающие на траве муравьи поедаются вместе с травой овцами, которые таким образом заражаются этой трематодой.

ФИЛОГЕНИЯ ТРЕМАТОД

Трематоды представляют собой замечательный пример усложнения жизненного цикла, вызванного паразитизмом. Сейчас считается доказанным, что трематоды ведут свое происхождение от каких-то рабдоцелоидных турбеллярий (возможно, из группы Dallyelidae). Уже представители этой группы могут иметь присоски и демонстрировать явную склонность к комменсализму и паразитизму у моллюсков. Трематоды

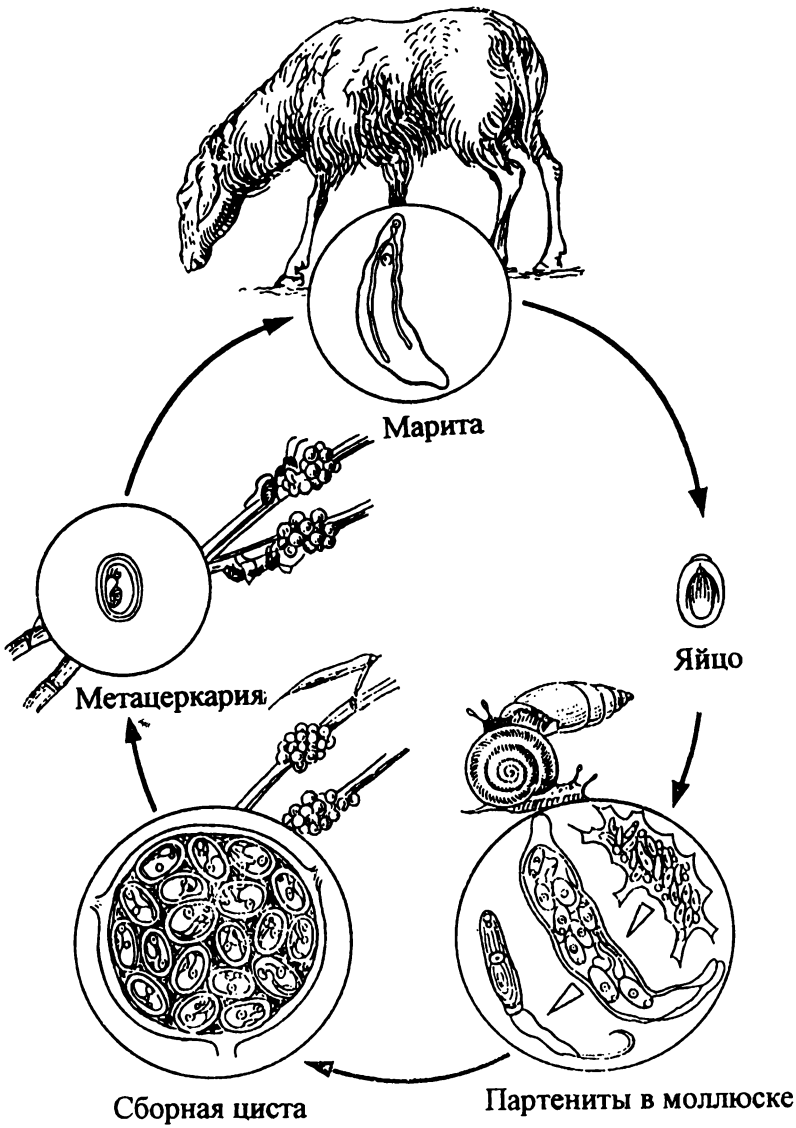


Рис. 107. Жизненный цикл ланцетовидной двуустки *Dicrocoelum lanceatum* (Гинецинская, Добровольский, 1979)

по мере все большего приспособления к паразитичечскому образу жизни претерпели значительные изменения образа жизни и биологии.

На протяжении длительной эволюции их переход от свободного образа жизни к паразитизму осуществляется как бы в три этапа. Первый, по времени приуроченный к нижнему кембрию (570 млн лет назад), был осуществлен личиночными стадиями рабдоцелоидных предков трематод. Они перешли от эпиойкии, то есть от использования моллюсков в качестве субстрата обитания или укрытия, к паразитированию в них. Личиночный паразитизм протрематод привел со временем к возникновению особого паразитического поколения и к установлению гетерогонии — жизненного

цикла со сменой нескольких диплоидных поколений. Паразитическое партеногенетическое поколение чередовалось при этом со свободноживущим гермафродитным.

Переход свободноживущего гермафродитного поколения к паразитированию в позвоночных можно считать вторым этапом на пути становления протрематод облигатными паразитами. Это могло произойти не ранее мезозоя, то есть уже позже появления костистых рыб и других позвоночных (230–200 млн лет назад). Паразитизм на этот раз установился как следствие попадания личинок в кишечный тракт хозяина-позвоночного. Выживание их в этой среде должно было быть обеспечено наличием адаптаций к анаэробному обмену веществ (например, в результате жизни свободноживущего поколения среди гниющих органических остатков) и к образованию защитного «чехла» из слизи (за счет выделения рабдитных желез, унаследованных протрематодами от турбеллярий). Благодаря этим морфологическим и физиологическим преадаптациям (как бы специально возникшим приспособлениям — в данном случае — к паразитическому образу жизни) личинки могли приспособиться к жизни в новой для себе среде обитания. С этого времени и появились собственно трематоды в современном понимании этой группы. Их жизненный цикл осуществлялся при участии двух хозяев — моллюска (первый промежуточный хозяин) и позвоночного (дефинитивный хозяин).

На третьем этапе переход к паразитизму был осуществлен в процессе замены свободной, инцистированной во внешней среде, личинки гермафродитного поколения — адолескарии — паразитической метцеркарией. Адолескарии могли стать паразитами при случайном заглатывании их животным, в результате превращающемся во второго промежуточного хозяина, или в результате постепенного переходя от эпиойкии (при инцистировании на будущем хозяине) к экто- и затем эндопаразитизму. Так возник второй промежуточный хозяин. Круг животных, которые могут служить вторым промежуточным (= дополнительным) хозяином очень широк. В каждом конкретном случае он определяется экологическими факторами, главным образом пищевыми связями.

Наиболее примитивными среди трематод следует считать жизненные циклы фасциолидного типа (то есть наподобие жизненного цикла печеночного сосальщика F. hepatica). Второй промежуточный хозяин, а в отдельных случаях еще и резервуарный хозяин, возник как дополнительное звено, обеспечивающее заражение дефинитивного хозяина. Полный и наиболее сложный цикл развития трематод происходит при участии трех хозяев — окончательного, первого и второго промежуточных. Первым всегда служит моллюск. Вторым могут быть различные беспозвоночные (моллюски, полихеты, ракообразные, насекомые) и позвоночные (рыбы, амфибии, рептилии, птицы).

В жизненный цикл трематод могут включаться резервуарные хозяева, то есть такие, в которых не наблюдается развитие паразита, а происходит лишь его накопление в инвазионной стадии.

Однако в ходе эволюции жизненные циклы трематод могут испытывать и вторичное укорочение за счет выпадения отдельных фаз развития паразита и сокращения числа животных хозяев. Очень часто упрощение жизненного цикла происходит за счет смещения эмбриогенеза мирацидия на период пребывания в матке мариты. Яйца, выведенные во внешнюю среду, уже содержат вполне сформированного мирацидия, который, однако, выходит из него, когда яйцо попадает в промежуточного хозяина.

Иногда жизненный цикл сокращается за счет утраты фазы материнской спороцисты, что характерно, например, для представителя семейств Cyclocoelidae и Philophtalmidae, паразитирующих у птиц. Мирацидии этих трематод, выходящие из яиц, содержат вполне сформированную редию. Последняя при соприкосновении мирацидия с моллюском проникает в его ткани и продуцирует церкариев.

В жизненных циклах некоторых трематод, например, уже упоминавшихся выше *Leucochloridium*, отмечается выпадение дочерних партеногенетических поколений — редий. Церкарии развиваются непосредственно в разветвленном теле материнской спороцисте. На этом примере можно увидеть также исчезновение стадии свободного церкария, так как заражение окончательного хозяина осуществляется церкариями, попадающими в него вместе с ветвями спороцисты, склюнутыми птицами вместе со щупальцами моллюска, в которые проникают ветви спороцисты.

В других случаях церкарии, не выходя во внешнюю среду, могут инцистироваться в тканях того же самого моллюска. Церкарии *Cyclocoelum microstomum* инцистируются иногда даже внутри редии. Во всех таких случаях окончательный хозяин заражается, заглатывая моллюсков, содержащих инцистированных метацеркариев.

Упрощение жизненных циклов осуществляется и за счет сокращения числа животных-хозяев. Особенно часто выпадает второй промежуточный хозяин. В этом случае в жизненном цикле участвуют два хозяина: моллюск и позвоночное. Таково, по-видимому, происхождение жизненных циклов схистосоматид и других трематод, паразитирующих в кровеносных сосудах позвоночных.

Иногда из жизненного цикла выпадает дефинитивный хозяин. Его место занимает промежуточный. Так, церкарии трематод *Paralepoderma brumpti* (Plagiorchiidae), выйдя из моллюска, инцистируется под кожей головастика. Через две недели у метацеркарией появляется вполне сформированный половой аппарат и они начинают продуцировать яйца. Однако яйца могут выйти в воду только в том случае, если зараженного головастика проглотит уж, в кишечнике которого метцеркарии переварятся, а яйца пройдут через пищеварительный тракт. Роль дефинитивного хозяина (ужа) сводится здесь к минимуму: при его содействии осуществляется только распространение яиц.

В жизненном цикле *Ratzia parva* участвуют только моллюск и амфибия, принявшая на себя роль дефинитивного хозяина.

Крайняя степень укорочения жизненного цикла наблюдается у *Paralepoderma progenetica* (Plagiorchiidae). Церкарии этого вида, выйдя из спороцисты, инцистируются в тканях того же моллюска (*Planorbis planorbis*). Метацеркарии здесь же достигают половой зрелости и продуцируют яйца (продуцирование яиц на личиночной стадии называется прогенез), которые, попав во внешнюю среду, становятся источником заражения для новых моллюсков. Следовательно, здесь все развитие завершается в одном хозяине — моллюске.

КЛАССИФИКАЦИЯ ТРЕМАТОД

□ *1. Подкласс Gasterostomata*

Рот лежит вентрально почти в центре тела и ведет в короткий мешковидный кишечник.

Это очень обособленная и немногочисленная группа трематод, представленная единственным семейством Bucephalidae. Роль первого промежуточного хозяина всегда выполняют пластинчатожаберные моллюски. Вторым промежуточным хозяином служат рыбы. Церкарии, активно передвигаясь, находят его, проникают в ткани, где и инцистируются. Окончательный хозяин — хищная рыба, поедающая промежуточного хозяина.

□ *2. Подкласс Prosostomata*

Характеризуется терминальным положением ротового отверстия, находящегося на переднем конце тела, и двуветвистым кишечником. Первым промежуточным

хозяином могут быть представители разных классов моллюсков, но главным образом — Gastropoda.

Макросистема класса точно не установлена. На данном этапе можно принять следующую, которая учитывает не только морфологию и анатомию того или иного поколения трематод, но и их жизненные циклы в целом.

- **Отряд Fasciolida**

В состав отряда входят подотряды, характеризующиеся примитивным ходом жизненного цикла и наличием ряда примитивных черт строения и биологии марит. У многих представителей фасциолид жизненный цикл проходит с участием всего одного промежуточного хозяина.

- **Отряд Heterophyida**

В него входят два важных в практическом отношении семейства Heterophyidae и Opisthorchiidae. Они характеризуются жизненным циклом, который проходит с участием двух промежуточных хозяев (чаще всего моллюск — рыба).

- **Отряд Plagiorchiida**

Для отряда характерна узкая специализация и высокий уровень адаптации к паразитизму партеногенетических поколений, тогда как мариты сохраняют примитивные черты. Для развития, как правило, нужны два промежуточных хозяина. Первый — пресноводный моллюск, а второй — моллюски, личинки и имаго насекомых, ракообразных, рыбы, амфибии.

Для отряда известны прогенетические метацеркарии и, следовательно, выпадает дефинитивный хозяин, а также замыкание цикла моллюском (Paralepoderma progenetica — см. выше).

- **Отряд Strigeida**

Для отряда характерна примитивность партенит при высокой специализации гермафродитного поколения. У некоторых видов наблюдается деление материнской спороцисты (бесполое размножение). Только для стригеид характерно появление вставочного хозяина, в теле которого формируется и паразитирует личинка мезоцеркарий. Следовательно, эти трематоды имеют четырех хозяев: первого промежуточного, вставочного, второго промежуточного и дефинитивного. Образуется четырехксенный тип жизненного цикла.

- **Отряд Schistosomatida**

Включает в себя три семейства (Schistosomatidae, Sanguinicoliidae, Spirorchiidae), все представители которых паразитируют в крови позвоночных. Жизненный цикл этих трематод вторично сокращен, и церкарии, внедряясь непосредственно через покровы, попадают в кровяное русло хозяина-позвоночного.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И ПАТОГЕНЕЗ НАИБОЛЕЕ ВАЖНЫХ ТРЕМАТОД

Известно большое количество трематод, вызывающих опасные заболевания человека, домашних и промысловых животных. Поселяясь в самых разных органах позвоночных, трематоды оказывают на организм хозяина разнообразные патогенные воздействия.

Среди целого ряда имеющих наиболее важное медицинское и ветеринарное значение трематодозов, например, можно выделить фасциолез, вызываемый паразитирова-

нием *Fasciola hepatica*, чей жизненный цикл уже описан выше. В южных районах страны встречается другой вид — *F. gigantea*. После попадания адолескарии в кишечник дефинитивного хозяина оболочка цисты частично переваривается и личинка, активно разрывая внутренний слой цисты, выходит в просвет кишечника. Она прободает стенку кишки, попадает в полость тела хозяина и внедряется в печень. Через 1,5–2 месяца молодые сосальщики, выедая ходы в толще печеночной паренхимы, достигают желчных протоков, где и поселяются. В процессе этой миграции фасциолы растут, формируется их половая система. Откладывание яиц начинается через 3–4 месяца. Известен случай паразитирования сосальщиков в печени овцы в течение 11 лет. *F. hepatica* питается плотными тканями и кровью, нанося существенный ущерб организму хозяина.

Заражение скота происходит при питье воды и поедании травы на заболоченных пастбищах, где в изобилии встречаются малые прудовики — промежуточные хозяева паразита. Человек может заразиться при питье воды из таких водоемов или мытье фруктов в них.

У скота болезнь сильно поражает молодняк. У человека фасциолез протекает очень тяжело, с приступами сильных болей, тошнотой, рвотой. Может наблюдаться интоксикация, а при тяжелых заражениях — смертельный исход.

К очень серьезным заболеваниям относится описторхоз, возбудителем которого служит кошачья (или сибирская) двуустка *Opistorchis fellineus*, семейство Opistorchiidae (рис. 108). Этот паразит локализуется в желчных ходах печени и в желчном пузыре, а иногда в протоках поджелудочной железы человека и многих млекопитающих (кошка, собака, свинья, некоторые пушные звери). Это мелкий сосальщик, тело которого не превышает 8–18 мм длины и 1,2–2 мм ширины. Развитие мирацидия у этой трематоды целиком осуществляется в матке и во внешнюю среду попадают яйца, содержащие полностью сформированную личинку. Для осуществления жизненного цикла яйца должны оказаться в воде. Они пожираются пресноводными моллюсками *Bithynia leachi*, в кишечнике которых происходит вылупление мирацидиев. Эти личинки мигрируют в гемоцель моллюска и превращаются в материнскую спороцисту. Последняя отрождает редий, лишенных локомоторных выростов. Развитие и размножение партенит *O. felineus* до появления зрелых церкарий занимает от четырех месяцев до полугода. Церкарии имеют довольно длинный хвост, снабженный плавательной мембраной. Благодаря этому они очень подвижны и являются хорошими пловцами. Церкарии стремятся держаться в тех частях водоема, где обитают те виды карповых рыб, которые могут служить вторым промежуточным хозяином (плотва, язь, линь, лещ и др.). Церкарии внедряются под покровы рыб и инцистируются в мускулатуре.

Метацеркарии становятся инвазионными лишь по истечении шести недель. В кишечнике дефинитивного хозяина, съевшего зараженную рыбу, метацеркарии высвобождаются из цист и по желчному протоку мигрируют в печень, желчный пузырь и поджелудочную железу. Через 3–4 недели после заражения сосальщики достигают половозрелости и начинают откладывать яйца. Длительность жизни сосальщика может достигать нескольких лет.

Описторхоз был впервые описан в 1891 году в Томске, но в целом у животных, питающихся рыбой, он распространен в нашей стране очень широко. Главным центром распространения описторхоза служат бассейны рек Иртыш и Обь. На севере Томской области экстенсивность заражения карповых рыб метацеркариями достигает 93–96 %. Соответственно высока и зараженность местного населения, которая достигает почти 90 %. Это связано и с употреблением в Сибири в пищу строганины. Известен случай, когда при вскрытии умершего от описторхоза человека в его печени было обнаружено 25 320 червей. Но и при заражении 1000–1500 червями развиваются тяжелые заболевания.

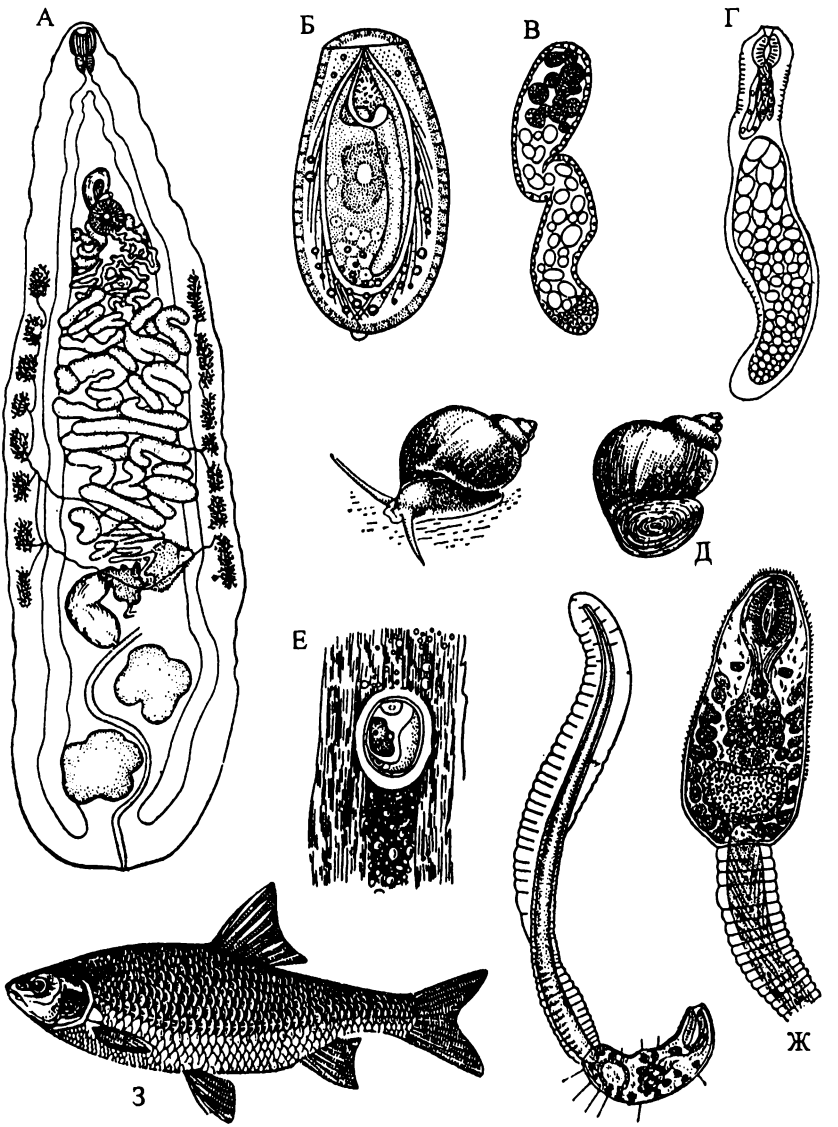


Рис. 108. Кошачья двуустка *Opisthorchis felineus* и стадии ее развития (Гинецинская, Добровольский, 1979):
А – марита; Б – яйцо с заключенным внутри мирацидием; В – спороциста; Г – радия; Д – промежуточный хозяин (*Bithynia tentaculata*); Е – метацеркария; Ж – церкария; З – второй промежуточный хозяин – плотва (*Rutilus rutilus*)

Очень важное, хотя и региональное значение, имеет парагонимоз, довольно широко распространенный на Дальнем Востоке. Он вызывается легочной двуусткой *Paragonimus westermani* (сем. Paragonimidae). Тело паразита овально-яйцевидной формы достигает 10–16 мм в длину. Живые сосальщики имеют коричневато-красный цвет. Они локализуются чаще всего в легких, но могут паразитировать в печени, мышцах и мозгу. Организм хозяина реагирует на присутствие паразита разрастанием фиброзной ткани, образующей что-то вроде кисты размером с горошину, в полости

которой лежат сосальщики (всегда попарно). При наиболее частом — легочном парагонимозе — паразиты локализуются в бронхах.

Жизненный цикл *P. westermani* проходит с участием двух промежуточных хозяев. Яйцо выводится с мокротой или через кишечник. Развитие происходит в воде и длится (в зависимости от температуры) от трех до шести недель. Мирацидий внедряется в моллюска рода *Semisulcospira*, где превращается в материнскую спороцисту, которая отрождает редий. Развивающиеся в них церкарии вооружены кутикулярным стилетом и имеют хорошо развитые железы проникновения. Хвост рудиментарный, поэтому церкарии, выйдя из моллюска, не плавают, а ползают по субстрату. Они внедряются в тело пресноводных крабов (*Eriocheira japonicus, E. sinensis*) или раков и инцистируются в толще их мускулатуры, печени, жабрах. Метацеркарии достигают инвазионности через шесть недель. При поедании раков дефинитивным хозяином церкарии инцистируются в двенадцатиперстной кишке, прободают ее стенку и попадают в полость тела. Отсюда начинается сложный путь миграции сосальщиков через диафрагму и плевру в легкие. Выделение яиц отмечается через три месяца после заражения.

Это заболевание распространено на Дальнем Востоке, в Китае, Японии, Корее, на Тайване и Филиппинах. Заражение человека происходит при употреблении в пищу сырых крабов и раков.

Наиболее тяжелыми и широко распространенными трематодозами являются шистосоматозы. Они вызываются разными видами трематод из рода *Schistosoma* (сем. Schistosomatidae), паразитирующими в кровеносной системе хозяина (рис. 109). Наибольшее медицинское значение имеют три вида: *Sch. mansoni, Sch. haematobium* и *Sch. japonicum*. Шистосоматозы широко распространены в Африке, Азии и Южной Америке, по количеству поражаемых им людей занимая первое место среди трематодозов. В Бразилии, например, им болеют до 4 млн человек, начиная с 9–10-летнего возраста. Особенно тяжело болеют дети. В Египте и других арабских странах насчитывается до 16 млн больных, а в Китае — 33 млн. Всего в мире по данным Всемирной организации здоровья в восьмидесятые годы насчитывалось около 150 млн больных людей.

Не случайно, что наибольшее число научных публикаций по паразитологии также относится к этим видам.

Характерной особенностью трематод, относящихся к сем. Schistosomatidae, является их раздельнополость, связанная с хорошо выраженным половым диморфизмом. Более крупный самец характеризуется довольно широким телом, края которого заворачиваются, образуя своеобразный желоб (гинекофорный канал), в котором помещается тонкая и длинная самка.

Жизненные циклы шистосом разных видов проходят по единой схеме и связаны с участием всего двух хозяев. Половозрелые особи локализуются в венах брызжейки (мезентериальные вены — *Sch. mansoni, Sch. japonicum*) или в венозных сплетениях мочеполовой системы хозяина (*Sch. haematobium*). Яйца откладываются обычно в просвет мелких сосудов, по одному через 7–8 минут, что составляет в среднем 160–190 яиц в сутки. Развитие мирацидия занимает около недели и осуществляется во время пребывания яиц в кровяном русле хозяина. Яйца шистосом застревают в капиллярах стенки кишечника или мочевого пузыря, откуда (иногда вследствие разрыва капилляров) попадают в окружающие ткани и постепенно мускульными сокращениями проталкиваются в просвет кишечника или мочевого пузыря хозяина. Оттуда они выводятся во внешнюю среду с фекалиями или мочой. Для осуществления цикла развития шистосом их яйца должны попасть в воду.

Вышедшие из яйца мирацидии живут около 24 часов. Для *Sch. mansoni* промежуточным хозяином служит *Australorbis glabratus* и некоторые другие представители семейства Planorbidae. Для *Sch. haematobium* — *Bullinus contortus* (семейство Bullinidae), для *Sch. japonicus* — *Oncomelania* (семейство Hydrobiidae).

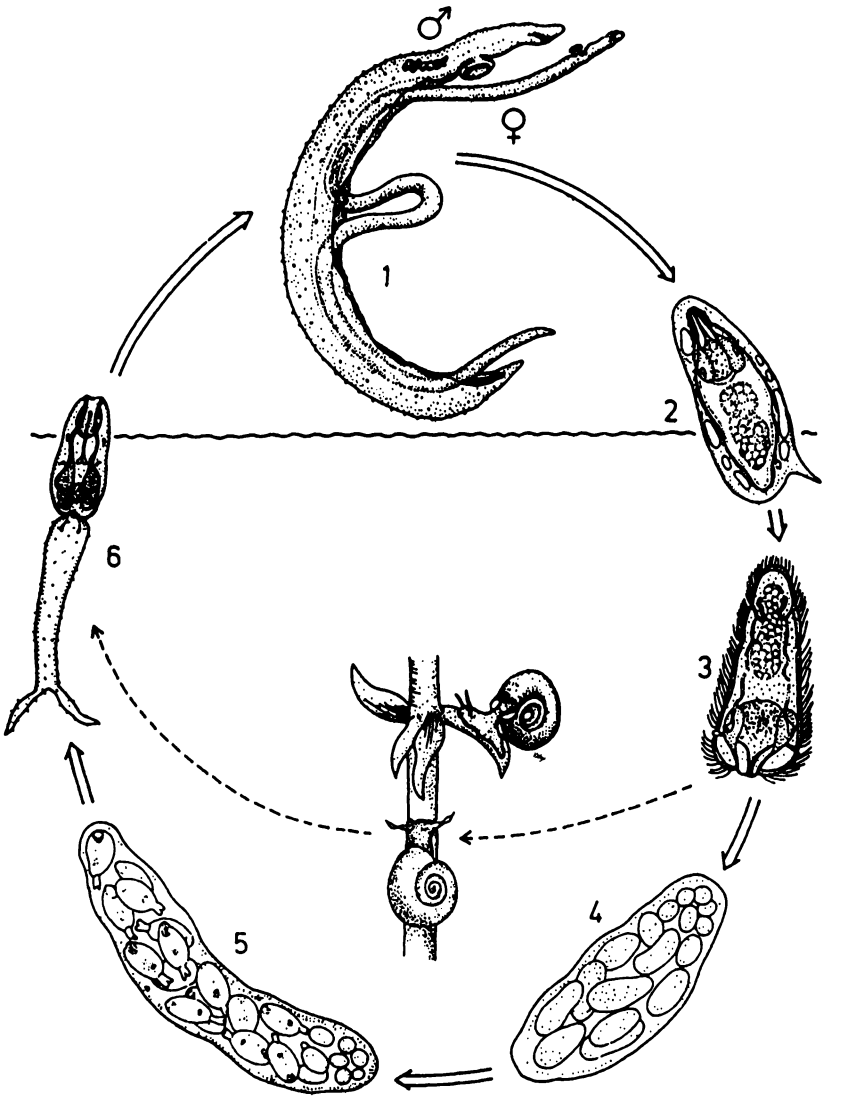


Рис. 109. Жизненный цикл *Schisostoma mansoni* (по Odenmg, 1993):
1 — самец и самка; *2* — яйцо с заключенным внутри мирададием; *3* — мирацидий; *4* и *5* — материнская дочерняя спороцисты; *6* — вилохвостая церкария с железами проникновения

В моллюске мирацидий превращается в материнскую спороцисту, которая от рождает множество дочерних спороцист. Последние тоже очень плодовиты, и коли чество развивающихся в них церкарий очень велико. Моллюск, зараженный одни мирацидием *Sch. mansoni*, выделяет до 3500 церкарий в день. Общая же численност его потомства составляет около 200 тысяч церкарий. Все потомство одного мираци дия несет признаки только одного пола.

С момента внедрения мирацидия в тело моллюска до появления первых церка рий проходит от 3 до 12 недель (в зависимости от вида шистосомы и от температур внешней среды). Церкарии относятся к группе вилохвостых. Они имеют размеры н

более 0,2 мм в длину. Ротовая присоска видоизменяется в так называемый грушевидный орган. Имеется хорошо развитый комплекс желез проникновения, продуцирующих гиалуронидазу, протеолитические ферменты и нейтральные мукополисахариды (слизь).

Церкарии обладают положительным фототаксисом, что заставляет их собираться у поверхности водоема. Здесь они подвешиваются к пленке поверхностного натяжения воды с помощью мускулов брюшной присоски. Оставаясь почти неподвижными, они находятся в такой «позе ожидания» на протяжении нескольких суток. При соприкосновении с телом человека церкарии быстро переходят на него. Заражение происходит в результате активного проникновения личинок сквозь кожу. Происходит это во время купания, при работе на рисовых плантациях, при питье сырой воды из заселенного церкариями водоема и т. п. Самый процесс внедрения занимает от 2 до 15 минут. О количестве церкарий, которые могут накапливаться в водоеме, говорит такой пример.

Иногда после купания в мелководных водоемах дельты Волги и некоторых других аналогичных районах, где обитает много водоплавающей птицы, у купальщика возникает сильная крапивница и кожный зуд. Он вызывается внедрением в кожу человека больших количеств церкарий *Trichobilharzia ocellata* (семейство Schistosomatidae), паразитирующей в кровеносной системе водоплавающих птиц. В результате могут возникать тяжелые формы дерматита, спровоцированные имунной реакцией организма, пытающегося отторгнуть церкарий. И это еще легкий исход этой неприятной истории. В последние годы все большие количества водоплавающей птицы не улетают на зимовку из больших городов. Они круглый год живут в городских водоемах, в которых порой купаются дети. В Москве уже были отмечены несколько случаев поражения детей бильгарциозом. Оказалось, что через детскую тонкую кожу церкарии трихобильгарции могут проникать, в результате чего они прибретают нетипичного дефинитивного хозяина.

После попадания в организм хозяина личинка отбрасывает хвост и претерпевает глубокую физиологическую перестройку. Током крови их заносит в легкие, а потом и в воротную систему печени, где они интенсивно растут. Лишь через 20–30 дней паразиты, образующие к этому времени пары, состоящие из представителей обоего пола, поселяются в венах мезентерий или мочеполовой системы, где они и достигают половой зрелости.

□ Классс Aspidogastrea

Представители класса паразитируют в моллюсках (в основном, в пластинчатожаберных) и водных позвоночных (рыбы, черепахи). По большей части это мелкие черви 3–5 мм длиной (рис. 110). На переднем конце их тела располагается ротовое отверстие, окаймленное мускульным валиком. Оно ведет в неразветвленный мешковидный кишечник. Выделительная система протонефридиального типа; нервная система типа ортогон, гермафродитная половая система мало отличается от таковой других плоских червей.

Самая примечательная особенность аспидогастрид — наличие на брюшной стороне тела большого прикрепительного диска (так называемый «диск Бэра»). Он отделен от других органов мышечной перегородкой, пересекающей паренхиму. Диск разбит на множество (50–70 и более) ячеек, каждая из которых окружена мускульным валиком и по сути может рассматриваться, как небольшая самостоятельная присоска. Расположение и число этих присосок у разных видов аспидогастрид различно. По наружному краю диска лежат многоклеточные грушевидные образования — маргинальные (краевые) органы. В полости их грушевидных вздутий накапливается слизистый мукополисахаридный секрет, играющий какую-то роль в прикреплении

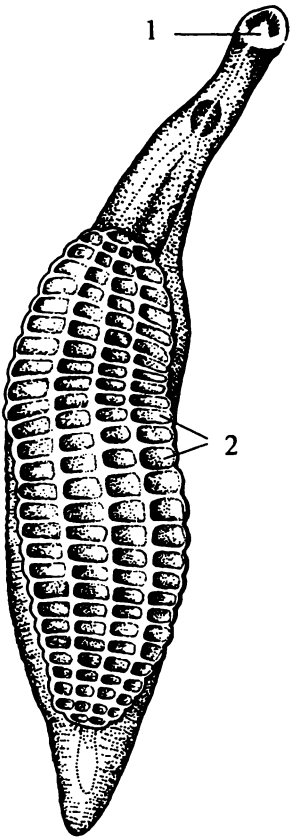


Рис. 110. Aspidogaster conchicola (Odening, 1993):
1 — ротовая присоска; *2* — ячейки брюшной присоски

паразита, а возможно, и его передвижении по телу хозяина. Диск снабжен большим количеством нервных окончаний и системой нервных колец и нервных волокон, образующих целое нервное сплетение.

Считают, что диск Бэра принимает также участие в процессе внекишечного пищеварения. Тегумент ячеек диска обладает характерной ультраструктурой и несет многочисленные микроворсинки. В толще тегумента обнаружена высокая активность ферментов из группы фосфатаз.

Аспидогастридам свойственен простой жизненный цикл. У некоторых видов (например, *Aspidogaster conchicola*) эмбриональное развитие заканчивается еще во время пребывания яйца в матке самки. Вылупление жизнеспособных личинок происходит через несколько минут после попадания яиц в воду. Личинка не питается и живет за счет запаса желтка, имеющегося в теле. Она лишена ресничек и передвигается с помощью мускульных сокращений.

Заражение хозяина происходит пассивно. Личинка заносится в мантийную полость моллюска вместе с током воды, поступающей через жаберную трубку. Они мигрируют по телу хозяина, пока не достигнут места своего обитания. Некоторые виды локализуются в мантийной полости, другие в околосердечной сумке, почке и различных внутренних органах. В процессе развития брюшная присоска личинки преобразуется в сложно устроенный прикрепительный диск.

Аспидогастриды, паразитирующие у позвоночных, локализуются, как правило, в кишечнике. Промежуточным хозяином служат при этом моллюски, окончательным — позвоночные. Считают, правда, что для многих аспидогастрид характерен именно простой жизненный цикл, сязанный лишь с одним хозяином — моллюском. Позвоночные, питаясь моллюсками, играют роль факультативного, случайного хозяина, в кишечнике которого паразиты остаются живыми в течение некоторого времени. Возможно, именно таким образом возник типичный сложный жизненный цикл трематод.

☐ Класс Monogenoidea

Класс Monogenoidea (моногеней) — сравнительно небольшая группа плоских червей, паразитирующих главным образом на рыбах. Незначительное количество встречается на амфибиях, рептилиях и водных млекопитающих (например, под глазным веком гиппопотама). В настоящее время в состав класса включается более 500 видов.

Моногеней преимущественно эктопаразиты с простым циклом развития без смены поколений. Для подавляющего большинства видов характерно наличие метаморфоза: из откладываемых червем яиц выходит личинка, резко отличающаяся от взрослых особей как своим строением, так и биологией. В размножении моногеней отчетливо проявляется цикличность, определяемая особенностями биологии хозя-

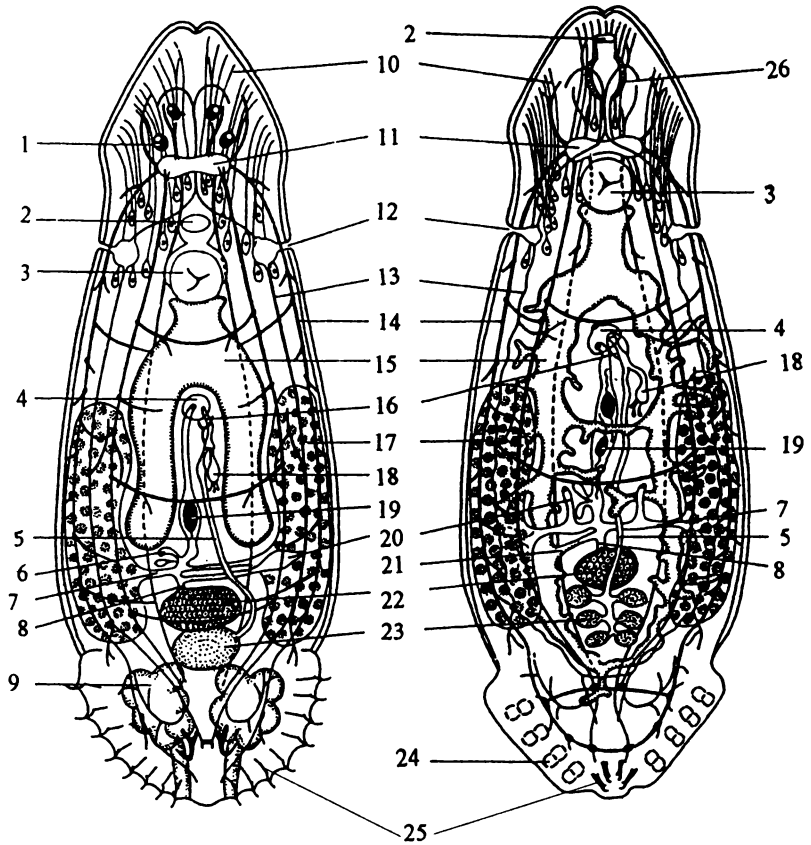


Рис. 111. Схема строения моногеней (класс Monogenea) (Odening, 1993):
1 – глаз; *2* – ротовое отверстие; *3* – глотка; *4* – половой атриум; *5* – семяпровод; *6* – тельце Мелиса; *7* – проток желточника; *8* – яйцевод; *9* – задние железы; *10* – выводные протоки головные желез; *11* – мозг; *12* – поры экскреторной системы; *13* – экскреторная система; *14* – нервные стволы с комиссурами; *15* – кишечник; *16* – копулятивный орган; *17* – желточник; *18* – простатическая железа; *19* – матка с яйцом; *20* – влагалище; *21* – кишечно-генитальный проток; *22* – яичник; *23* – семенник; *24* – клапаны прикрепительного аппарата; *25* – крючья прикрепительного аппарата; *26* – присоска ротовой полости

ев. Следовательно, жизненные циклы моногеней тесно сопряжены с их жизненными циклами.

Тело моногеней чаще всего вытянуто в длину. В большинстве случаев оно отчетливо подразделяется на два отдела: собственно туловище и прикрепительный диск (рис. 111).

Самые мелкие из моногеней измеряются долями миллиметра (0,02–0,05 мм). Морские виды, как правило, несколько крупнее и достигают иногда до 30 мм в длину. У особей одного вида размеры могут также варьироваться, в частности, в зависимости от размеров хозяина: чем крупнее хозяин, тем больше паразитирующие на нем черви. Особи *Gyrodactylus cernue* в холодное время всегда более крупны, чем летом.

На переднем конце тела располагаются прикрепительные образования нескольких типов (рис. 112). В наиболее примитивных случаях это так называемые головные выросты — одна или две пары очень подвижных лопастей, в каждую из которых заходят протоки одноклеточных желез. По-видимому, выделяемый ими секрет обладает клейкими свойствами.

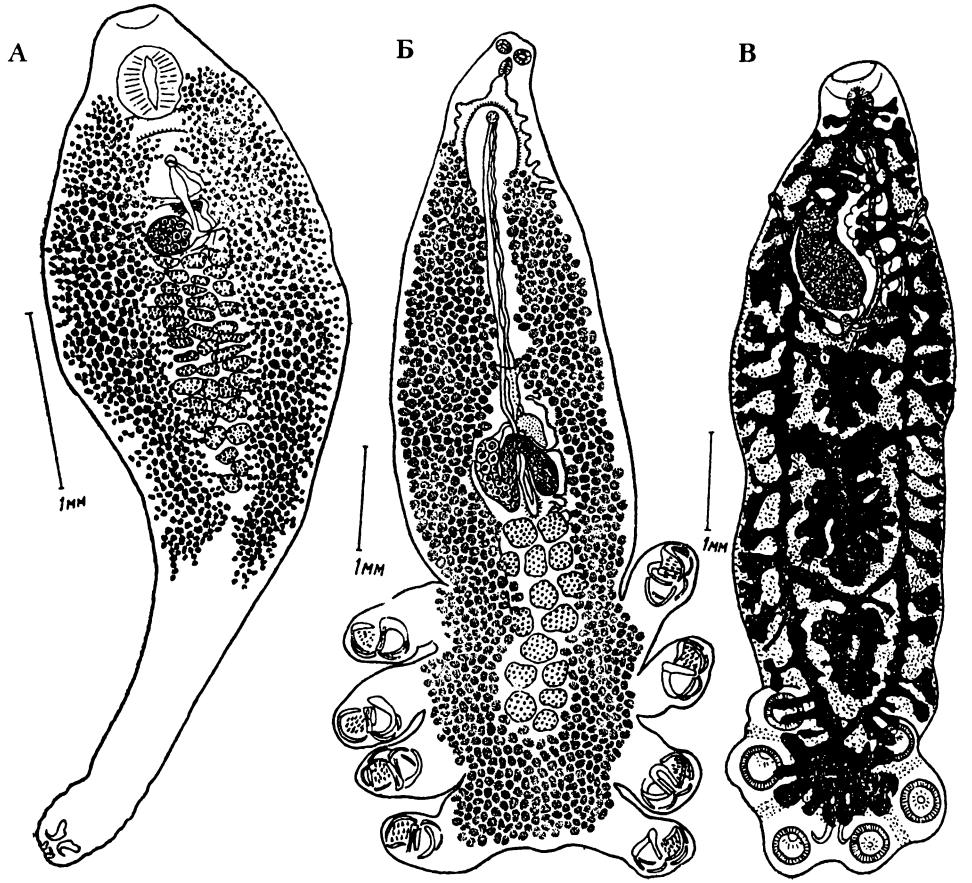


Рис. 112. Представители класса Monogenea с разными типами прикрепительного аппарата (Быховский, 1957): А — *Lingvadactyla molvae*; Б — *Polystomum integerrinum*; В — *Diclidophora denticulata*

Более совершенные органы — прикрепительные валики: два утолщения, симметрично расположенные по бокам переднего края тела. На поверхности валиков открываются протоки головных желез (рис. 111, *10*).

Дальнейшее морфологическое совершенствование головных ямок привело к образованию настоящих присосок, что характерно, например, для моногеней рода *Tristoma*.

Все эти образования непосредственно не связаны с ротовым отверстием, которое обычно располагается слегка субтерминально и ведет в ротовую воронку. Иногда, когда рот расположен терминально, края ротовой воронки преображаются в настоящую ротовую присоску. Все эти прикрепительные аппараты служат для фиксации переднего конца тела паразита в процессе питания.

На заднем конце тела моногеней располагается прикрепительный диск. У примитивных моногеней (семейство Dactylogyridae) он представляет собой слабо отграниченный задний участок тела. У более специализированных форм он совершенно отчетливо обособлен от туловища (рис. 112 Б, В).

Особенности строения прикрепительного диска определяются образом жизни моногеней. У трематод, которые должны прикрепляться к нежным тканям внут-

ренних органов хозяина, вырабатывается пневматический прикрепительный аппарат, очень эффективный в таких условиях. Эктопаразитические моногенеи должны фиксироваться на достаточно грубых поверхностях, какими являются покровы рыб (например, чешуя) или жаберные дуги. Поэтому у них и появились аппараты заякоривающего или захватывающего, ущемляющего типов, или сочетающих оба эти способа.

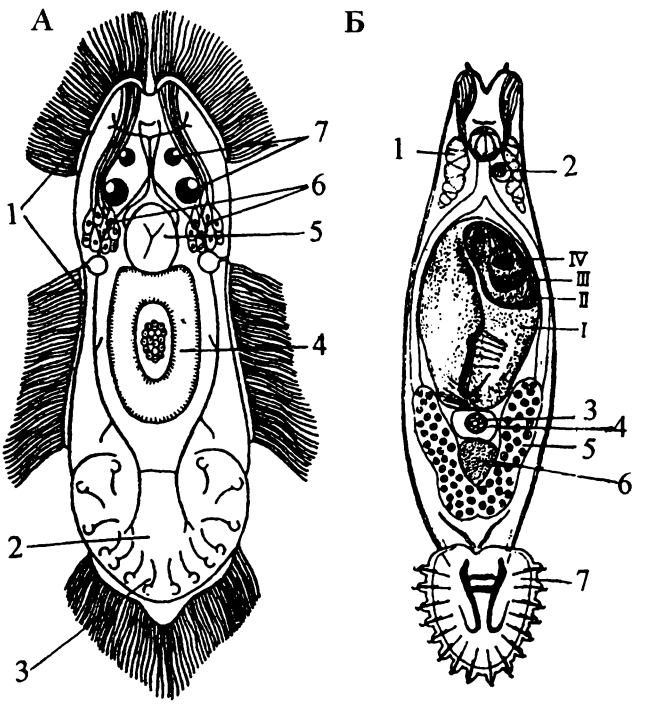


Рис. 113. Способы размножения моногеней (Odening, 1993):
А — личинка онкомирацидий; *1* — эпителиальные пластинки с ресничками; *2* — зачаток прикрепительного диска; *3* — краевые крючки; *4* — зачаток кишечника; *5* — глотка; *6* — железы; *7* — глаза; Б — живорождение у моногеней из рода *Gyrodactylus*; *1* — головные железы; *2* — пенис; *3* — яйцо; *4* — яичник; *5* — желточник; *6* — семенник; *7* — прикрепительный диск. Римскими цифрами отмечены лежащие в матке дочерняя (I), внучатая (II), правнучатая (III) и праправнучатая (IV) особи

Диск самых примитивных форм несет только хитиноидные образования. По краю диска расположены так называемые краевые крючки. Количество их колеблется от 10 до 16 (рис. 111, слева; 113 Б). Каждый крючок состоит из прямой «рукоятки» и собственно крючка, имеющего вид изогнутой скобки или полумесяца. По средней линии, обычно ближе к заднему концу диска, лежат более крупные парные срединные крючья, состоящие из изогнутого острия и основания. Обычно на диске имеется одна или две пары этих образований. Между крючьями залегают специальные соединительные пластинки, которые укрепляют весь диск и служат местом прикрепления мускульных пучков.

Это аппарат заякоривающего типа.

У более специализированных форм, как правило, перешедших к образу жизни, более напоминающему эндопаразитизм (в таких внутренних полостях тела, которые соединяются с внешней средой; например, в мочевом пузыре амфибий), наряду с крючьями на диске развиваются присоски. В таких случаях крючки теряют свое значение и часто остаются недоразвитыми. Иногда весь диск превращается в одну мощную присоску, порой вторично подразделяющуюся радиальными перегородками на отдельные камеры.

Наконец, наиболее совершенные прикрепительные образования именно для эктопаразитического образа жизни — клапаны (рис. 111, справа; 114). Их считают производными присосок. В процессе эволюции дно присоски и ее мускульные валики укреплялись хитиноидными валиками. Присоски теряли эластичность, но, перегибаясь пополам, они могли ущемлять ткани хозяина наподобие дуг капкана. Число клапанов варьируется в очень широких пределах: от 6–8 до нескольких десятков.

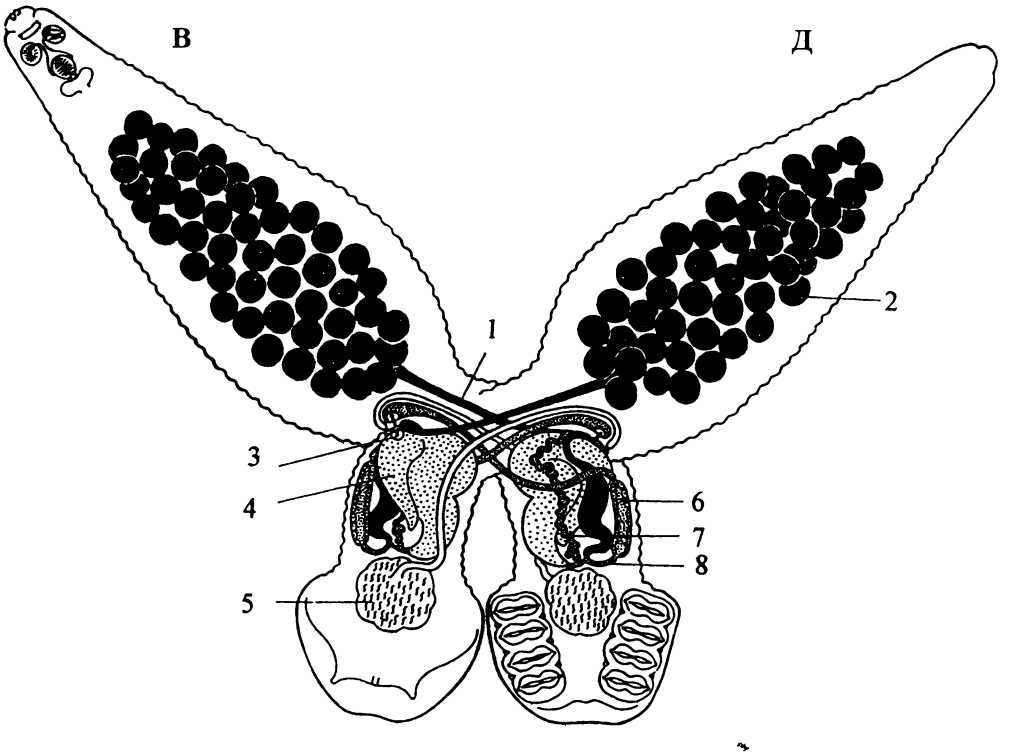


Рис. 114. Diplozoon sp. (спайник). Одна особь изображена с вентральной (В), а вторая — с дорсальной (Д) стороны (Odening, 1993):
1 — проток желточника; *2* — желточник; *3* — родильное отверстие; *4* — яичник; *5* — семенник; *6* — матка; *7* — лауреров канал; *8* — яйцевод

Наконец, у некоторых моногеней возникает необратимое прикрепление к телу хозяина за счет разрастания соединительной ткани последнего вокруг прикрепительного диска.

Покровы и кожно-мускульный мешок моногеней имеют характерное для паразитических червей строение. Под типичным тегументом залегает слой кольцевых и продольных мышц, между которыми иногда развиваются дополнительный слой диагональных мускульных волокон. Поверхность тегумента в отличие от многих других плоских червей лишена микротрих и микровиллей.

С тегументом у ряда видов связаны многочисленные кожные железы. Под кожно-мускульным мешком залегает паренхима, выполняющая все промежутки между внутренними органами.

Пищеварительная система моногеней хорошо развита (рис. 111, *2*, *15*). Ротвое отверстие ведет в ротовую воронку, которая переходит в предглотку. С последней соединяется мускулистая глотка. От глотки идет короткий пищевод, который может быть и не развит. Далее следует типичный слепой кишечник, который, в зависимости от размеров тела паразита, может варьироваться от типичного рабдоцелоидного мешковидного кишечника до гастроваскулярной системы. У некоторых мелких примитивных форм он приобретает кольцевидную форму.

По характеру потребляемой пищи примитивные и специализированные моногенеи заметно отличаются друг от друга. Первые поглощают в основном слизь и эпи-

телиальные клетки хозяина. Виды рода *Gyrodactylus*, например, разрушают эпителий при помощи выступающих в просвет предглотки специальных пирамидальных клеток, которыми сложен эпителий глотки.

Высшие моногенеи превратились в облигатных гематофагов (то есть попросту перешли к кровососанию). Железы передних отделов пищеварительной системы выделяют у них главным образом антикоагулянты, то есть вещества, препятствующие свертыванию (коагуляции) крови.

Выделительная система типично протонефридиального типа. В отличие от трематод она не образует общего мочевого пузыря. Правый и левый каналы открываются наружу самостоятельными экскреторными порами, расположенными латерально в передней трети тела.

Нервная система моногеней представлена типичным ортогоном. Наибольшего развития достигают вентральные стволы. Органы чувств развиты слабо. На поверхности тела располагаются собранные в группы и одиночные сенсиллы. Имеются глаза, которые, в большинстве случаев, функционируют лишь на личиночной стадии развития. У взрослых они остаются рудиментарными или даже исчезают совсем.

Половая система гермафродитная (см. рис. 111). Она устроена по общему для всех паразитических плоских червей типу, хотя и характеризуется некоторыми особенностями. Главное — это большое разнообразие по сравнению с трематодами и ленточными червями женских половых протоков. Это считается примитивным признаком. Мужская половая система представлена семенниками, семевыводящими протоками, системой добавочных желез и копулятивным аппаратом. Количество семенников очень сильно варьируется у разных видов. Как правило, у мелких примитивных червей имеются 1–2 семенника, а у крупных может образовываться до 200 семенных фолликул. Семевыводящие канальцы образуют длинный и извитой семяпровод, который может образовывать один или несколько семенных пузырьков. Семяпровод переходит в семяизвергательный канал. Последний либо впадает в половой атриум, либо связан с копулятивным аппаратом.

Яичник у моногеней всегда один. От него берет начало короткий яйцевод, в который впадают протоки желточников, имеющих фолликулярное строение и располагающихся двумя скоплениями, лежащих в задней половине и по бокам тела. Левый и правый желточники, сливаясь, образуют непарный канал, по ходу которого располагается желточный резервуар. Очень сильно варьируется у моногеней строение влагалища.

У многих моногеней имеется семяприемник, а также аналог лаурерова канала трематод — узкая трубка, связывающая яйцевод с одной из ветвей кишечника.

У большинства моногеней имеется хорошо развитый оотип, окруженный мелкими скорлуповыми железами. От оотипа берет начало трубчатая сравнительно небольшая матка. Она открывается вентрально в передней половине теола.

У моногеней, как правило, имеет место перекрестное оплодотворение. Паразиты во время копуляции остаются прикрепленными к субстрату, на котором сидят. Сближаются лишь передние концы червей. Обе особи попеременно выступают то в роли самца, то в роли самки. Возможно у них и самооплодотворение.

У представителя очень своеобразного рода *Dyplozoon*, паразитирующего на карповых и некоторых других рыбах, возникает специальное приспособление, исключающее необходимость в самооплодотворении. Этих червей называют спайниками за то, что две особи объединяются друг с другом в области половых отверстий, причем вагина одной особи объединяется с мужским половым отверстием другой, и наоборот (см. рис. 114).

В зимний период черви имеют вполне развитую половую систему, но находятся в пассивном состоянии (рис. 115). С наступлением весны и повышением температуры

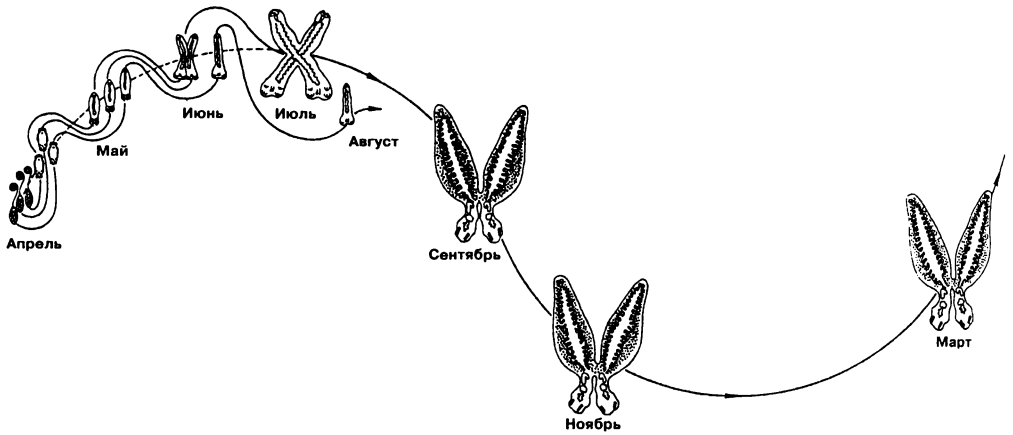


Рис. 115. Жизненный цикл Diplozoon paradoxum (Быковский, 1957) (объяснение в тексте)

воды они приступают к размножению, которое длится почти все лето, однако пик его — в мае-июне.

Спайники паразитируют на жабрах рыб. Здесь же откладываются яйца. Из них на 9–10 день выходят личинки, называемые дипорпами. Сперва они живут по-одиночке, а затем, при встрече с другими дипорпами, соединяются попарно и срастаются. Одиночные дипорпы, не нашедшие себе пары, к зиме погибают. Соединившиеся особи резко ускоряют рост и к весне следующего года достигают половозрелости.

Эти паразиты, как правило, заражают рыб старших возрастов.

Обычно моногенеи откладывают яйца в воду, где они задерживаются на поверхности дна или водных растениях благодаря специальным выростам оболочки яйца. Исключение составляют только представители отряда Gyrodactylidae, которые имеют настоящее живорождение.

У прочих же из яйца выходит личинка, обладающая вытянутым в длину телом и одетая снаружи ресничными эпителиальными пластинками (рис. 113 А). На заднем конце личинки обособляется зачаток прикрепительного диска — церкомер. Он всегда снабжен краевыми крючками, а иногда и срединными. У некоторых из высших моногеней уже у личинок закладываются прикрепительные клапаны. У личинок хорошо развита пищеварительная система. Зачаток кишечника либо мешковидный, либо в виде замкнутого кольца, в центре которого выделяется скопление характерных мелких клеток — половой зачаток В передней части тела располагаются многочисленные железы. Хорошо развита выделительная система. Нервная система уже на этой стадии онтогенеза имеет все признаки ортогона. Весьма разнообразны органы чувств, в том числе хорошо развитые глаза инвертированного типа. У примитивных форм обычно пара глаз, а у высших чаще всего они сближены между собой так, что образуют одно глазное пятно.

Инвазионными личинки становятся лишь по прошествии некоторого времени, которое необходимо для избежания заражения прежнего хозяина. Лишь позднее высвобождаются крючья, позволяющие закрепиться личинке на теле хозяина.

Срок жизни личинок определяется количеством гликогена, накопленного в ее теле во время развития.

Попав на специфичного хозяина, личинка претерпевает метаморфоз. Сначала она теряет ресничный покров. Одновременно начинает усиленно развиваться прикрепительный диск. Это особенно хорошо заметно у специализированных видов, у

которых происходит замена личиночного вооружения дефинитивным (клапанами). Продолжительность метаморфоза различна. Виды рода *Dactylogyrus* начинают продуцировать яйца через 7–9 суток, а у паразита мочевого пузыря лягушки *Polystomum integerrinum* этот срок составляет около двух лет.

Молодой червь, еще не завершивший своего развития, часто проделывает сложную миграцию. Это обусловлено тем, что прикрепление личинки к телу хозяина, как правило, не совпадает с местом локализации взрослого паразита. Личинки многих жаберных форм первоначально оседают на поверхность тела рыбы. Отсюда им приходится перемещаться в жаберную полость.

Кроме жабр, они могут поражать и другие части тела: губы и полости рта (осетровые, моногенея *Nitzchia sturionus*), плавники (многие Gyrodactylidae).

Переход к эндопаразитизму среди моногеней очень редок. Некоторые из них (рода *Acolpenteron*, *Enterogyrus* и др.) обитают во внутренних органах: кишечнике, мочеточниках. *Amphibdella torpedinus*, обычно селящаяся на жабрах ската, иногда обнаруживается в его кровеносном русле. Значительная часть «попыток» стать эндопаразитами связана с переходом на несвойственных им хозяев (амфибии, рептилии). Плотные покровы этих животных и отсутствие жабр заставляет паразитов осваивать новые для них экологические ниши. Наиболее подходящими для них оказались слизистые оболочки носоглотки, пищевод и т. п.

Единственный вид, описанный из водных млекопитающих, — *Oculotrema hippopotami*, обитает под веком гиппопотама.

Большинство моногеней обладает ярко выраженной цикличностью развития, которая определяется биологическими особенностями хозяев и изменениями внешней среды.

Примером наиболее простого жизненного цикла может служить паразит карпа (*Dactylogyrus vastator*). Зимние месяцы, как правило, на рыбах переживают единичные экземпляры паразитов. Сохраняется и какое-то количество отложенных осенью яиц. Весной вышедшие из них личинки заражают первыми годовалых карпов и рыб более старших возрастов. Следующая, еще очень слабая волна заражения, связана с появлением личинок, развивающихся из яиц, отложенных перезимовавшими червями. По мере повышения температуры и прогревания воды растет интенсивность (то есть количество паразитов на данной рыбе) и экстенсивность (то есть частота встречаемости паразитов на рыбах) инвазии рыб в водоеме. К моменту нереста карпов, протекающему обычно на хорошо прогреваемых мелководьях, количество паразитов на взрослых рыбах уже очень велико. Соответственно увеличивается количество продуцируемых яиц и вылупляющихся из них личинок, начинающих заражать появляющуюся молодь карпа. Именно она и сеголетки, обитающие на мелководьях, поражаются в первую очередь. Это облегчается их высокой плотностью обитания в относительно небольшом объеме. Взрослые же рыбы уходят в более глубокие части водоема и рассредотачиваются. Количество паразитов на них уменьшается. Считают, что это связано не только с ухудшением условия для расселения паразитов, но и с развивающимся у рыб иммунитетом.

К концу лета паразиты начинают исчезать у рыб всех возрастов. В развитии дактилогирид выделяются, следовательно, три периода: весенний подъем заражения, связанный с развитием паразитов на рыбах старших возрастов; летний пик, обусловленный размножением червей на молоди; осенний и зимний спад, когда численность популяции паразитов падает до ее нижнего предела.

Примером сложного цикла, идеально «подогнанного» к биологическим особенностям хозяина, может служить жизненный цикл *Polystomum integerrinum* — лягушачья многоустка (рис. 116).

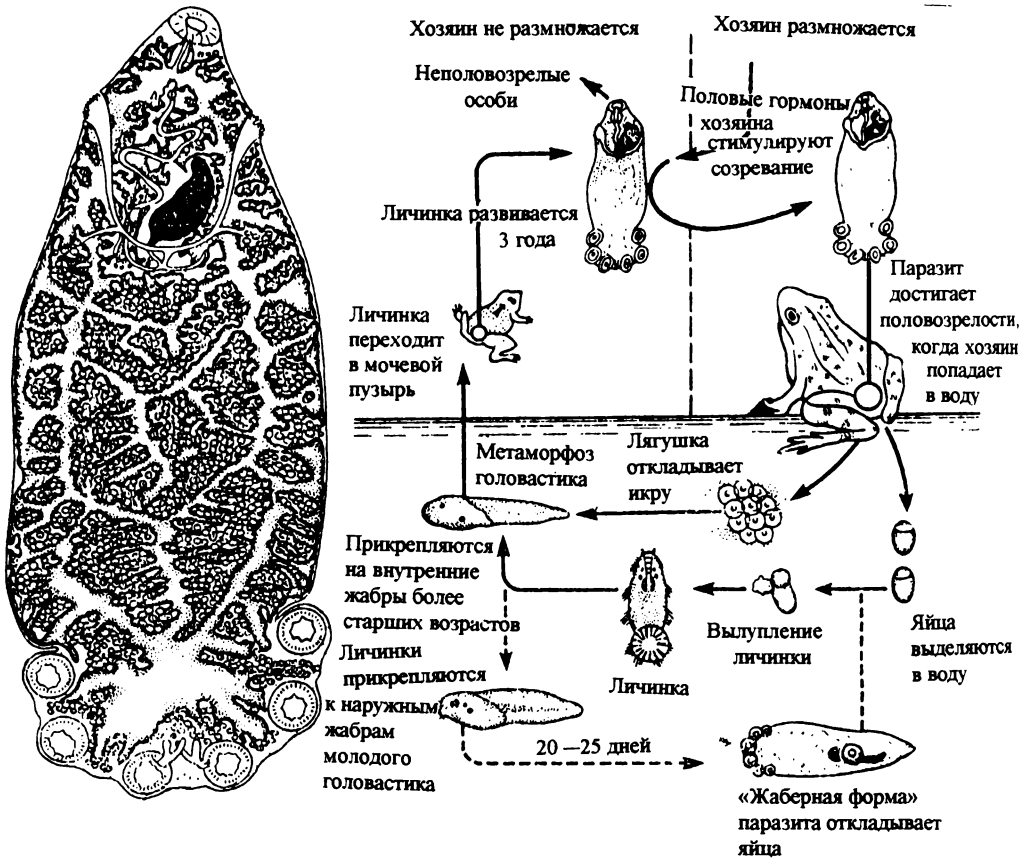


Рис. 116. Жизненный цикл лягушачьей многоустки (*Polystomum integerrinum*) (Гинецинская, Добровольский, 1979)

Половозрелые черви этого вида паразитируют в мочевом пузыре лягушки. Период размножения у них очень короткий и точно совпадает с периодом икрометания хозяина. Вылупившаяся из яиц личинка заражает появляющихся к тому времени первых головастиков. Поселяются они, как и прочие моногенеи, на жабрах хозяина. Это первая генерация паразитов. Она успевает проделать все развитие и достичь половой зрелости до начала метаморфоза головастика. В результате она превращается в так называемую «жаберную форму», которая имеет более мелкие размеры, плохо обособленный от туловища прикрепительный диск. Репродуктивная система жаберных многоусток не имеет влагалища.

Личинки, вышедшие из ее яиц, а также из яиц, отложенных взрослыми червями, обитающими в лягушках, которые нерестятся позже других, снова заражают головастиков. Но к этому времени головастики уже подросли и черви не успевают завершить развитие до начала их метаморфоза. Превращение головастика в лягушку сопровождается зарастанием жаберной полости и редукцией жабр. Это наиболее опасный период для молодых полистом, так как они вынуждены совершать сложную миграцию в мочевой пузырь хозяина. Для этого они должны проползти от головы до клоаки по вентральной поверхности головастика.

В мочевом пузыре черви завершают свой метаморфоз. У них формируется настоящий прикрепительный диск с присосками и срединными крючьями. Начинает развиваться половая система. Половозрелость же наступает только через два года, то есть тогда же, когда и у лягушки, в которой она обитает. Откладка яиц паразитом точно совпадает по срокам с временем нереста. Как только хозяин кончает нерест, прекращает его и червь. До весны следующего года паразиты яиц не продуцируют. Так повторяется из года в год. Многоустками лягушка может заразиться один раз в жизни на стадии головастика, а взрослых червей удается обнаружить даже у пятишестилетних амфибий.

Биологически такое сопадение циклов половой активности паразитов и их хозяев вполне оправдано. Только в период размножения лягушка все время находится в воде. Это обеспечивает попадание яиц паразита в ту среду, где они могут нормально развиваться. Кроме того, именно в водоеме появляются головастики, которые восприимчивы к заражению паразитом.

Синхронизация половых циклов лягушки и многоустки происходит благодаря половым гормонам амфибии, которые появляются в ее крови в соответствующий период их репродуктивного цикла. Паразит получает их вместе с кровью, которой она питается.

Совершенно особняком стоят представители отряда Gyrodactyloidea. Эти широко распространенные паразиты костистых рыб утратили расселительную личиночную стадию. Расселение их происходит путем перехода взрослых особей с одного хозяина на другого.

Их размножение имеет ряд специфических особенностей (рис. 113 Б). В матку материнской особи поступает оплодотворенное яйцо, лишенное плотных скорлуповых оболочек. Прямо в матке начинается эмбриональное развитие, в результате которого, однако, формируется не личинка, а особь, вполне сходная с материнским организмом. Внутри этого зародыша еще на самых ранних стадиях его развития закладывается эмбрион следующего, внучатого по отношению к материнской особи, поколения. В нем в свою очередь начинает формироваться зародыш третьего — правнучатого — поколения. Этот последний содержит в себе хорошо обособленную клетку, из которой в дальнейшем развивается червь четвертого (праправнучатого) поколения. Возникает система преформированных («вложенных» друг в друга) четырех находящихся на разных стадиях развития эмбрионов.

Когда созревает зародыш первого дочернего поколения, материнская особь его отрождает. В ее матку поступает после этого очередная зигота, и весь цикл повторяется вновь.

Тем временем дочерняя особь отрождает закончившего свое развитие зародыша внучатого поколения, который несет всего уже только два эмбриона. Затем и они, достигнув зрелости, один за другим появляются на свет. Последняя в этой серии — четвертая особь — уже не содержит ни одного зародыша в матке. Следовательно, в жизненном цикле Gyrodactyloidea закономерно чередуются особи, размножающиеся только обоеполым способом с оплодотворением яйцеклетки (это материнские особи и четвертый из образующихся червей), и особи, первое размножение которых проходит без оплодотворения (черви дочернего, внучатого и правнучатого поколений). Это, следовательно, своеобразная форма гетерогонии: чередования миктических и амиктических поколений.

Удивительное приспособление моногеней к биологическим особенностям хозяев объясняет их уникально низкую для паразитов плодовитость. Лягушачья многоустка за период половой активности откладывает всего 2000–2500 яиц. *D. vastator* за 25–40 дней своей жизни в сутки откладывает примерно по 10 яиц. Однако этого количества яиц оказывается вполне достаточно для обеспечния заражения необходимого количества новых хозяев.

☐ Класс Gyrocotiloidea

Гирокотилиды (рис. 117) — маленькая группа паразитических плоских червей. Все известные представители этого класса объединены в два рода: *Gyrocotyle* с девятью видами и *Gyrocotyloides* с единственным видом *G. nibelini*.

Гирокотилиды имеют уплощенное листовидное тело, достигающее в длину нескольких сантиметров. Края тела гладкие или несут многочисленные складчатые фестоны. На переднем конце тела располагается овальная или грушевидная присоска. Задний конец тела снабжен своеобразным прикрепительным аппаратом, имеющим вид складчатой розетки. В передней ее части на границе с туловищем дорзально располагается небольшое впячивание, иногда называемое воронкой. На дне этого углубления у взрослых червей сохраняются личиночные крючья.

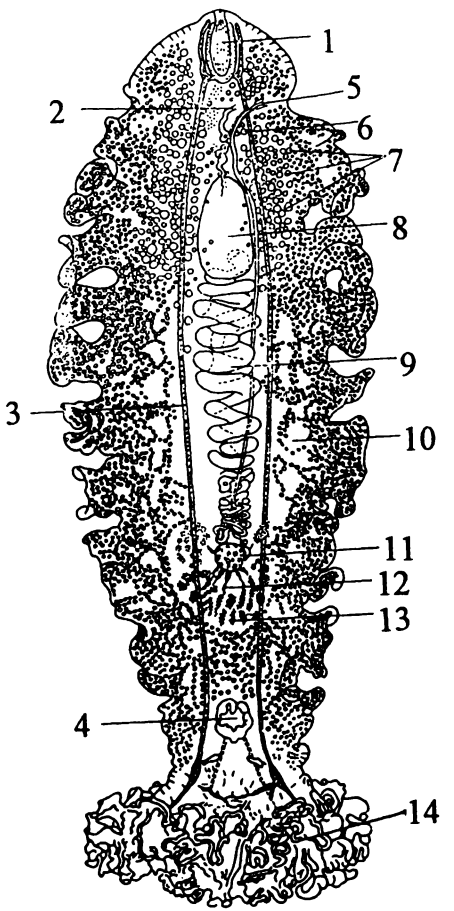


Рис. 117. Класс Gyrocotylida. Схема строения тела (Шульц, Гвоздев, 1970):
1 — присоска; *2* — мужское половое отверстие; *3* — нервный ствол; *4* — дорсальное отверстие воронки; *5* — отверстие матки; *6* — влагалище; *7* — семенники; *8* — конечный мешок матки; *9* — матка; *10* — желточник; *11* — семяприемник; *12* — скорлуповые железы; *13* — яичник; *14* — прикрепительный аппарат

Покровы типа тегумент. Поверхность покровов несет микроворсинки, концы которых вытягиваются в тонкий бичевидный придаток. В субтегументальной зоне розетки располагаются железистые клетки, продуцирующие мукополисахариды. Они имеют вид слизи, которая, видимо, способствует более прочному прикреплению паразита. У некоторых видов тегумент в передней части тела несет мощные кутикулярные шипы. Тегумент подостлан базальной мембраной, под которой располагается типичный кожно-мускульный мешок.

Пищеварительная система отсутствует. Выделительная система представлена протонефридиями. Экскреторные поры располагаются, как у моногеней, латерально в передней трети тела.

Нервная система типа ортогон. От ганглиев, локализующихся по бокам или позади передней присоски и соединенных комиссурой, берут начало два боковых продольных ствола. В заднем конце тела они соединяются хорошо развитым кольцом, от которого иннервируется прикрепительная розетка. Органы чувств развиты слабо.

Гирокотилиды гермафродитны. Женская половая система представлена небольшим яичником, расположенным в задней половине тела. В короткий яйцевод открываются протоки семенников, многочисленные скорлуповые железы и влагалище, которое в виде простой трубки тянется вперед и открывается наружу на дорзальной поверхности тела. От яйцевода берет начало извитая матка. В дистальной части она образует расширение — маточный мешок. Отверстие матки располагается вентрально в передней половине тела.

Мужская репродуктивная система состоит из многочисленных семенников, лежащих в передней половине тела, семевыносящих путей и слабо развитого копулятивного аппарата, расположенного вблизи наружного отверстия матки.

Развитие эмбриона у гирокотилид происходит либо во внешней среде, либо во время прохождения яиц по петлям матки. Зрелая личинка — ликофора — покидает яйцевую оболочку и переходит к активному плаванию. Ее тело слегка вытянуто в длину и одето ресничным покровом. На переднем конце открываются протоки одноклеточных желез. Выделительная система билатерально симметрична и представлена небольшим количеством клеток с мерцательным пламенем. На заднем конце тела личинки располагаются 10 одинаковых по размерам и строению крючьев.

Взрослые гирокотилиды паразитируют в спиральном клапане (отдел средней кишки) цельноголовых рыб (химеры — отряд Holocephala). Каким путем ликофора попадает в организм хозяина, еще не до конца ясно. Не исключена возможность, что она активно проникает через жаберный эпителий в кровеносную систему рыбы. По ней она мигрирует в сосуды слизистой кишечника и уже оттуда — в просвет последнего.

Личинка, попав в спиральный клапан, переходит к временному гиперпаразитизму. Она проникает в паренхиму молодых особей того же вида. Там и протекают начальные этапы метаморфоза паразита. Он сводится к появлению на заднем конце прикрепительного диска — церкомера — с радиально расположенными крючьями.

Затем молодые черви покидают паренхиму своих временных хозяев и снова выходят в просвет спирального клапана. Их церкомер начинает постепенно погружаться внутрь образующегося на заднем конце тела впячивания. Границы церкомера постепенно исчезают, так что крючья оказываются расположенными непосредственно на дне этого углубления. Прилегающие к нему участки тела разрастаются и образуют прикрепительную розетку. Одновременно закладывается передняя присоска и происходит усложнение выделительной системы за счет увеличения мерцательных клеток и образования сложной анастомозирующей сети каналов.

Gyrocotyloidea — хороший пример того, как филогенез паразитов связан с филогенезом хозяев. Хозяева гирокотилоидей — цельноголовые рыбы или химеры (Holocephala) — маленькая группа, характеризующаяся причудливым сочетанием черт акул (Elasmobrachii) и костных рыб (Osteichthyes). Она известна с верхнего девона и до мелового периода (примерно 350–150 млн лет назад) процветала в морях Мирового океана. До наших дней дожило небольшое количество видов. И узко специализированные паразиты химер, каковыми и являются Gyrocotyloidea, тоже оказались очень немногочисленной группой.

□ Класс Amphilinidea

Это тоже маленькая группа, в которой в настоящее время известно всего 11 видов, относящихся к семи родам (рис. 118).

Амфлиниды — относительно крупные плоские черви, белого или слегка кремового цвета. По форме тела они разделяются на листовидные (виды родов *Amphilina* и *Nesolecithus*), которые в половозрелом состоянии достигаю 26–124 мм и 12–42 мм максимальной ширины, и удлиненные, ремневидные (виды остальных родов), достигающие размеров 35–380 × 3–15 мм. На переднем конце в небольшом углублении располагается подвижный хоботок, к которому подходят протоки многочисленных железистых клеток. Задний конец тела несет узкое впячивание. На дне впячивания даже у половозрелых особей сохраняются хитиновые личиночные крючья — остаток церкомера.

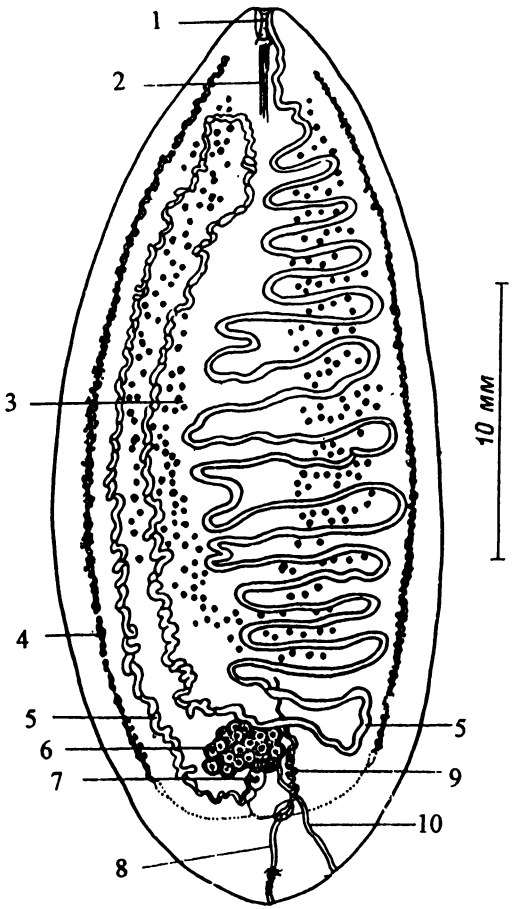


Рис. 118. Класс Amphilinida. Схема строения тела (Дубинина, 1982):
1 — хоботок; *2* — протоки фронтальных желез; *3* — семенник; *4* — желточник; *5* — матка; *6* — яичник; *7* — оотип; *8* — семяизвергательный канал; *9* — семяпровод; *10* — влагалище

Пищеварительная система отсутствует.

Покровы тела амфилинид образованы тегументом, имеющим некоторые особенности в его строении по сравнению с другими паразитическими плоскими червями. Тело их покрыто синцитиальным цитоплазматическим слоем, на поверхности которого находятся типичные микровилли, как у моногенеа, гирокотилид и партенит трематод.

Нервная система ортогонального типа. Впереди располагается небольшой нервный ганглий, широко расставленные доли которого соединены кольцевой комиссурой. В теле проходят продольные стволы, впадающие в заднее нервное кольцо.

Гермафродитная половая система устроена по общему для большинства плоских червей типу. Среди специфических черт: наружное отверстие влагалища расположено на боковой поверхности тела недалеко от заднего конца. Матка открывается наружу субтерминально на переднем конце тела. Настоящий копулятивный орган отсутствует. Семяпровод переходит в трубчатый семяизвергательный канал. На границе между ними в виде мускулистого сфинктера располагается пропульсаторный аппарат, сокращением которого семенная жидкость и выбрасывается из мужского полового отверстия.

Амфилиниды — полостные паразиты. В процессе эволюции у них выработались специальные адаптации для выведения яиц во внешнюю среду из замкнутых полостей, где они обитают. Виды, паразитирующие у осетровых рыб (род *Amphilina*), для этого используют брюшные поры хозяина. Черви вводят в пору передний конец своего тела, где расположено выводное отверстие матки, и выбрасывают яйца в воду. Виды, обитающие в рыбах, не имеющих брюшных пор, и в черепахах, передним концом тела прободают стенку тела хозяина.

Развитие яиц завершается в матке червя. В воду попадают яйца, содержащие оформленную личинку — ликофору. Она, как правило, несет ресничный покров. В теле личинки располагаются крупные железистые клетки, протоки которых открываются на переднем конце. На заднем полюсе имеются 10 крючьев, две пары которых, расположенные терминально, сильно отличаются по форме и размерам от остальных.

Ликофора в воду не выходит. Заражение промежуточного хозяина происходит при поедании им яиц, содержащих инвазионных личинок. Для *Amphilina foliacea*, на-

пример, промежуточными хозяевами служат различные раки-бокоплавы (*Gammarus*, *Dikerogammarus* и др.).

Личинка из кишечника мигрирует в полость тела хозяина, где дает начало следующей личиночной стадии. Проглоченная вместе с рачком личинка пробуравливает стенку кишечника осетра, мигрирует и локализуется в его брюшной полости, где и достигает половой зрелости.

Амфилиниды тоже реликтовая группа. Немногие известные виды обитают в осетрах Северной Америки, Европы и Северной Азии, в сомовых рыбах Индии, в знаменитой гигантской пресноводной рыбе из реки Амазонки апарайме (*Aparaima gigas*), в *Gymnarchus niloticus* — удивительной гигантской угреподобной пресноводной рыбе из вод Нигерии, в пресноводных черепахах Австралии, а также у некоторых тропических окуневых рыб.

Такая большая географическая разобщенность, паразитирование у наиболее древних представителей современной фауны холодноводных животных, а также распространение в основном в тропиках свидетельствует в пользу большой древности этой группы червей. Возможно, когда-то они процветали вместе со своими хозяевами, как сейчас процветают многие паразиты акул или костистых рыб.

☐ Класс Cestoda

Класс Cestoda (ленточные черви или лентецы) объединяет около 3500 видов паразитических плоских червей, обитающих главным образом у позвоночных животных. Характерной особенностью лентецов является отсутствие у них пищеварительной системы. Свое название они получили из-за формы тела, которое уплощено и вытянуто в длину. В большинстве случаев оно еще разделено на многочисленные членики — проглоттиды.

Линейные размеры цестод варьируются в очень широких пределах. Среди них есть гиганты. Например, средняя длина тела паразитирующего у человека широкого лентеца (*Diphyllobotrium latum*) составляет 6–10 м, однако известен случай, когда червь достигал длины 25 м. В то же время длина тела *Echinococcus granulosus* не превышает 8 мм, а близкого вида *Alveococcus multilocularis* — 3–4 мм.

Морфологическое разнообразие лентецов также очень велико, но для них все же характерен единый план строения. В большинстве случаев тело цестоды подразделяется на три отдела: головку (сколекс), шейку и членистую стробилу. Формы, обладающие нерасчлененным телом, немногочисленны. Значительная часть их объединяется в отряде Caryophyllaeidea — гвоздичников. Это мелкие черви с единственным половым комплексом.

Головка или сколекс располагается на переднем конце тела лентеца (рис. 119). На головке нет никаких следов ротового отверстия. Она несет иногда весьма совершенные органы прикрепления, позволяющие паразиту надежно удерживаться в кишечнике хозяина. Прикрепительные образования лентецов по принципу их действия подразделяются на три группы: ущемляющие, присасывательные и заякоривающие.

Наиболее примитивным считается ущемляющий аппарат некоторых представителей из отряда Pseudophyllidea (рис. 119, *1–4*). Ущемляющие прикрепительные устройства — ботрии — образуются по бокам сколекса, как правило, в виде узких и глубоких щелей.

Значительно шире распространены у цестод настоящие пневматические органы прикрепления — присоски (рис. 119, *5, 9, 11*). Обычно их четыре и они расположены на боковых поверхностях сколекса (отряд Cyclophyllidea).

У многих представителей цестод образуются так называемые ботридии (рис. 119, *7, 8*). По существу это сильно разросшиеся ботрии или присоски, полость которых

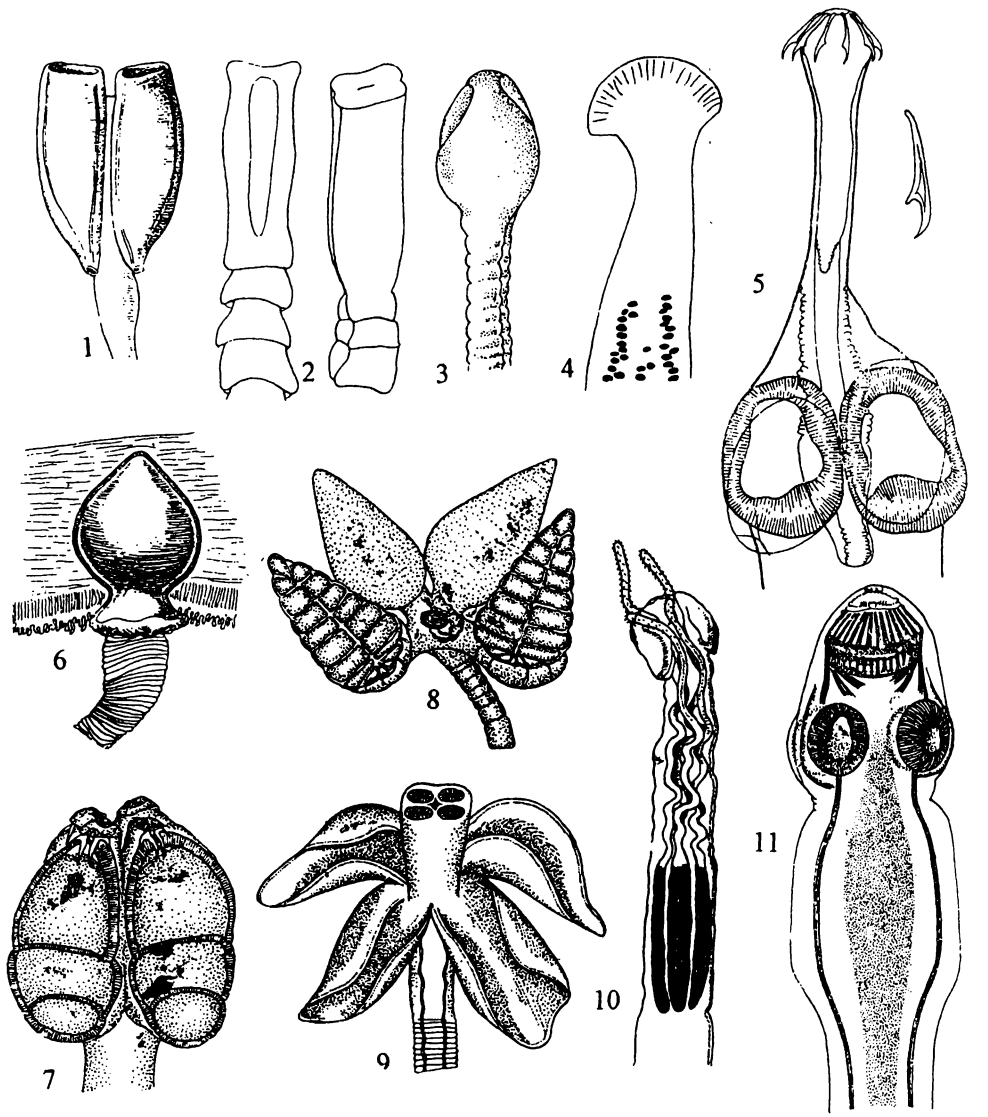


Рис. 119. Сколексы цестод (Шульц, Гвоздев, 1970):
1 — Bothridium pitonis; *2 — Bothriocephalus scorpii*; *3 — Diphyllobothrium minus*; *4 — Caryophyllaeus laticeps*; *5 — Microsomacanthus heterospinus*; *6 — Priapocephalus grandis*; *7 — Acanthobothrium fioridanus*; *8 — Echinobothrium* sp.; *9 — Myxophyllobothrium rubrum*; *10 — Tetrarhynchus* sp.; *11 — Insinuarotaenia shikhobalovi*

вторично разбивается перегородками на отдельные камеры. Как правило, сколекс несет четыре ботридии.

У многих лентецов органы прикрепления пневматического типа сочетаются с различного рода хитиноидными крючками, разнообразие которых очень велико. Сравнительно редко встречаются отдельные крупные крючья, которые комбинируются с ботриями. Шире распространены венчики, состоящие из одного или двух рядов мелких крючков, которые располагаются на небольшом апикальном коническом выросте — хоботке (рис. 119, *5, 7, 11*). У некоторых цестод он подвижен и может втя-

гиваться вглубь сколекса. У представителей отряда Trypanorhyncha на головке имеется четыре очень длинных хоботка, несущие на своей поверхности многочисленные крючья (рис. 119, *10*). Далеко вглубь сколекса у этих форм вдаются мускулистые влагалища, в которые хоботки могут втягиваться.

Иногда наблюдается редукция или недоразвитие органов прикрепления. У представителей семейства Ligulidae участок тела, соответствующий сколексу, представляет собой небольшую лопасть с недоразвитыми зачатками ботрий. Причина недоразвития ботрий и сколекса — в особенностях биологии лигулид. Срок пребывания паразита в окончательном хозяине (птице) составляет 3–7 дней. В течение этого небольшого промежутка времени паразиты противостоят перистальтике кишечника, плотно прижимаясь к его стенкам. Отсутствие органов прикрепления компенсируется мощным развитием мускулатуры стенки тела.

Следующий за сколексом отдел — шейка — короткий и узкий нерасчлененный участок тела червя. На его заднем конце располагается зона почкования, в которой образуются новые членики стробилы — проглоттиды.

Строение стробилы у лентецов вариабельно не меньше, чем сколекса. Количество проглоттид, составляющих ее, варьируется от нескольких тысяч (до 4 тысяч у *Diphylobotrium latum*) до 3–4 (*Echinococcus granulosus*). В пределах вида, особенно у многочленистых форм, число члеников очень непостоянно и часто зависит от физиологического состояния как паразита, так и хозяина. Например, при впадании хозяина в спячку или во время его миграции может происходить дестробиляция. Черви в этих случаях отторгают значительную часть, а иногда и всю стробилу целиком, так что в кишечнике остается лишь сколекс и небольшой участок шейки. С наступлением благоприятных условий происходит довольно быстрое восстановление стробилы.

Увеличение числа члеников и удлинение стробилы происходит по принципу вставочного (интеркалярного) роста. Новые проглоттиды образуются в зоне почкования и сдвигают назад ранее сформировавшиеся членики. Дальнейшая судьба члеников различна у разных цестод. У одних форм период образования проглоттид ограничен определенным временным промежутком, но зато все они сохраняются вплоть до гибели червя (семейство Ligulidae). У других же (и таких большинство) формирование члеников идет в течение всей жизни паразита. Однако по достижении какой-то определенной и для данного вида паразита относительно постоянной величины дальнейшего увеличения числа члеников не наблюдается. Это происходит потому, что проглоттиды, составляющие самый задний участок стробилы, постоянно отторгаются от нее. Иногда они отрываются по одной (*Taeniarhynchus saginatus*), иногда же от стробилы отделяются целые участки, содержащие по 5–6 члеников. Отделившиеся куски червя часто способны к самостоятельному движению. Они могут даже относительно длительное время самостоятельно существовать в кишечнике хозяина.

Покровы лентецов обладают некоторыми характерными особенностями (рис. 120). Как уже говорилось выше, ленточные черви не имеют кишечника. Это привело к тому, что их покровы, представляющие собой тегумент, как и у других паразитических плоских червей, должны выполнять ряд дополнительных функций, обычно покровам не присущих. Следовательно, он приобретает полифункциональность. Наряду с выполнением обычных функций покровных образований он должен обеспечивать еще пищеварительную, абсорбируя питательные вещества из кишечного тракта хозяина; транспортную, так как их необходимо транспортировать внутрь собственного тела; секреторную, экскреторную (подробнее см. ниже) и осморегуляторную.

В отличие от других паразитических плоских червей поверхность тегумента несет микротрихии — своеобразные структуры, которые по своему строению отличаются от микроворсинок спороцист трематод и микровиллей других паразитических чер-

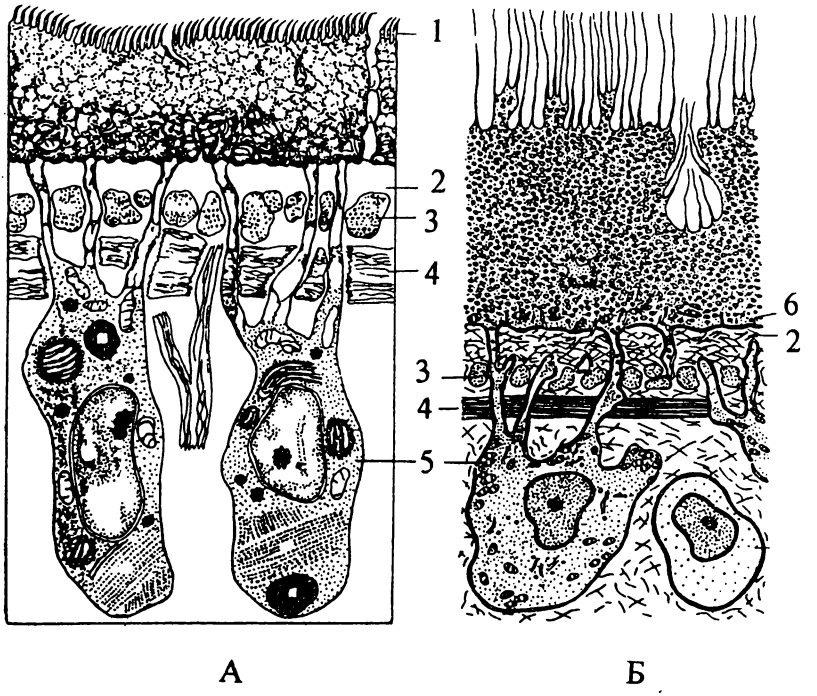


Рис. 120. Строение тегумента у некоторых цестод по данным электронной микроскопии (Шульц, Гвоздев, 1970):
А — *Dipilidium canini*; Б — *Schistocephalus pungitii*; *1* — микротрихии; *2* — базальная мембрана; *3* и *4* — кольцевые и продольные мышечные волокна; *5* — погруженная часть эпителия; *6* — митохондрии

вей (см. выше). Строение микротрихий варьируется в зависимости от того, на какой части тела цестоды они расположены (рис. 121). На сколексе большинства цестод они мощные, с прочными стенками, так как выполняют функцию дополнительной фиксации к телу хозяина.

Стробила паразита покрыта многочисленными трубчатыми микротрихиями. Каждая такая микротрихия состоит из двух частей: дистальной — конической или извитой, проксимальной — более широкой, цилиндрической. Обе части разделены перегородкой. Дистальный участок состоит из плотно упакованных микротрубочек. Благодаря микротрихиям площадь абсорбции может возрастать в 50–70 раз. Поверхностный синцитиальный слой тегумента соединяется с крупными клетками погруженного эпителия при помощи широких отростков, пронизывающих базальную мембрану (рис. 120, *5*).

Под базальной мемебраной располагаются мускульные элементы. Субтегументальная мускулатура лентецов состоит из двух слоев: наружного кольцевого и более мощно развитого внутреннего — продольного. Кроме того, в паренхиме, ограничивая расположение органов половой системы, располагается еще один — внутренний — слой кольцевых мускульных волокон. У многих цестод имеются довольно хорошо развитые дорсовентральные мышцы. Как и у других плоских червей, мускулатура состоит из гладких мышечных волокон.

Непосредственно под кожно-мускульным мешком залегает паренхима. Она построена из крупных неправильной формы клеток, отростки которых переплетаются между собой.

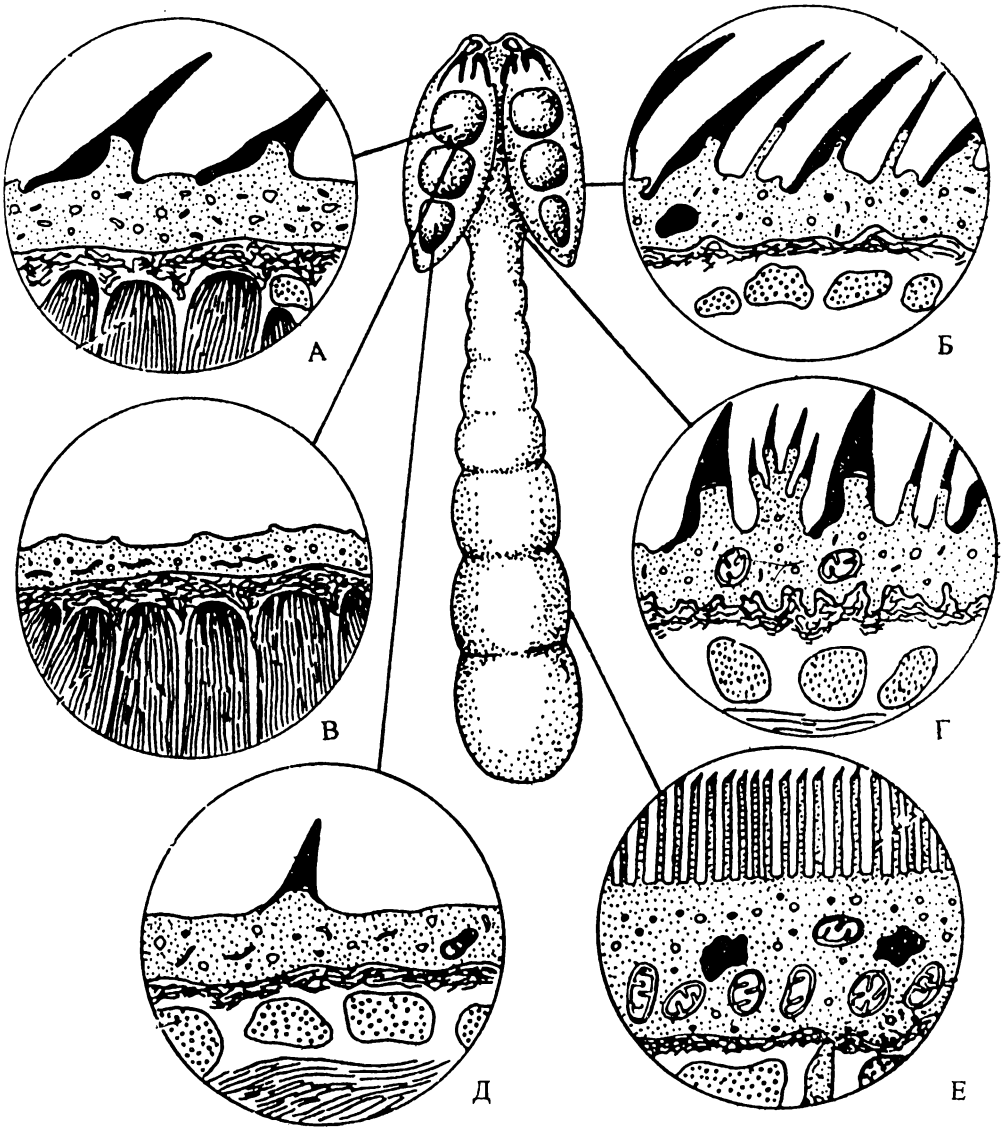


Рис. 121. Схема строения покровов цестод на разных участках тела на примере *Acanthobothrium dujardini* (Куперман, 1988, с изменениями):
А – первая ботридиальная ямка; Б – наружная сторона ботридий; В – ботридиальная перегородка; Г – шейка; Д – третья ботридиальная ямка; Е – тегумент стробилы

Выделительная (экскреторная) система цестод протонефридиального типа; мерцательные клетки разбросаны по всей паренхиме червя. Отходящие от них капилляры, сливаясь, дают начало более крупным протокам. Последние часто образуют сеть, напоминающую паранефридиальный плексус некоторых трематод. Тонкие протоки впадают в главные собирательные каналы, которые у многих видов начинаются на заднем конце тела и тянутся вперед по бокам стробилы ближе к ее спинной поверхности.

В сколексе каналы образуют петли, иногда очень сложной конфигурации, соединяющиеся поперечными перемычками. Выйдя из сколекса, каналы направляются к заднему концу стробилы уже по ее вентральной поверхности. Часто они соединяются поперечными каналами по задней границе каждого членика. У большинства лентецов имеется небольшой мочевой пузырь, возникающий при слиянии продольных каналов. Он располагается в заднем отделе тела. В тех случаях, когда задние участки цепочки отбрасываются, образования новых мочевых пузырьков не происходит. Как восходящие, так и нисходящие, участки каналов открываются наружу самостоятельными отверстиями.

В отличие от других плоских червей основная функция протонефридиальной системы цестод — распределительная или циркуляторная. Она обеспечивается несколькими сопряженными механизмами: фильтрацией жидкости, содержащей продукты экскреции и питательные вещества, распределение питательных веществ по всему телу цестод, последующей реабсорбцией через стенки каналов и выведением воды и продуктов азотистого обмена через тегумент во внешнюю среду.

Такое явление называется субституцией или замещением функций. Оно вызвано у цестод редукцией гастроваскулярной системы. Однако крупное тело червя нуждается в равномерном распределении по нему питательных веществ и функцию исчезнувшей гастроваскулярной системы берет на себя протонефридий. В результате поддержание водно-солевого обмена и выведение продуктов обмена веществ в значительной степени берут на себя покровы тела.

Считают, что побочным продуктом процессов экскреции служат так называемые «известковые тела», образующиеся в специальных известковыых клетках. Последние локализуются в периферийных слоях паренхимы. Их появление совпадает с завершением формирования протонефридиальной системы. Состав их сложен, но, вместе с органическим веществом, там обнаружен кальций, в меньшей степени магний и фосфор в карбонатной форме. Полагают, что, будучи продуктами экскреции, известковые тела способны нейтрализовать вредное действие кислой среды желудка хозяина при прохождении через него личинки паразита.

Нервная система построена по типу ортогона. В сколексе располагается ганглий, состоящий из двух долей. Доли ганглия и отходящие от них вперед стволы соединяются комиссурами, которые в сколексе представлены двумя-тремя кольцами, расположенными одно за другим, причем наиболее развитым является заднее кольцо. Нервы, отходящие от продольных стволов, иннервируют хоботок, присоски и т. п.

Количество нервных стволов, отходящих от ганглия назад, и тянущихся вдоль стробилы, варьируется у представителей разных групп. Большинство цестод, в том числе и наиболее примитивные, имеют шесть пар продольных стволов: два мощно развитых латеральных, два дорсальных, два вентральных и, наконец, две пары сопровождающих стволов, располагающихся сбоку от латеральных по самому краю тела червя. У некоторых представителей отряда Cyclophyllidea, к которому относятся наиболее прогрессивные и специализированные виды, количество стволов уменьшается до шести. В каждой проглоттиде продольные стволы соединяются поперечной комиссурой, обычно располагающейся в задней части членика.

Какие-либо специализированные органы чувств у цестод отсутствуют. У них имеются лишь многочисленные сенсиллы, состоящие из реснички, воспринимающей раздражение, и связанной с ней нервного окончания чувствительной клетки. Особенно большие их скопления обнаруживаются на сколексе.

Цестоды, как и большинство плоских червей, обладают сложной гермафродитной половой системой. Лишь у представителей отряда Caryophyllaeidea имеется один «комплект» половых органов. Для всех остальных лентецов характерно наличие большого количества половых комплексов — по одному (реже по два) в каждой про-

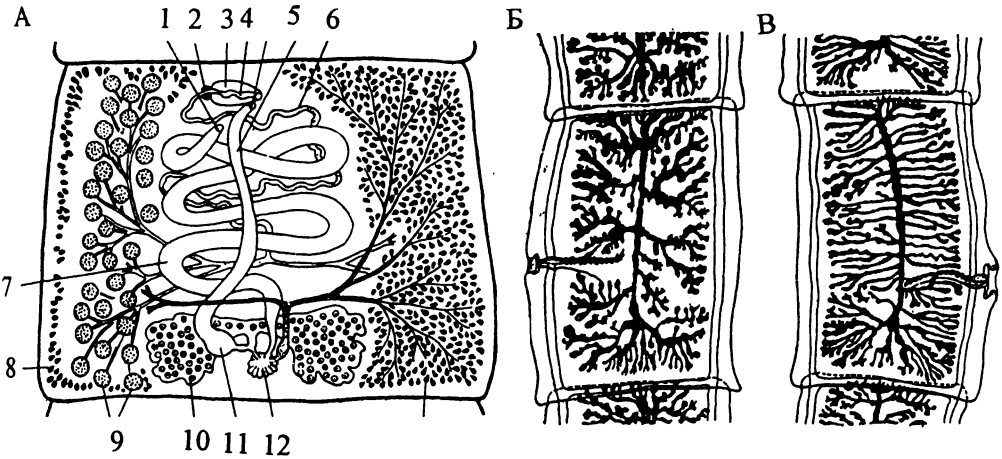


Рис. 122. Схема строения половой системы у цестод (по Шульц, Гвоздев, 1970 и Odening, 1993):
А – отряд Pseudophyllidea, молодая проглоттида *Diphyllobothrium latum*; Б и В – отряд Cyclophyllidea, зрелые членики *Taenia solium* (Б) и *Taeniarhynchus saginatum* (В); *1* – отверстие матки; *2* – семенной пузырек; *3* – сумка цирруса; *4* – циррус; *5* – отверстие влагалища; *6* – семяпровод; *7* – матка; *8* – желточник; *9* – семенник; *10* – яичник; *11* – семяприемник; *12* – скорлуповые железы

глоттиде. Степень развития полового аппарата, как правило, зависит от положения членика в стробиле. В молодых проглоттидах, составляющих начальный участок тела паразита, происходит закладка и формирование органов репродуктивной системы. Среднюю часть стробилы составляют членики с хорошо функционирующей половой системой. Это так называемые гермафродитные членики. И наконец, в заднем конце стробилы у многих видов располагаются «перезрелые» членики, для которых характерно сильное разрастание матки, заполняемой яйцами, и атрофия всех остальных органов половой системы. В большинстве случаев именно эти прогглоттиды отрываются от тела червя и выносятся наружу.

Исходя из особенностей строения полового аппарата, цестод можно условно разделить на две большие группы, которые в своей наиболее хорошо выраженной форме встречаются у представителей отрядов Pseudophyllidea (рис. 122 А) и Cyclophyllidea (рис. 122 Б, В).

Половая система Pseudophyllidea обладает целым рядом примитивных признаков. Мужская половая система состоит из многочисленных семенников, разбросанных в центральной зоне паренхимы. Они образуют два латеральных поля по бокам от органов женской половой системы. От семенников отходят семенные канальцы, которые, сливаясь, дают начало семяпроводу. Проксимальный участок последнего обычно вздут и выполняет функцию семенного пузырька. Семяизвергательный канал пронизывает сумку цирруса. Мужская половая система открывается наружу на дне полового атриума, который располагается у подавляющего большинства видов медиально на вентральной поверхности в передней части членика. В задней половине проглоттиды локализуется небольшой двулопастный яичник. От перемычки, соединяющей лопасти, отходит яйцевод, в который впадает влагалище с желточным протоком. Влагалище представляет собой трубку, начинающуюся щелевидной порой на дне полового атриума. Проксимальный конец влагалища вздут и функционирует как семяприемник. От желточных фолликулов, располагающихся под тегументом, отходят тонкие желточные канальцы. Сливаясь, они дают начало главному желточному протоку. Далее по ходу яйцевода образуется небольшое расширение, в кото-

ром открываются протоки многочисленных желез (тельце Мелиса). Начинающаяся от тельца Мелиса матка образует несколько петель и открывается наружу недалеко от полового атриума. Сходным образом устроена половая система нерасчлененных цестод из отряда Caryophyllaeidea.

Такой план строения половой системы очень близок к схеме строения органов размножения трематод (если заменить влагалище на лауреров канал).

У Cyclophyllidea число семенников сильно варьируется — от 1–3 до 1000 и более. Семяпровод направляется к половой клоаке, которая представляет собой углубление, расположенное на вершине сравнительно небольшого бугорка — полового сосочка. Последний лежит на боковой поверхности членика. Яичник, как правило, двухлопастный. Яйцевод на своем пути принимает влагалищный и желточные протоки. Влагалище имеет вид трубки с небольшим расширением — семяприемником — на проксимальном конце. Дистальный конец влагалища открывается на дне половой клоаки. Желточник, в отличие от предыдущих цестод, представляет собой более или менее компактную массу, расположенную в задней части членика непосредственно за яичником.

У цестод проявляется та же зависимость между степенью развития желточников и особенностями формирования личинок. У видов с хорошо развитыми желточниками (*Dyphyllobotrium* и др.) эмбриональное развитие личинок происходит во внешней среде. У описанных выше Cyclophyllidea, обладающих сравнительно небольшим желточником, эмбриогенез и морфогенез личинки завершается еще во время нахождения яйца в матке.

Вслед за местом впадения желточного протока в яйцевод «скорлуповые» железы образуют тельце Мелиса, от которого берет начало матка. У всех Cyclophyllidea матка замкнута и не имеет самостоятельного отверстия. Форма матки меняется в зависимости от «возраста» членика. По мере заполнения яйцами она сильно увеличивается, чаще всего за счет боковых ветвей, количество которых — важный диагностический признак.

Очень редко у цестод встречается раздельнополость, которая может возникать как в пределах одной стробилы (*Gynandrotaenia*), так и касаться всей стробилы в целом (*Dioicocestus*).

В большинстве случаев у цестод наблюдается нормальная копуляция. Если в кишечнике обитают две или более особей, имеет место перекрестное спаривание. Однако часто совершается и самооплодотворение как в пределах одной стробилы – между различными проглоттидами, так и в одном членике, когда циррус вводится во влагалище той же самой проглоттиды. После осеменения в гермафродитных члениках начинается формирование сложных яиц аналогично тому, что наблюдается у трематод.

Эмбриональное развитие цестод начинается с неравномерного дробления. Образуются три типа бластомеров: макро-, мезо- и микромеры. Судьба их различна. У Cyclophyllidea за счет макромеров в последующем образуется наружная эмбриональная оболочка. Самые мелкие клетки — микромеры, подвергаются дегенерации.

Наружная оболочка, возникающая в результате слияния макромеров, выполняет функцию двоякого рода. Она служит и для защиты зародыша, и для его питания. В цитоплазме макромеров накапливаются резервные питательные вещества. Почти одновременно с наружной формируется и внутренняя оболочка: несколько мезомеров отделяются от поверхности зародыша, после этого границы между ними исчезают. Самый поверхностный слой наружной оболочки уплотняется и склеротизируется. Образуется плотная «скорлупка», которая несет защитную функцию. У некоторых цестод (Taeniidae) наружная оболочка полностью исчезает после того, как исчерпана ее питательная функция. Внутренняя оболочка обычно подразделяется на два слоя. По периферии располагается более тонкий и нежный цитоплазматический слой. Основная же масса внутренней оболочки сильно уплотняется, приобрета-

ет жесткость и становится основным защитным образованием яйца. Она называется эмбриофором.

Личинка, развивающаяся внутри эмбриофора, называется онкосферой или шестикрючечным зародышем. Она характеризуется округлой или овальной формой тела и небольшими размерами. Задний конец личинки несет шесть хитиновых крючков, напоминающих краевые крючки моногеней. Они приводятся в движение мышечными клетками. Выделительная система (когда она имеется) состоит из двух протонефридиев. Переднее полушарие онкосферы содержит несколько так называемых эмбриональных клеток. За их счет формируется тело последующих личиночных стадий, а потом и взрослого червя. Ближе к самому переднему концу тела онкосферы располагаются крупные железистые клетки. Их секрет используется личинкой в процессе миграции по телу промежуточного хозяина.

Наиболее примитивные жизненные циклы, по-видимому, у представителей отряда Pseudophyllidea (рис. 123). Их развитие происходит с участием трех хозяев: двух промежуточных и одного окончательного. Кроме того, они обладают в большинстве случаев свободноживущей расселительной личинкой и теснейшим образом связаны с водной средой. Развитие яиц большинства Pseudophyllidea осуществляется во внешней среде. Под защитой скорлуповой оболочки формируется корацидий, который, достигнув зрелости, выходит в воду, откидывая крышечку яйца.

Корацидий покрыт ресничной оболочкой, реснички которой обеспечивают плавное и равномерное передвижение личинки в толще воды. Сроки жизни личинки ограничены и определяются количеством запасных веществ, полученных ею в процессе формирования.

Для дальнейшего развития корацидий должен попасть в организм промежуточного хозяина. Это в большинстве случаев ракообразное: мелкие планктонные формы из отряда Copepoda (*Cyclops* spp., *Diaptomus* spp. и др.). Рачки проглатывают корацидий. В их пищеварительном тракте ресничная оболочка корацидия разрушается и переваривается. Освободившаяся онкосфера быстро пробуравливает стенку кишечника и мигрирует в полость тела рачка. Здесь онкосфера превращается в следующую стадию — процеркоид.

Личинка растет, теряет более или менее правильную сферическую форму, вытягивается в длину. Ее задний полюс, несущий крючья, отделяется от остального тела узкой перетяжкой. Этот участок получил название церкомера.

Покровы процеркоида подвергаются перестройке. Сначала на них образуются микроворсинки, которые затем замещаются микротрихиями, столь характерными для взрослого червя. Это признак приобретения личинкой дефинитивных покровов, сохраняющихся уже на протяжении всей жизни червя.

Дальнейшее развитие паразитов становится возможным только во втором промежуточном хозяине, в роли которого чаще всего выступают рыбы. Они съедают рачка. В кишечнике рыбы личинки, освободившиеся от тканей рачка, внедряются в слизистую, откуда начинается их миграция в различные внутренние органы. Достигнув места окончательной локализации, процеркоид превращается в плероцеркоид — следующую личиночную стадию. Это сопровождается утратой церкомера, сильным ростом паразита, который может иногда достигать нескольких десятков сантиметров. На переднем конце плероцеркоида уже отчетливо выявляются зачаточные ботрии, а иногда и крючья. Дальнейшее развитие получают и внутренние органы. У целого ряда форм (семейство Ligulidae) закладываются даже половые комплексы.

Явление смещения развития половой системы на ранние этапы онтогенеза называется прогенез.

Заражение окончательных хозяев, которыми для Pseudophyllidea являются самые разнообразные позвоночные животные (рыбы, амфибии, птицы, млекопитаю-

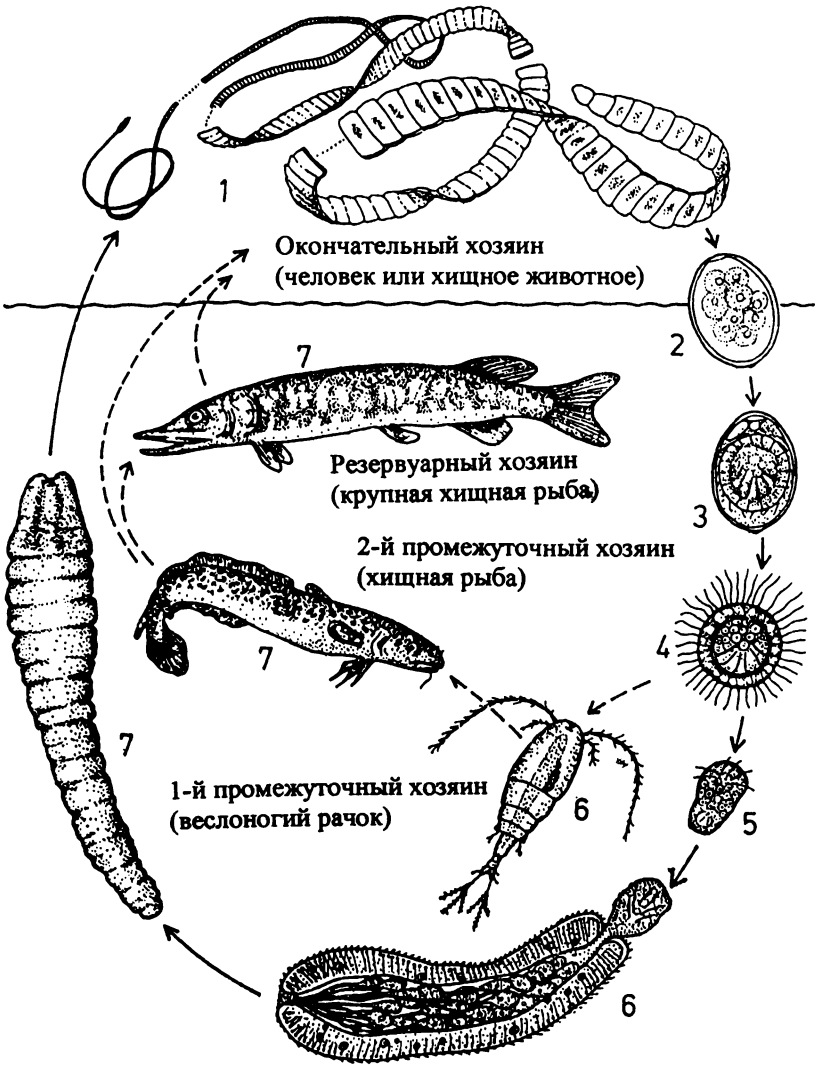


Рис. 123. Жизненный цикл *Diphyllobothrium latum* (Odening, 1993):
1 — взрослый лентец; *2* — яйцо, покидающее пищеварительный тракт хозяина; *3* — яйцо с развивающимся корацидием; *4* — свободноплавающий корацидий; *5* — онкосфера в 1-м промежуточном хозяине после сбрасывания ресничного покрова; *6* — процеркоид в 1-м промежуточном хозяине; *7* — плероцеркоид во 2-м промежуточном хозяине

щие), происходит при поедании ими вторых промежуточных хозяев, зараженных зрелыми плероцеркоидами.

Иногда жизненные циклы усложняются за счет появления еще одного, так называемого резервуарного хозяина. Им чаще всего оказывается неспецифичное для данного вида паразита хищное животное. В кишечнике последнего плероцеркоиды не погибают, хотя и не могут достичь половой зрелости. Они при этом мигрируют через стенку пищеварительного тракта во внутренние органы, где в течение длительного времени сохраняют жизнеспособность. У активно питающихся хищников (например,

у крупных океанических кальмаров) накапливается значительное количество паразитов, которые не утрачивают способности к нормальному развитию в окончательном хозяине. Считают, что сложные жизненные циклы низших цестод сложились из-за того, что их становление происходило в море и связано с морскими хрящевыми рыбами, большинство из которых ведет хищный образ жизни в толще воды. Огромная пространственная разобщенность хозяев и связанная с этим трудность циркуляции личиночных форм паразитов в пищевых цепях их хозяев потребовали значительного усложнения жизненного цикла. Это наблюдается и сейчас у всех морских цестод.

В пресных водах, где происходит резкое уменьшение разобщенности хозяев, наблюдается тенденция к сокращению числа хозяев. Это вторичное сокращение цикла (первично простой жизненный цикл сохранился сейчас лишь у близких к цестодам Gyrocotilida) осуществляется двумя путями.

Первый путь — сокращение числа хозяев в жизненном цикле при сохранении всех стадий онтогенеза, которые протекают в меньшем числе хозяев. При выпадении второго промежуточного хозяина у этих цестод развитие плероцеркоида проходит в кишечнике окончательного хозяина. У высших цестод полностью выпадает свободно плавающая личинка, так как онкосфера формируется в матке червей. Вокруг нее развивается эмбриофор. Это позволило Cyclophyllidea стать настоящими сухопутными формами. Промежуточные хозяева этих цестод — многие беспозвоночные (моллюски, ракообразные, насекомые, кольчецы) и позвоночные. В них развиваются разнообразные личинки — ларвоцисты нескольких морфологических типов (цистицеркоид, цистицерк, эхинококк и др.). При этом некоторые личинки (ценуры, эхинококк, альвеококк — см. ниже) в промежуточном хозяине приобретают способность к бесполому размножению путем почкования. Интересно то, что церкомер у многих ларвоцист не утрачивается, а приобретает специфичную функцию, развиваясь в специальную оболочку, окружающую личинку. Она выполняет трофическую и защитную функции. Свое завершение упрощение цикла развития цестод (до одного хозяина) находит у карликового цепня (*Hymenolepis nana*), стадии которого проходят в одном хозяине. Интересно, однако, что его цистицеркоид сохраняет способность к развитию в гемоцеле насекомых. Это служит признаком того, что исходный жизненный цикл был более сложным.

Другой путь вторичного упрощения жизненных циклов цестод осуществляется за счет смещения развития половых комплексов на более ранние этапы онтогенеза (прогенез) или приобретения способности к половому размножению личиночными стадиями цестод (неотения).

В первом случае плероцеркоид развивается и созревает в кишечнике хозяина. Такой жизненный цикл имеют гвоздичники — представители отряда Caryophyllaeidea, паразитирующие у рыб. Они имеют нерасчлененное тело с единственным комплексом половых органов. В откладываемых ими яйцах сразу развивается не корацидий, а онкосфера. Яйца, откладываемые с экскрементами на донный ил, поедаются олигохетами, заражаемыми уже сформированными личинками. Онкосферы проникают в полость тела и превращаются в процеркоидов, которые имеют характерный сильно вытянутый в длину церкомер. Рыбы заражаются, поедая инвазированных олигохет. В пищеварительном тракте окончательных хозяев паразиты теряют церкомер, у них развивается половая система и они превращаются в половозрелых червей, следовательно, из жизненного цикла Caryophyllaeidea полностью выпадает фаза плероцеркоида.

У представителей рода *Archigetes* сохранился лишь один хозяин — олигохеты. В целоме последних обитают половозрелые особи, сохраняющие церкомер и внешне почти не отличающиеся от процеркоидов остальных гвоздичников. Перед откладкой яиц черви выходят во внешнюю среду через разрыв стенки тела хозяина. Завершив

кладку, они погибают. Следовательно, у этого паразита половозрелая особь является неотеническим процеркоидом.

Интересная особенность *Archigetes*: у него, с одной стороны, развиваются на тегументе прикрепительные микротрихии, которые считают очень важной адаптацией взрослых цестод, служащей для фиксации их в кишечнике хозяина (процеркоиду, паразитирующему в полости тела, они не нужны), а с другой, их церкомер, редуцирующийся у взрослых цестод отряда Pseudophyllidea, здесь служит вместилищем желточников.

Как упоминалось выше, у представителей отряда Cyclophyllidea, кроме ряда адаптаций к упрощению жизненного цикла (рис. 124), появилась способность к бесполому размножению в личиночном состоянии. В результате возникла целая иерархия так называемых ларвоцист. Самыми примитивными в этом ряду морфологических типов являются цистицеркоиды, свойственные ряду семейств. Цистицеркоид состоит из длинного церкомера, снабженного тремя парами эмбриональных крючьев и вздутой пузыревидной части. Самый передний конец, несущий зачаточный сколекс, ввернут в это расширение. У некоторых представителей семейства Hymenolepididae от общего церкомера отпочковывается несколько цистицеркоидов.

У Cyclophyllidea известны личинки округлой или овальной формы, лишенные обособленного церкомера. В простейших случаях она имеет паренхиматозное строение. Передний конец тела личинки, снабженный крючьями и присосками, впячивается внутрь и оказывается погруженным вглубь паренхимы.

Чаще встречаются так называемые финки или «пузырчатые глисты». У них в процессе превращения онкосферы в ларвоцисту образуется обширная полость. Существуют несколько разных типов финок, отличающихся друг от друга по степени развития пузыря и количеству формирующихся в них сколексов. Обычны ларвоцисты типа цистицерка. Они свойственны наиболее распространенным паразитам человека — свиному (*Taenia solium*) и бычьему (*Taeniarhynchus saginatus*) цепням. Зрелая личинка принимает шаровидную или овальную форму. Внутри нее образуется обширная полость. На одном из полюсов сохраняются три пары личиночных крючков. На противоположном появляется глубокое впячивание, на дне которого закладывается сколекс.

В ряде случаев на внутренней поверхности пузыря закладывается не один, а множество сколексов, каждый из которых впоследствии даст начало отдельной стробиле. Благодаря этому из одной онкосферы развивается большое число паразитов. В наиболее простом случае это наблюдается у *Multiceps multiceps*, ларвоцисты которого называются ценуры.

Сложно устроенные личинки называются эхинококки (род *Echinococcus*). Эти ларвоцисты достигают иногда крупных размеров. Снаружи они одеты соединительнотканной капсулой, образующейся за счет тканей хозяина. Собственно стенки пузыря построены из нескольких отличающихся по своей структуре и функции слоев. Самый внутренний называется герминативным. Разрастаясь, он дает начало небольшим замкнутым полостям — выводковым капсулам, в которых закладываются сколексы (их иногда называют протосколексами). От этого слоя отпочковываются и более крупные образования — дочерние пузыри. В них также образуются выводковые камеры с протосколексами. Так внутри эхинококка развивается огромное количество головок, каждая из которых в дефинитивном хозяине даст начало отдельной стробиле (рис. 125).

Личинки типа альвеококка, в отличие от эхинококка, отпочковываются не от внутренней, а от наружной поверхности материнской оболочки. В результате возникают довольно крупные скопления плотно прилегающих друг к другу пузырей, в которых развиваются протосколексы.

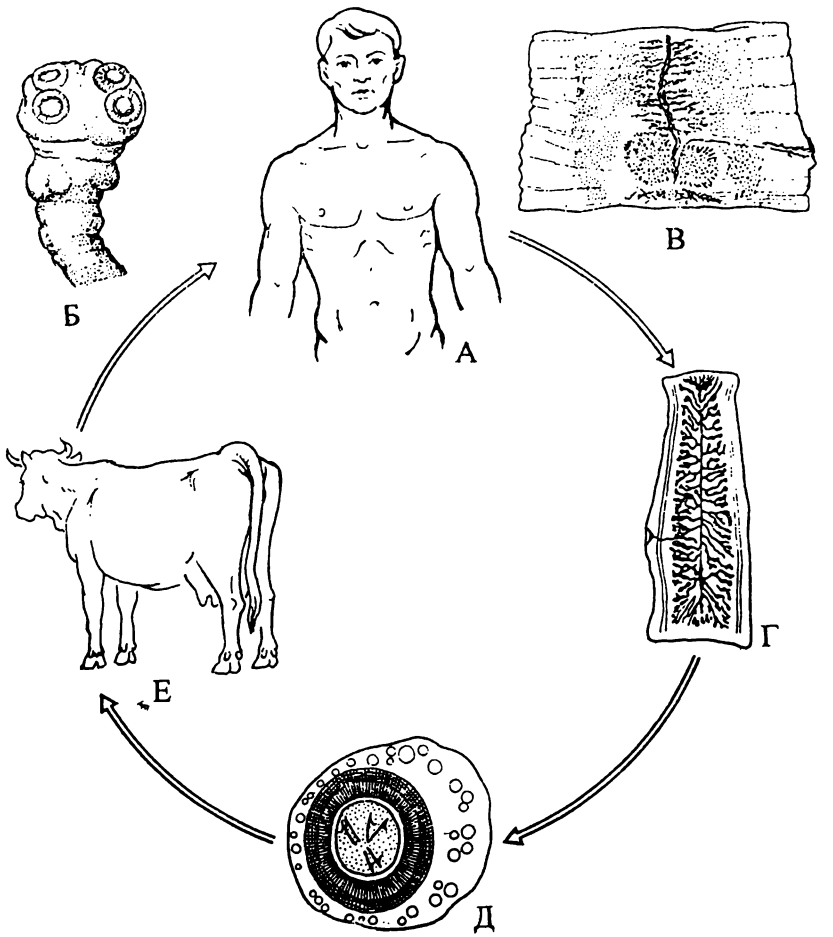


Рис. 124. Жизненный цикл бычьего солитера (*Taeniarhynchus saginatus*) (Гинецинская, Добровольский, 1978):
А – дефинитивный хозяин человек; Б — сколекс; В — гермафродитный членик; Г — перезрелый членик; Д — яйцо; Е — промежуточный хозяин, зараженный финками (крупный рогатый скот)

В кишечнике дефинитивного хозяина под действием пищеварительных ферментов сколекс выворачивается наружу. В зоне роста начинается закладка члеников. У цестод не все тело личинки принимает участие в образовании организма взрослой особи. Как правило, отбрасывается церкомер (у цистицеркоидов) или же участки, в состав которых церкомер входит, в частности пузырь ларвоцист, несущий на заднем конце личиночные крючья.

Своеобразие строения тела цестод и особенности их жизненного цикла породили две точки зрения, объясняющие возникновение стробилы. Согласно одной из них членистое тело цестод возникло в результате недоведенного до конца бесполого размножения и, следовательно, представляет собою своеобразную колонию. Эта точка зрения получила название гипотезы полизоичности.

Сторонники гипотезы монозоичности считают, что расчлененное тело ленточных червей не колония, а целостный организм. «Членистость» же возникает вторич-

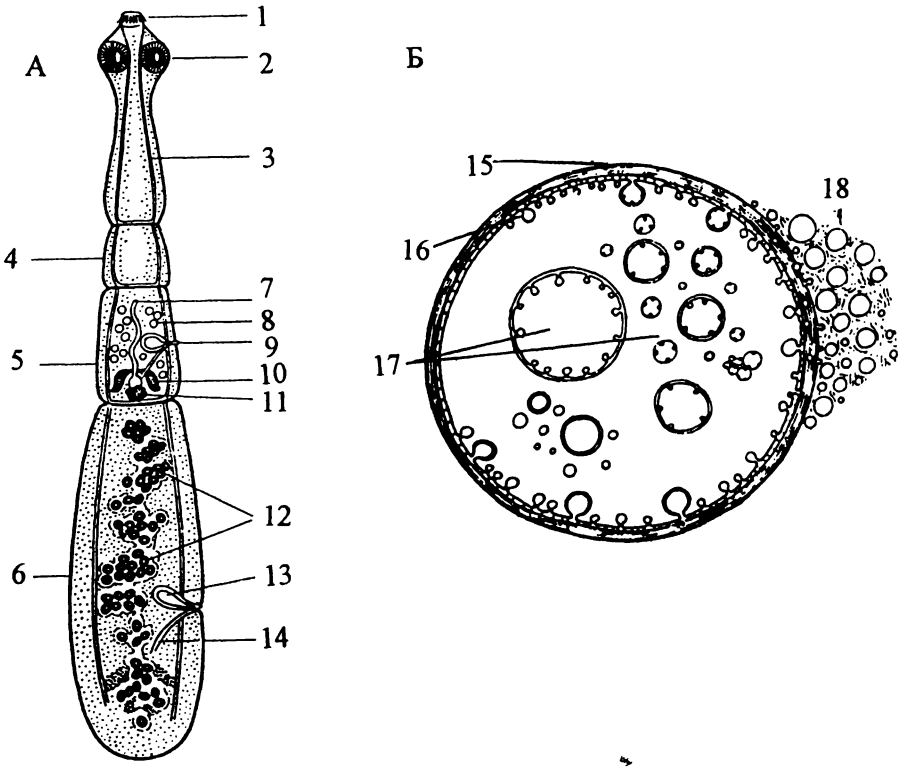


Рис. 125. Echinococcus granulatus (Odening, 1993):
А — взрослый червь (длина 1–1, 5 мм); Б — схема строения ларвацисты эхинококка:
1 — крючки сколекса; *2* — присоски сколекса; *3* — канал экскреторной системы; *4* — незрелая проглоттида; *5* — проглоттида в стадии мужской половой зрелости; *6* — проглоттида со зрелыми яйцами; *7* — матка; *8* — семенник; *9* — половое отверстие с циррусом; *10* — яичник; *11* — желточник; *12* — зрелые яйца; *13* — циррус; *14* — влагалище; *15* — зона эндогенного образования ларвацист; *16* — внутреннее почкование протосколексов из стенки материнского пузыря; *17* — свободные дочерние пузыри с протосколексами; *18* — зона экзогенного образования дочерних пузырей

но как реакция на поселение в кишечнике хозяина. Увеличение количества половых комплексов рассматривается как проявление действия «закона большого числа». Подтверждением этой гипотезы служит строение нервной и выделительных систем, которые у цестод морфологически и функционально всегда едины.

Однако имеются серьезные доводы и в пользу полизоичности. К ним относится то, что бесполое размножение в виде поперечного почкования встречается еще у некоторых турбеллярий и даже книдарий (полиподиум). В результате образуются цепочки особей (например, у турбеллярий рода *Microstomum*). У цестод, относящихся к разным таксономическим группам, наблюдаются все переходы от образования цепочек, очень похожих на цепочки особей у турбеллярий, до отторжения паразитом уже отмирающих проглоттид. У некоторых цестод отторгается неполовозрелый членик, образующий вторичный сколекс и затем ведущий активный образ жизни.

Показательно то, что одни и те же факты сторонники этих двух точек зрения объясняют с разных позиций. Так, нерасчлененность тела у ремнецов (род *Ligula*) сторонники полизоичности объясняют потерей способности к разделению на членики

и исчезновением даже границ между члениками. Сторонники же монозоичности, напротив, полагают, что еще до расчленения тела цестод на проглоттиды в нем образовался продольный ряд половых аппаратов, в результате чего и возник план строения тела, наблюдаемый у ремнецов. Уже позднее соответственно каждому половому аппарату обособился и участок тела в виде членика, все же отвечающий не целой особи, а ее части (правда, эта предполагаемая примитивность противоречит явно вторичному упрощению жизненного цикла ремнецов). Вероятно, как это часто бывает, отчасти правы и те и другие и вопрос о поли- или монозоичности должен решаться отдельно в каждом конкретном случае.

В настоящий период существования биосферы цестоды переживают явный биологический прогресс, о чем свидетельствуют данные об их распространении среди животных разных групп. Лентецы встречаются среди представителей пяти классов позвоночных животных и распределяются по количеству видов червей в каждом классе в следующем порядке: наибольшее количество у птиц, затем следуют млекопитающие, хрящевые и костные рыбы, рептилии и амфибии. Однако при анализе распределения крупных таксонов цестод на первое место выходят хрящевые рыбы (пять отрядов), затем костистые рыбы (четыре отряда), далее следуют амфибии, рептилии, птицы (в каждом классе по три отряда) и, наконец, млекопитающие (три отряда).

Распределение различных отрядов цестод по крупным таксонам их хозяев позволяет сделать вывод, что именно хрящевые рыбы служат исходной группой для цестод. Теперь известно, что цестоды существуют по крайней мере с каменоугольного периода (350–285 млн лет назад), о чем говорит находка ископаемой акулы этого периода, в кишечнике которой с помощью сканирующего микроскопа обнаружили яйца цестод. Тогда же возникли моногенеи и гирокотилиды, которые явно имеют общего предка с цестодами.

Многие ленточные черви служат причиной тяжелых, а иногда и просто опасных для жизни заболеваний, называемых цестодозами. В одних случаях наиболее патогенны взрослые черви, паразитирующие в кишечнике, в других — личиночные стадии. Среди тех и других есть виды, поражающие и человека.

Одним из наиболее распространенных паразитов, особенно приуроченных к бассейнам рек, является лентец широкий (*Diphyllobotrium latum*, семейство Diphyllobotriidae, отряд Pseudophyllidea — см. рис. 123). Длина стробилы в среднем составляет около 10 м. Сколекс вытянут в длину и несет две щелевидные ботрии. Половые органы полностью сформированы, начиная с 60–70-го члеников. Сильно извитая и заполненная яйцами матка образует характерную розетковидную фигуру. Срок жизни этих паразитов может достигать 20 и более лет. Обычно в кишечнике человека обитает один или в крайнем случае несколько особей.

Развитие корацидия осуществляется в воде. При оптимальной температуре формирование зародыша продолжается 2–3 недели. Яйца могут перезимовать в водоеме. Вылупившийся корацидий должен быть проглочен промежуточным хозяином (рачки из отряда Copepoda: рода *Diaptomus*, *Acanthodiaptomus*, *Cyclops*, *Eudiaptomus* и др.). В полости тела рачка из онкосферы, заключенной в корацидии, развивается процеркоид. Через 2–3 недели он становится инвазионным. Вторыми промежуточными хозяевами *D. latum* служат различные виды хищных рыб: ерш, налим, окунь, щука и т. д. Процеркоиды из кишечника мигрируют в различные внутренние органы и мускулатуру хозяина и превращаются в плероцеркоидов, достигающих 1–3 (реже 5) см в длину. Передний конец тела несет у них хорошо выраженные ботрии. Инвазионным для человека плероцеркоиды становятся в возрасте 4–5 недель.

Жизненный цикл может усложняться за счет появления резервуарных хозяев, которыми также становятся хищные рыбы: крупные окуни, щуки и т. п. Они заражаются, поедая мелких уже зараженных хищников. Личинки при этом мигрируют

в мускулатуру и внутренние органы нового для них хозяина. Паразиты способны очень долго сохранять свою жизнеспособность и инвазионность. Благодаря этому в тканях резервуарных хозяев может накапливаться большое количество плероцеркоидов. Окончательными хозяевами, кроме человека, могут служить различные рыбоядные хищники. Благодаря этому могут существовать и природные очаги, играющие известную роль в распространении дифиллоботриоза.

Часто паразиты вызывают лишь слабое кишечное расстройство. Однако во многих случаях наблюдается тяжелое течение болезни. Это обусловлено комплексом факторов. Сюда входят и механическое раздражение слизистой кишечника, и реакция организма на продукты метаболизма червей. Может развиваться авитаминоз в результате усиленного потребления паразитом витаминов (особенно B_{12}), содержащихся в пище, прекращения биосинтеза фолиевой кислоты и уменьшения количества витамина С. У больного из-за этого развивается сильная анемия.

Главным источником распространения паразитов служит человек. Заражение промежуточных хозяев становится возможным благодаря попаданию необезвреженных сточных вод в водоемы. Наиболее часто дифиллоботриоз распространен там, где сохранился обычай употребления в пищу сырой или полусырой, плохо прожаренной рыбы, малосольной щучьей икры.

Дифиллоботриоз известен главным образом северных странах и странах с умеренным климатом. Он отмечается в Северной Америке, Ирландии, Исландии, странах северной Европы. Зарегистрированы заболевания в некоторых районах Южной Америки и Восточной Австралии. В нашей стране он встречается преимущественно в северных районах европейской части, в Сибирыи и на Дальнем Востоке.

К распространенным заболеваниям человека относятся и так называемые тениадозы: тениаринхоз, вызываемый бычьим цепнем (*Taeniarhynchus saginatus* – см. рис. 120) и тениоз – возбудитель свиной солитер (*Taenia solium*) (оба – из семейства Taeniidae, отряд Cyclophyllidea).

Taeniarhynchus saginatus – крупные черви, длина которых колеблется в пределах 4–10 м. Сколекс несет только четыре присоски; вооружение отсутствует. Яичник двулопастный. Матка в перезрелых члениках несет 17–35 узких боковых ветвей (см. рис. 124).

Перезрелые членики *T. saginatus* отрываются от стробилы поодиночке. Проглоттиды, попав во внешнюю среду, некоторое время еще сохраняют способность к передвижению по субстрату, рассеивая при этом яйца. Промежуточным хозяином для цепня служит крупный рогатый скот. В кишечнике животных онкосферы освобождаются от яйцевых оболочек, проникают в кровеносную систему и током крови разносятся по организму хозяина. Личинки обычно оседают в мускулатуре (фасции скелетных мышц, сердечная мышца, жевательные мышцы, мышцы языка и т. д.). Превращение онкосферы в цистицерк занимает около 4–5 месяцев. Зрелая финка достигает 4–10 мм в поперечнике. В возрасте 8–9 месяцев личинки дегенерируют и погибают. Человек заражается при употреблении в пищу мяса зараженных животных, содержащее жизнеспособные ларвоцисты. Развитие гермафродитных особей до начала продуцирования ими яиц продолжается около 3 месяцев.

Единственным источником заражения является человек. Выделяемые во внешнюю среду яйца очень устойчивы к неблагоприятным факторам и легко перезимовывают под снегом, сохраняя свою инвазионность. Разносимые со сточными, паводковыми или талыми водами, яйца могут вместе с кормом (сеном, травой и т. п.) попасть к скоту. Особенно велика опасность рассеивания яиц больными людьми на животноводческих фермах и в индивидуальных хозяйствах. Заражение человека происходит при употреблении в пищу плохо термически обработанного мяса.

Тениаринхоз встречается практически во всех странах мира. Особенно часто от него страдает население Африки, Азии и Австралии.

Taenia solium от бычьего цепня отличается несколько меньшими размерами стробилы (в среднем 2–3 м). Сколекс несет четыре присоски и короткий хоботок, вооруженный двумя рядами крючьев. Яичник *T. solium* трехлопастной. В перезрелых члениках матка образует 7–12 пар толстых боковых ветвей.

Выведение яиц во внешнюю среду осуществляется при отделении от стробилы обрывков, состоящих из нескольких перезрелых члеников. Они неподвижны. Яйцо одето толстой защитной оболочкой и весьма устойчиво к действию факторов внешней среды.

Главным промежуточным хозяином служат свиньи, значительно реже ими могут быть и другие животные (собаки, кошки и т. п.). Возможно заражение человека и личиночными стадиями.

Онкосферы в просвете кишечника быстро освобождаются от эмбриофора, внедряются в слизистую и с током крови разносятся по телу хозяина. Паразиты локализуются практически во всех тканях и органах, предпочитая, однако, фасции — межмышечную соединительную ткань. Формирование цистицерка заканчивается через 60–70 дней после заражения. В плотной мышечной ткани личинки, как правило, имеют размеры 5–8 мм, тогда как в мягких паренхиматозных органах они сильно разрастаются (до 1,5 кг), не встречая сопротивления окружающих тканей. В кишечнике человека — дефинитивного хозяина — ларвоцисты дают начало гермафродитной стробиле.

Главная опасность тениоза состоит не в тех нарушениях здоровья, которые обычны при заражении крупными лентецами, а в аутоинвазии, так как человек может выступать не только дефинитивным, но и промежуточным хозяином. Заражение человека финками T. solium, получившее название цистицеркоза, может осуществляться двумя путями.

Во-первых, в результате проглатывания рассеиваемых во внешней среде яиц. Интенсивность инвазии в таких случаях обычно не бывает высокой.

Во-вторых, очень часто имеет место самозаражение. Его последствия могут быть очень тяжелыми. Отторгаемые от стробилы цепочки из нескольких проглоттид выводятся во внешнюю среду вместе с фекалиями. При рвотах, которые бывают обычны при тениозах, такие участки стробилы могут попасть в желудок. Здесь под действием желудочного сока происходит массовое вылупление онкосфер, которые прободают слизистую и разносятся с током крови по всему телу, вызывая множественные поражения. Развитие личинок в подкожной клетчатке и мускулатуре, как правило, не вызывает серьезных последствий и проходит незамеченным, или же вызываемые ими боли трактуются как ревматизм. Опасно попадание личинок в головной и спинной мозг и глаза, но именно в этих органах они локализуются чаще всего. Очень часто цистицеркоз заканчивается летально.

Очень широко распространен, особенно среди детей, гименолепидоз, вызываемый карликовым цепнем (*Hymenolepis nana*). Это сравнительно мелкие цестоды, длина стробилы которых едва превышает 4–5 см. Сколекс несет четыре присоски и подвижный хоботок, вооруженный венчиком крючьев. Количество члеников в стробиле колеблется от 100 до 200. Матка неразветвленная, мешковидной формы.

Жизненный цикл карликового цепня протекает в одном человеке, который одновременно выполняет функции и промежуточного, и дефинитивного хозяина. Выходящие во внешнюю среду яйца сохраняют свою жизнеспособность всего лишь в течение нескольких часов. Человек заражается, проглатывая инвазионные яйца. В тонком кишечнике онкосферы освобождаются от защитных оболочек и внедряются в ворсинки. В последних они превращаются в цистициркоидов, которые через некоторое время выходят из слизистой обратно в просвет кишечника. Здесь личинки претерпевают последний этап метаморфоза и дают начало взрос-

лым червям. Следовательно, у этой цестоды полностью исчезает промежуточный хозяин.

Очень опасными цестодозами являются заболевания, вызываемые не стробилярными, а личиночными стадиями (финками). Среди них по широте распространения и исключительной патогенности выделяются эхинококкоз и альвеококкоз.

Echinococcus granulosus — специфический паразит собаки и диких представителей семейства Canidae — один из самых мелких ленточных червей (см. рис. 125). Стробила, длина которой не превышает 8 мм, состоит из 3–4 члеников. Сколекс снабжен четырьмя присосками и хоботком, несущим два венчика крючьев. За относительно короткой шейкой располагается первый — незрелый — членик. Второй и третий членики обычно содержат функционирующую половую систему. Четвертый членик — перезрелый. В нем располагается матка, образующая неправильной формы ответвления и заполненная сформированными яйцами.

Перезрелые членики, выходящие во внешнюю среду вместе с фекалиями, подвижны. Они способны передвигаться на расстояние до 25 см, выделяя во внешнюю среду содержащиеся в них яйца через разрывы оболочек.

Круг промежуточных хозяев *E. granulosus* очень широк. Это практически все домашние и дикие копытные животные, сумчатые и некоторые грызуны. Кроме того паразиты могут развиваться в человеке.

В пищеварительном тракте онкосферы освобождаются от яйцевой оболочки и внедряются в слизистую. Чаще всего они попадают в печень, где и начинают развитие личинки, называемые также гидатидой. Паразиты могут локализоваться и в других органах, но это наблюдается значительно реже. Второе место по частоте поражений занимают легкие. Личинки бывают очень крупные, до 15 см в поперечнике. Материнский пузырь содержит большое количество дочерних пузырей, выводковых капсул и отдельных протосколексов (рис. 125 Б). Протосколексы, количество которых в полостной жидкости может быть очень велико, образуют так называемый «гидатидный песок». Заражение дефинитивного хозяина происходит при поедании инвазированного мяса. При этом количество проглоченных сколексов бывает так велико, что это обеспечивает высокую интенсивность инвазии — множественный эхинококкоз.

Человек в жизненном цикле эхинококка служит факультативным хозяином. На ранних стадиях развития паразита заболевание протекает бессимптомно. Появление первых клинических признаков, характер которых зависит в первую очередь от локализации пузыря в том или ином органе, часто отделено от момента заражения периодом в несколько месяцев, а иногда и лет.

Патогенность эхинококка обусловливается его воздействием на обмен веществ хозяина, что приводит к аллергическим реакциям и механическим воздействием паразита на окружающие ткани. Серьезные осложнения наступают при разрыве пузыря или разрушении погибших и нагноившихся личинок. Первое, как минимум, может привести к возникновению большого количества новых пузырей, а также к гибели больного от шока или гнойного перитонита.

Эхинококкоз чаще встречается в странах с развитым пастбищным животноводством (Австралия, Новая Зеландия, некоторые районы Северной Африки и т. д.). В нашей стране он приурочен главным образом к южным районам.

☐ НАДКЛАСС GNATHOSTOMULARIA

☐ Класс Gnathostomulida

Первый представитель гнатостомулид был описан только в 1956 году. Такое позднее открытие объясняется не тем что они редки: их может быть до 600 000 особей в 1 куб. м. Это вызвано тем, что гнатостомулиды — крошечные (менее 1 мм в длину

прозрачные черви с нежным легко деформируемым телом, — обитатели интерстициальных пор, то есть мельчайших пространств между частицами грунта (рис. 126).

Обитание в таких условиях наложило свой отпечаток на этих червей, которые сочетают в своем строении признаки очень большой примитивности с узкой специализацией к своей экологической нише. Свой отпечаток наложило, видимо, и возвращение к микрофагии.

Как говорилось выше, многоклеточные животные, как новый уровень индивидуальности, возникли в связи с переходом к макрофагии. Возврат к протозойным объектам питания мог произойти только на другом уровне адаптаций (своеобразный вариант закона Долло — необратимости эволюции). Невозможность фагоцитоза на организменном уровне привела к появлению оригинального челюстного аппарата гнатостомулид (рис. 126, *1*).

Гнатостомулиды билатерально симметричны, имеют сильно вытянутое тело (его длина в 10 и более раз превышает ширину), слабо сплющенное в дорсовентральном направлении. Ротовое отверстие лежит на брюшной стороне тела вблизи его переднего конца, который или образует слегка расширенную лопасть — «головную шапочку», состоящую из кожного эпителия, у основания которой снизу и расположено ротовое отверстие, или сильно вытянутое образование, более узкое, чем большая часть тела, лежащая позади ротового отверстия. Этот предротовой отдел называется «рострум».

Покровы тела гнатостомулид образованы не ресничным, как у турбеллярий, а жгутиковым эпителием. Это значит, что каждая эпителиальная клетка несет лишь единственный жгутик. Вернее, единственную ресничку. Жгутики выполняют движения, при которых возникает сила, действующая вдоль оси жгутика, то есть это аналог пропеллера. Реснички же — весла, и при их работе возникает сила, перпендикулярная оси реснички. Этому обстоятельству некоторыми исследователями (Иванов, Мамкаев, 1973) придается глубокий филогенетический смысл, так как «жгутиковый» эпидермис характерен лишь для личинок беспозвоночных: паренхимул и амфибластул губок, планул книдарий. Следовательно, считают эти авторы, такое строение покровов восходит к кинобласту гипотетической Фагоцителлы.

С другой стороны, как отмечают те же авторы, эпителий гнатостомулид имеет явно вторичные признаки: он подстелен базальной мембраной и лишен эпителиально-мускульных клеток. Вероятно, все же это разли-

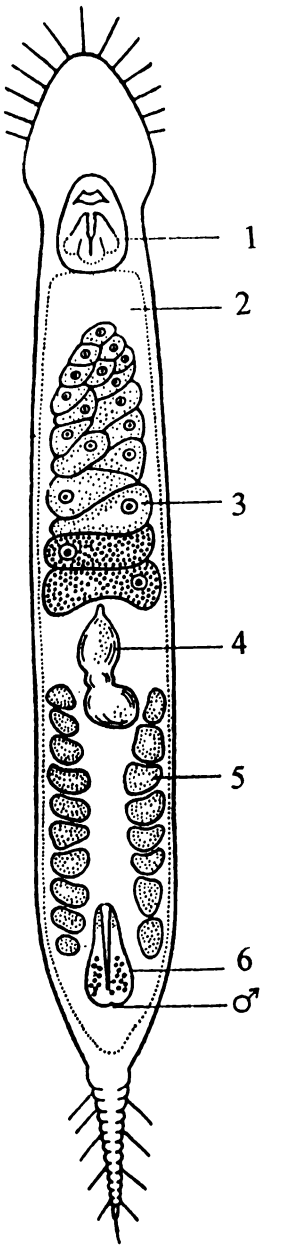


Рис. 126. Класс Gnathostomulida. Схема строения тела *Gnathostomula paradoxa*. Длина 0,7 мм (Odening, 1993):
1 — глотка с челюстным аппаратом; *2* — средняя кишка; *3* — яичник; *4* — половая бурса; *5* — семенник; *6* — копуляторный орган самца

чие объясняется конкретными адаптивными особенностями локомоции гнатостомулид и турбеллярий. Действительно, многоресничные клетки покровов турбеллярий приспособлены к передвижению по твердому субстрату, выстеленному тонким слоем выделяемой червями слизи. От нее турбеллярии и отталкиваются. Реснички гнатостомулид служат веслами и «шестами» для плавания между песчинками и отталкивания от них. Поэтому данный движитель мог возникнуть конвергентно с движителем личинок Metazoa.

Факт отсутствия эпителиально-мускульных клеток свидетельствует о полном завершении обособления кожно-мускульного мешка от эпидермиса. Но его поперечно исчерченные волокна лежат в периферических слоях паренхимы. Количество их невелико. Они образуют 3–4 пары продольных мышц.

Глотка гнатостомулид напоминает pharinx simplex — простую глотку турбеллярий. Ее характерной чертой является то, что ткани глотки не изолированы от окружающей паренхимы. Однако в отличие от турбеллярий в глотке гнатостомулид развиваются кутикулярные (хитиноидные) челюсти. Они образованы базальной пластиной и парой челюстей с зазубренными рабочими краями. Глотку окружает поперечно-полосатая мускулатура, а внутренняя глоточная мускулатура, непосредственно обеспечивающая работу челюстей, состоит из трех овальных мускульных сумок, или луковиц, прикрепляющихся к челюстям.

Кишечник у гнатостомулид рабдоцельного типа. Выделительная система упрощена и представлена простыми двуклеточными протонефридиями, напоминающими эпидермис тем, что их терминальные клетки несут только одну ресничку.

Нервная система гнатостомулид лежит целиком в эпидермисе, прослеживаясь лишь как тонкий слой его базальной части. По своей структуре она приближается к плексусу. На переднем конце тела, там, где кожный эпителий утолщается, образуя упоминавшуюся выше «головную шапочку», вся ее базальная часть превращается в объемистый нервный центр. Это объясняют наличием на переднем конце тела многочисленных осязательных пучков, парных ресничных ячеек и связанных с ними нервных клеток.

Однако у гнатостомулид (например, у *Pterognathia*) описаны и внутренняя нервная система ортогонального типа. У некоторых форм в передней части тела имеется статоцист.

Гнатостомулиды — синхронные гермафродиты, то есть мужские и женские гонады у них созревают одновременно. Желточники отсутствуют. Гонады лежат в средней части тела над кишечником. Яичник расположен впереди семенников. Он обширен и его герминативная зона приурочена к передней части, благодаря чему размеры яиц увеличиваются спереди-назад. Во всяком случае, у некоторых гнатостомулид за цикл размножения созревает лишь одно относительно крупное яйцо.

Семенники многочисленны, располагаются двумя рядами маленьких пузырьков по бокам задней части тела. У ряда гнатостомулид между последними пузырьками лежит вытянутый стилетовидный копулятивный орган, с помощью которого семя, видимо, через разрушенные им покровы полового партнера попадают в бурсу – семяприемник. У снабженных совокупительным органом гнатостомулид спермии очень своеобразны. Они имеют вид округлых клеток без жгутов, но с пучком многочисленных «ножек». Предполагают, что некоторые гнатостомулиды в течение жизни проходят превращение от бесполой питающейся стадии до половозрелой непитающейся.

Дробление яйца спиральное, развитие прямое, без личинки.

В настоящее время описано около 100 видов, которые подразделяются на два отряда: Filospermoidea с длинным рострумом, но без парных сенсорных органов, пениса или семяприемника, и более короткие Bursovaginoidea без удлиненного рострума, но с парными сенсорными щетинками, ресничками на переднем конце тела, с пенисом и бурсой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. Н. Класс ресничных червей (Turbellaria) // Руководство по зоологии. М.; Л., 1937. Т. 1. С. 268–370.
2. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Советская наука, 1944. 490 с.
3. Беклемишев К. В. Зоология беспозвоночных. Курс лекций. Изд. Моск. ун-та, 1979. 187 с.
4. Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1957. 509 с.
5. Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 410 с.
6. Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Частная паразитология. Паразитические простейшие и плоские черви. М.: Высш. школа, 1978. Ч. 1. 303 с.
7. Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Частная паразитология. Паразитические черви, моллюски и членистоногие. М.: Высш. школа, 1978. Ч. 2. 292 с.
8. Дробышева И. М. Камбиальность эпидермиса у турбеллярий // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1991. Т. 241. С. 53–87.
9. Галактионов К. В., Добровольский А. А. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука, 1987. 192 с.
10. Добровольский А. А., Галактионов К. В., Мухамедов Г. К., Синха Б. К., Тихомиров И. А. Партеногенетические поколения трематод // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 1983. Т. 82, вып. 4. 107 с.
11. Дубинина М. Н. Паразитические черви класса Amphillinida (Plathelminthes) // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1982. Т. 100. 144 с.
12. Захваткин Ю. А. К вопросу о происхождении многоклеточных // Вопросы эволюционной морфологии животных. Казань: Изд. КГУ, 1979. С. 97–106.
13. Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria). Их происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1973. 221 с.
14. Иванов А. В. О современной системе Plathelminthes // Зоол. ж. 1991. Т. 70, вып. 8. С. 5–14.
15. Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви. Их происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1973. 221 с.
16. Иоффе Б. И. Строение темноцефалид и морфологические изменения при переходе к паразитизму у плоских червей // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 3. С. 209–218.
17. Иоффе Б. И. Морфологические закономерности эволюции нервной системы плоских червей: анатомические варианты ортогона и их связь с формой тела // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1991. Т. 241. С. 87–125.
18. Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука, 1988. 165 с.
19. Мамкаев Ю. В. О гистологической организации пищеварительной системы турбеллярий // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 84. С. 13–24.
20. Мамкаев Ю. В. Морфологиче ская характеристика протонефридиальной системы турбеллярий // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 195. С. 84–102.
21. Мамкаев Ю. В. О морфологических основах системы плоских червей // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1991. Т. 241. С. 3–25.
22. Маркосова Т. Г. Электронно-микроскопические исследования эндоцитоза и внутриклеточного пищеварения в эпидермальных клетках *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela) // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 195. С. 26–35.
23. Попова Н. В., Мамкаев Ю. В. О типах сенсилл у бескишечных турбеллярий // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 167. С. 85–89.
24. Порфирьева Н. А. Фауна планарий озера Байкал. Изд. Казанского гос. ун-та. 1973. 190 с.
25. Порфирьева Н. А., Дыганова Р. Я. Планарии европейской части СССР. Изд Казанского гос. ун-та. 1987. 189 с.
26. Райкова О. И. О филогенетическом значении ультраструктурных признаков турбеллярий // Тр. ЗИН АН СССР. Л.: Наука, 1991. Т. 241. С. 26–52.
27. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Морфология, систематика, филогения гельминтов. М.: Наука, 1970. Т. I. 491 с.

28. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Биология гельминтов. М.: Наука, 1972. Т. II. 515 с.
29. Benazzi M. Cura pinguis offers an utmostexample of iteroparity in the reproductive biology of planarians: first numerical data // Rendiconti Lincet. Sci. fis. e natur. 1991. Vol. 2, № 4. P. 437–439.
30. Blackshaw R. P. Studies on *Artioposthia triangulata* (Dendy) (Tricladida: Terricola), a predator of earthworms // Ann. Appl. Biol. 1990. Vol. 114, № 1. P. 169–176.
31. Blackshaw R. P. The effect of starvation on size and survival of the terrestrial planarian *Artioposthia triangulata* (Dendy) (Tricladida: Terricola) // Ann. Appl. Biol. 1990. Vol. 114, № 1. P. 169–176.
32. Hartwich G. Stamm Plathelminthes Plattwürmer // Urania Tierreich. Wirbellose Tiere. 1. 1967. Urania-Verlag. S. 183–251.
33. Jones H. D., Darlington J. P. E., Newson R. M. A new species of land planarian preying of termites in Kenya (Plathelminthes: Tricladida: Terricola) // J. Zool. 1990. Vol. 220, № 2. P. 249–256.
34. Odening K. 7. Stamm Plathelminthes. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose Tiere. 2. Teil: Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelminthes, Nemertini, Entoprocta, Nemathelminthes, Priapulida // Gustav Fischer Verlag. Jena. 1993. S. 341–442.
35. Oki I., Tamura S., Ito H., Nagai Y., Ogura K., Shimabukuro I., Tchinone F., Katsumata H., Kaneda M., Kawakatsu M. An extensive occurence of a land planarian, *Platydemus manokwari*, in Okinawa Islands, Japan // Zool. Sci. 1991. Vol. 6. P. 1200.

Часть 3

ЧЕРВИ

СОДЕРЖАНИЕ ЧАСТИ 3

Общая характеристика первичнополостных червей ... 343
Надтип Aschelminthes ... 345
Тип Nemathelminthes ... 345
Класс Gastrotricha ... 346
Класс Nematoda ... 350
Морфология и анатомия ... 350
Систематика и филогения нематод ... 368
Тип Cephalorhyncha ... 374
Класс Kinorhyncha ... 375
Класс Loricifera ... 381
Класс Priapulida ... 383
Класс Nematomorpha ... 389
Заключение ... 395
Тип Rotatoria ... 396
Самки ... 396
Форма тела и его расчленение ... 396
Анатомия ... 401
Самцы ... 412
Биология размножения коловраток ... 413
Экология коловраток ... 415
Систематика коловраток ... 417
Класс Bdelloidea ... 417
Класс Monogononta ... 417
Отряд Ploima ... 417
Отряд Floscullariacea ... 418
Отряд Collothecacea ... 418
Класс Seisonidea ... 418
Филогения ... 418
Тип Acanthocephales ... 420
Систематика ... 429
Отряд Eoacanthocephala ... 429
Отряд Palaeacanthcephala ... 430
Отряд Archiacanthocephala ... 430
Филогения ... 430
Заключение к разделу о первичнополостных червях ... 431
Тип Entoprocta ... 432
Систематика ... 436
Отряд Solitaria ... 436
Отряд Coloniales ... 436
Тип Cycliophora Funch ... 436
Тип Nemertini ... 440
Систематика ... 454
Класс Anopla ... 454
Отряд Palaeonemertini ... 454
Отряд Heteronemertini ... 454
Класс Enopla ... 455
Отряд Hoplonemertini ... 455
Отряд Bdellomorpha ... 455
Филогения ... 456
Литература ... 457
Раздел Coelomata. Общая характеристика ... 459
Надтип Polymera ... 462
Тип Annelida ... 462
Подтип Aclitellata ... 462
Класс Polychaeta ... 462
Общая характеристика полихет ... 462
Покровы ... 468
Мускулатура ... 469
Целом ... 470
Пищеварительная система ... 472
Кровеносная система ... 475
Органы дыхания ... 476
Экскреторная система ... 476
Нервная система и органы чувств ... 479
Репродуктивная система ... 482
Размножение ... 483
Эмбриональное развитие ... 485
Экология ... 488
Систематика ... 491
Класс Myzostomida ... 492
Отряд Proboscidea ... 496
Отряд Pharyngidea ... 496
Подтип Clitellata ... 497
Класс Oligochaeta ... 497
Покровы тела ... 498
Мускулатура ... 499
Полость тела (целом) ... 500
Пищеварительная система ... 501
Кровеносная система ... 503
Респираторные органы ... 504
Экскреторная система ... 504
Нервная система и органы чувств ... 504
Половой аппарат ... 505
Экология ... 506
Систематика ... 508
Отряд Plesiopora plesiotheca ... 508
Отряд Plesiopora prosotheca ... 508
Отряд Prosopora ... 508
Отряд Opisthopora ... 508
Класс Hirudinea ... 508
Покровы ... 510
Мезенхима тела ... 510
Мускулатура ... 511
Кровеносная система ... 512
Целом ... 512
Пищеварительный аппарат ... 514
Экскреторная система ... 514
Нервная система и органы чувств ... 515
Половой аппарат и размножение ... 517
Систематика ... 517
Acanthobdelliformes ... 517
Rhynchobdelliformes ... 518
Gnathobdelliformes ... 518
Pharyngobdelliformes ... 518
Экология ... 519
Тип Pogonophora ... 520
Общая характеристика типа ... 522
Класс Oweniida ... 522
Класс Pogonophora ... 527
Отделы тела ... 527
Щупальцевый аппарат ... 530
Покровы ... 531
Мускулатура ... 533
Нервная система и органы чувств ... 534
Целом и его производные ... 534
Выделительные органы ... 535
Кровеносная система ... 536
Питание Pogonophora ... 537
Репродуктивная система ... 537
Экология ... 538
Класс Vestimentifera ... 539
Отделы тела ... 540
Щупальцевый аппарат ... 544
Покровы ... 545
Мускулатура ... 546
Нервная система ... 547
Целом и его производные ... 548
Кровеносная система ... 549
Питание вестиментифер ... 551
Выделительная система ... 552
Репродуктивная система ... 553
Экология ... 555
Систематика ... 556
Литература ... 556

Общая характеристика первичнополостных червей

Третья часть учебного пособия по зоологии беспозвоночных целиком посвящена червеобразным животным. Слово «черви» содержит в себе широко используемое в обыденной жизни понятие, охватывающее, с зоологической точки зрения, очень большую группу организмов. Это животные, имеющие билатерально симметричное, как правило, дорсовентрально сплющенное или круглое в сечении тело, длина которого обычно в несколько раз превышает его поперечник (бывают и исключения).

Такой облик настолько бросается в глаза, что был отмечен еще Аристотелем в его первой системе животного мира. Позднее все червеобразные формы были выделены в особую крупную таксономическую группу того же названия — тип Vermes. Но уже в последней четверти XIX века, когда этот тип еще безоговорочно был принят всеми руководствами по зоологии, стало понятно, что, по удачному выражению В. В. Малахова, он превратился в своего рода зоологическую «свалку», куда включали все, что не нашло себе места в других типах животного царства.

Сейчас ни у кого нет сомнений, что червеобразная форма тела и сопутствующие ей морфоанатомические структуры (билатеральная симметрия, кожно-мускульный мешок, брюшной отдел центральной нервной системы в виде нервных стволов или цепочки ганглиев, связанных между собой коннективами и тому подобное) возникали неоднократно у форм, ведущих активно подвижный образ жизни на дне или около дна. Первыми среди известных нам форм были целентерические животные — тип Plathelminthes. Он описан во второй части учебного пособия.

После ликвидации типа Vermes, который сначала разбили на четыре, а позднее и еще на большее количество типов, долгое время существовал остаток — явно искусственная группа Aschelminthes (Первичнополостные) или Nemathelminthes (Круглые черви). Сюда относили такие таксоны, как Gastrotricha, Nematoda, Kinorhyncha, Nematomorpha, Priapulida, Rotatoria, Acanthocephala, открытый сравнительно недавно Loricifera. Каждый из перечисленных таксонов демонстрировал вполне несомненное внутреннее морфоанатомическое единство, но все вместе они сохраняли признаки искусственно созданной группы. Статус группы в целом, а также ее состав и положение отдельных таксонов, входящих в нее, неоднократно подвергались и сегодня подвергаются пересмотрам и перетасовкам. И сегодня существуют различные точки зрения на этот предмет. Достаточно посмотреть последнее издание немецкого Руководства по специальной зоологии (von Hartwich, 1993) или некоторые учебники по зоологии беспозвоночных (Барнс и др., 1992; Шарова, 1999; Nicholas, 1998). Наиболее распространенный прием — возведение каждого из этих таксонов в ранг типа. Однако по нашему мнению исследования последних лет, особенно В. В. Малахова и его учеников, а также Г. И. Маркевича, позволили уточнить статус, по крайней мере отдельных групп, выделить типы Nemathelminthes, Cephalorhyncha, Rotatoria, Acanthocephala, и подойти к пониманию их положения среди других типов беспозвоночных. Видимо, к ним можно добавить и описанный совсем недавно тип Cycliophora, пока включающего в свой состав единственный вид *Symbion pandora*.

Нельзя не заметить, что все эти группы характеризуются рядом общих черт строения. Сюда можно отнести следующее:

1. Имеется схизоцель — полость тела, появляющаяся в результате полного или частичного исчезновения мезодермы (паренхимы). Она всегда лишена специальной эпителиальной выстилки.
2. Форма тела круглая в поперечнике (не у всех).
3. Для многих форм характерно постоянство клеточного состава у всех или у части представителей группы, и, как следствие, отсутствует способность к регенерации.
4. Покровы, как правило, кутикуляризованы. Ресничный покров если сохраняется у отдельных групп, то лишь частично.
5. Мускулатура может быть представлена всего лишь слоем продольных мышц или их отдельными пучками. Кольцевые мышцы есть не у всех.
6. Несмотря на большой разброс длины у отдельных представителей каждой группы (в целом от 0,027 мм у самцов Rotatoria до 8 м у одного из паразитических видов Nematoda), в каждой группе абсолютно преобладают формы с длиной тела менее миллиметра.
7. Пищеварительный тракт сквозной.
8. Выделительная система у большинства представлена протонефридиями.

На фоне этих общих черт наблюдается удивительное разнообразие способов локомоции и способов добывания пищи, которые и обеспечивают своеобразие плана строения каждому из типов.

Легко заметить, что некоторые из общих черт организации достались этим червям от предковых форм, близких к турбеллариям. Но все же большинство из них приобретены независимо, и их совпадение говорит о том, что эволюция каждой из групп протекала в условиях, требовавших:

миниатюризации, которая привела к потере паренхимы и появлению конечного числа клеток в теле;

защиты тела от механических повреждений с помощью наружного скелета.

Условия, необходимые для приобретения таких особенностей плана организации, существуют в интерстициали. Это специфическая адаптивная зона, представляющая собою совокупность капилляров и щелей в субстрате, мельчайших полостей, образующихся между песчинками. Обитание в ней потребовала резкого уменьшения длины тела и защиты его от механических повреждений с помощью кутикулы со всеми закономерно возникающими следствиями морфоанатомического характера.

Уход в интерстициаль был спровоцирован прессом хищничества. Судя по степени разнообразия планов строения, по различиям в анцестральных (предковых) признаках, сохранившихся у каждой из групп, он должен был происходить неоднократно. У каждой из групп при этом формировались собственные локомоторные и трофические модули.

Модулем в данном случае называется комплекс морфоанатомических структур, характеризующихся высокой внутренней целостностью. Они предназначены для выполнения важнейших организменных функций. К таким относятся, например, питание, локомоция, репродукция. Модули, сохраняя свое внутреннее единство, развиваются взаимообусловленно (например, способы локомоции, как правило, связаны со способами добычи пищи и с самим характером питания). *Но каждый модуль в процессе эволюции может меняться только внутри себя.* Особенности каждого модуля, а также внутренние возможности их варьирования и дают причудливый сплав признаков, делающих неповторимым морфоанатомический облик каждого из описываемых ниже типов.

Все представители типов, рассматриваемых в данном разделе, имеют сквозной кишечник. Одно или несколько отверстий, соединяющих целентерический кишечник

с внешней средой, наблюдается уже у некоторых представителей целентерий из всех трех типов, входящих в них. Это всегда относительно крупные животные со сложной гастроваскулярной системой. У Cnidaria это некоторые актинии; Ctenophora все имеют две анальные поры; среди плоских червей по несколько отверстий имеют некоторые турбеллярии со сложно разветвленным кишечником (Polycladida). Однако у целентерических животных мы никогда не обнаруживаем системного — морфоанатомического и физиологического — единства, характеризующего настоящий пищеварительный тракт сквозного типа. Он состоит из трех обязательных элементов (эктодермальные передняя и задняя кишка и энтодермальную среднюю кишку) и характеризуется более или менее четким разделением физиологических функций между отдельными участками тракта. У целентерических животных этого не наблюдается. «Анальное» отверстие у них — каждый раз в той или иной степени факультативное образование, не меняющее самого способа переработки пищи и усвоения извлеченных из нее питательных веществ.

Появление облигатно сквозного кишечника явилось важнейшим этапом прогрессивной эволюции фагоцитобласта. Оно создает предпосылки для развития полостного пищеварения. При замкнутом кишечнике, свойственном Coelenterata, пищеварение никогда не может стать целиком полостным. Только при сквозном кишечнике, когда пищевые массы движутся в одном направлении, создается возможность разделить кишечник на зоны с различными фазами переваривания и таким образом обеспечить целиком полостное пищеварение.

Из вышесказанного ясно, что название надтипа Aschelminthes или «Первичнополостные черви» сохраняется здесь не в качестве таксона, а лишь как историческое название форм, описываемых в данном разделе.

Еще два типа — Entoprocta и Nemertini в той или иной степени сохранили мезодермальную паренхиму и в значительной степени ресничные покровы. Поэтому они не могут быть даже условно включены в состав типов, объединенных надтипом Ashelminthes. По своему строению эти два типа все же ближе к общим с Ashelminthes предкам — турбелляриям, чем к так называемым целомическим животным, описываемым в 4 и 5 частях учебного пособия.

Надтип Aschelminthes («Первичнополостные» черви)

Тип Nemathelminthes

Это, возможно, одна из самых многочисленных групп животных. В состав типа входят обитатели моря, пресных вод и почвы, паразиты животных и растений. Также как и целый ряд других групп, Nemathelminthes в настоящий период развития биосферы находятся в состоянии бурного биологического прогресса.

Известно около 20 000 видов. Среди них 2000 видов составляют паразиты растений (фитогельминты), 5000 — паразиты животных, 13 000 — свободноживущие организмы. Общее число видов, относимых к этому типу, населяющих нашу планету, оценивается разными авторами от 80–100 тыс. до 1 млн. Нет другой такой группы животных, в которой доля неописанных видов предполагается столь же большой.

Многие заблуждения, связанные с существующими до сих пор представлениями относительно этой группы, объясняются тем, что изучение группы начиналось с паразитических форм класса Nematoda. Это естественно, так как они относятся к числу наиболее опасных паразитов человека и сельскохозяйственных животных. Кроме того, они выделяются самыми крупными размерами среди прочих представителей

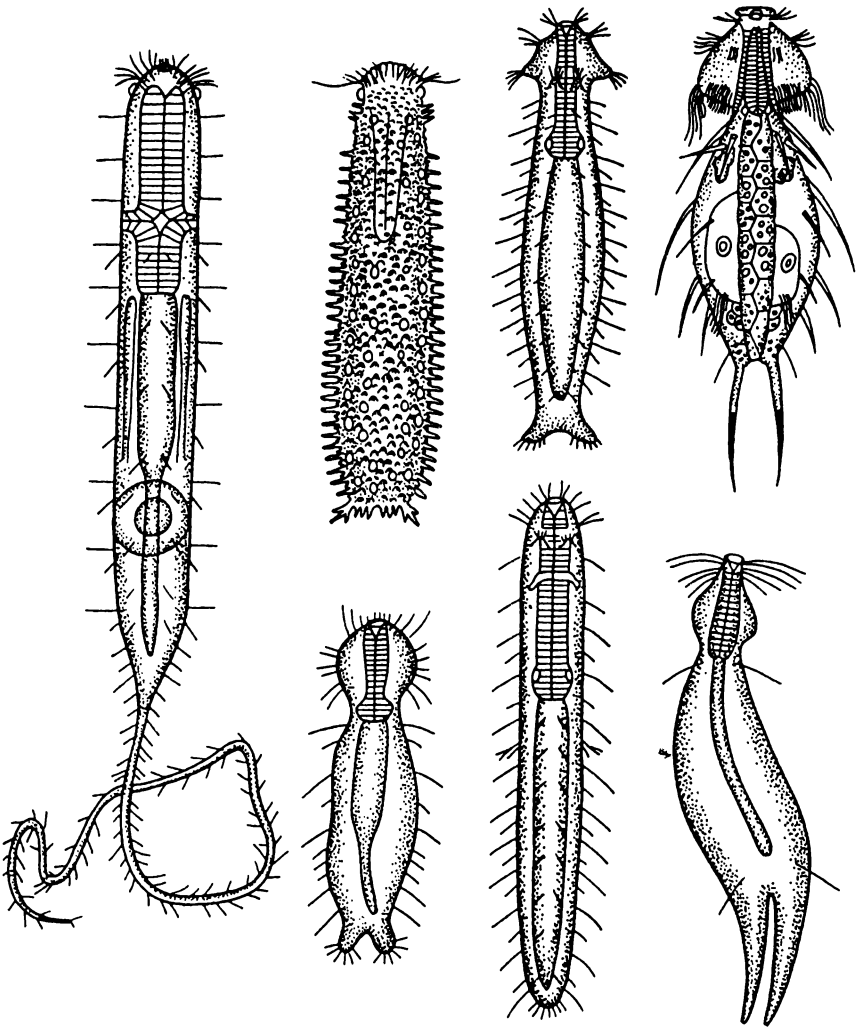


Рис. 1. Форма тела различных брюхоресничных червей (Барнс и др., 1992)

типа и буквально бросаются в глаза исследователям. Благодаря этому до сих пор большинство информации о типе базируется исключительно на них.

Тип Nemathelminthes подразделяется на два класса: Nematoda и Gastrotricha.

☐ Класс Gastrotricha

В настоящее время известно около 400 видов, относимых к этому классу (рис. 1). Gastrotricha или брюхоресничные черви не превышают 4 мм в длину (обычно менее 1 мм). Они живут в морской и пресной воде. Исследования показали, что многие из них могут быть отнесены к обитателям эфемерных (очень кратковременно существующих) и неустойчивых биотопов с резкими изменениями условий.

Класс подразделяется на два отряда: облигатно морских Macrodasyoidea, сохранивших много примитивных черт в строении тела, и Chaetonoida. Во втором отряде представлены как морские, так и пресноводные формы. Считают, что морские гаст-

ротрихи из этого отряда вторично вернулись в море. Chaetonoida значительно специализированнее Macrodasyoidea.

Macrodasyoidea обитают в капиллярных пространствах между частицами грунта. Они обладают сильно вытянутым в длину и дорсовентрально сдавленным телом. С брюшной стороны оно уплощено, а со спинной выпукло. Тело одето тонкой кутикулой фибриллярного строения. Общая толщина кутикулы незначительна. Благодаря этому она, одевая основание ресничек, которыми покрыто тело гастротрих, не препятствует их биению.

Эпидермис гастротрих представлен эпителием погруженного типа. На вентральной стороне тела эпидермальные клетки несут реснички. Часто они расположены неравномерно, образуя, например, продольные или поперечные полосы. У представителей разных родов рисунок этих полос специфичен. Эпидермис богат железистыми образованиями. Имеется два типа таких желез. Первый представлен одноклеточными железами, выделяющими слизистый секрет протеиново-мукополисахаридной природы. Это слизь, облегчающая скольжение тела между песчинками и предохраняющая его от повреждений (рис. 2).

Другой тип железистых образований — так называемые прикрепительные или хватательные трубочки. Они представляют собою своеобразный сенсорно-железистый орган двойственной функции. В его состав входят три клетки: поддерживающая, железистая и сенсорная. Все три клетки имеют длинные отростки, одетые общей кутикулой. Отросток поддерживающей клетки содержит многочисленные микротрубочки, ближе к вершине в нем накапливаются округлые гранулы секрета, которые выводятся через отверстие на вершине отростка. Железистая клетка содержит крупные вытянутые гранулы секрета белковой природы. На ее вершине имеется ампула, где накапливается секрет, выделяющийся через отверстие на вершине отростка.

Наконец, сенсорная клетка имеет длинный отросток, из вершины которого выходит чувствительный жгутик.

Под эпидермисом лежит кожно-мускульный мешок упрощенного строения по сравнению с плоскими червями и практически потерявший право так называться.

Продольная мускулатура построена из нескольких основных мышечных лент, из которых самыми мощными являются вентролатеральные. Каждая дорсолатеральная мышечная лента представлена в сечении всего одной клеткой. Отдельные продольные мышечные клетки располагаются по периферии пищеварительного тракта с вентральной и дорсальной сторон (вентральная и дорсальная мышечные ленты).

Сплошной слой кольцевой мускулатуры у Macrodasyoidea отсутствует. Мышечные клетки, ориентированные перпендикулярно к продольной оси тела, прилегают к кишечнику с дорсальной и вентральной сторон, с боков они охватывают семенники и так называемые Y-органы. Между кишечником и Y-органом проходят мышечные клетки, ориентированные дорсовентрально.

Налицо фактический распад кожномускульного мешка на отдельные мышечные пучки, его редукция, в связи с приобретением животными мелких размеров, до отдельных мышечных клеток.

Вместо паренхимы, заполняющей у плоских червей пространство между внутренними органами (первичную полость тела), у Macrodasyoidea имеется упоминавшийся выше Y-орган. Это два ряда крупных клеток с сильно развитыми вакуолями. При изучении на световом уровне эти вакуоли казались просто жидкостью, заполняющей полость, в которой располагаются внутренние органы, так называемый схизоцель. Видимо, Y-орган — сильно специализированный дериват (производное) паренхимы. Наличие жидкости в вакуолях обеспечивает высокий тургор. Благодаря этому Y-орган играет важную роль в локомоции гастротрих, выполняя функцию антагониста продольной мускулатуры. В какой-то мере Y-орган аналогичен хорде низших позвоночных, также состоящей из сильно вакуолизированных клеток.

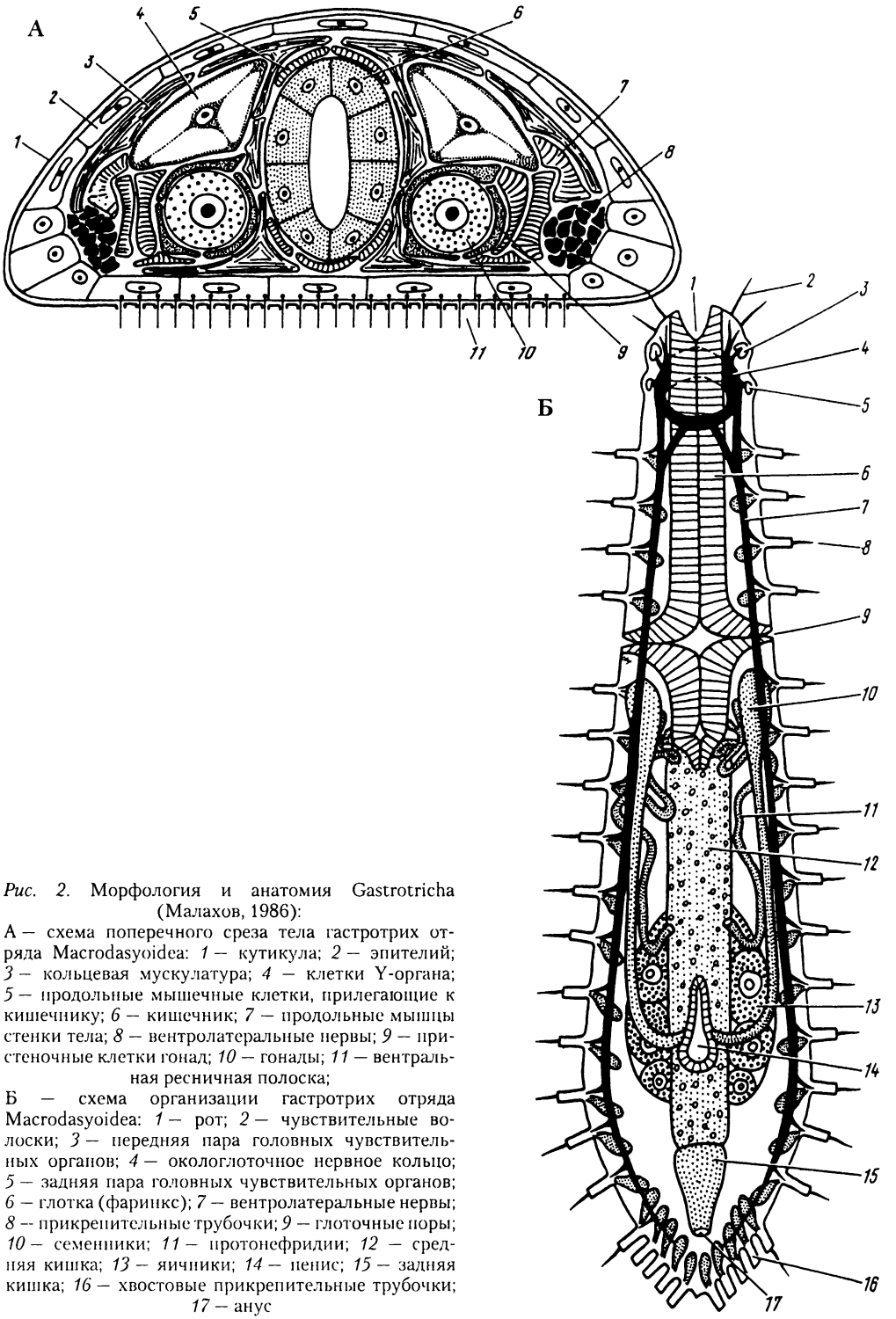


Рис. 2. Морфология и анатомия Gastrotricha (Малахов, 1986):

А — схема поперечного среза тела гастротрих отряда Macrodasyoidea: *1* — кутикула; *2* — эпителий; *3* — кольцевая мускулатура; *4* — клетки Y-органа; *5* — продольные мышечные клетки, прилегающие к кишечнику; *6* — кишечник; *7* — продольные мышцы стенки тела; *8* — вентролатеральные нервы; *9* — пристеночные клетки гонад; *10* — гонады; *11* — вентральная ресничная полоска;

Б — схема организации гастротрих отряда Macrodasyoidea: *1* — рот; *2* — чувствительные волоски; *3* — передняя пара головных чувствительных органов; *4* — окологлоточное нервное кольцо; *5* — задняя пара головных чувствительных органов; *6* — глотка (фаринкс); *7* — вентролатеральные нервы; *8* — прикрепительные трубочки; *9* — глоточные поры; *10* — семенники; *11* — протонефридии; *12* — средняя кишка; *13* — яичники; *14* — пенис; *15* — задняя кишка; *16* — хвостовые прикрепительные трубочки; *17* — анус

Пищеварительный тракт гастротрих можно подразделить на три отдела: протяженную мышечную глотку (фаринкс), среднюю кишку и короткую заднюю кишку. Фаринкс представляет собой мышечную трубку с трехгранным просветом. Один из радиусов этого просвета ориентирован дорсально, другие субвентрально. На поперечном разрезе стенка фаринкса состоит из 14–16 клеток, в цитоплазме которых проходят поперечно исчерченные сократимые волокна. Поскольку глотка имеет эктодермальное происхождение, такое строение клеток фаринкса напоминает эпителиально-мускульные клетки. Специфической особенностью Macrodasyoidea являются особые глоточные поры, соединяющие просвет фаринкса с внешней средой. Возможно, это объясняется тем, что гастротрихи питаются бактериями, простейшими и полураспавшимся органическим веществом — детритом. Поэтому глотка используется, как насос, но двояким способом: или для всасывания жидкой пищи (поры закрыты, жидкое содержимое поступает прямо в желудок), или для отлова добычи (добыча всасывается вместе с водой, потом вода выбрасывается через поры, а добыча поступает в кишечник — полная аналогия со способом питания усатых китов).

Средняя кишка содержит два основных типа клеток: резорбирующих (некоторые из них, вероятно, способны к внутриклеточному перевариванию) и секретирующих.

Задняя кишка короткая и заканчивается вентрально расположенным анусом.

Выделительная система морских гастротрих представлена парными протонефридиями, локализованными в средней части тела.

Нервная система гастротрих состоит из следующих основных компонент. Центральным образованием нервной системы является циркумфарингеальное нервное кольцо, охватывающее фаринкс в его передней части. На дорсальной стороне кольцо толще, чем на вентральной. В состав нервного кольца входят главным образом нервные волокна. Нервные клетки располагаются сплошной массой впереди и позади него. От нервного кольца двойными корешками берут начало вентральные нервные стволы. В состав вентролатеральных стволов входят нервные волокна и отдельные нейроны. Эти стволы выполняют смешанную функцию. Они принимают отростки чувствительных клеток и контактируют с мышечными клетками.

Помимо упоминавшихся выше прикрепительных трубочек, выполняющих и чувствительную, и прикрепительную функции, у Macrodasyoidea имеются более специализированные органы чувств. Это прежде всего чувствительные волоски, усеивающие передний конец тела. Они могут располагаться поодиночке или собраны в чувствительные вздутия, от которых отходят несколько самостоятельных жгутов.

По бокам головного конца располагаются две пары специализированных чувствительных образований. Они состоят из совокупности чувствительных и секреторных клеток, располагающихся в полости, образованной покровными клетками и прикрытой кутикулой. Полагают, что передняя пара имеет отношение к фото-, а задняя — хеморецепции.

Macrodasyoidea — гермафродиты. Парные семенники продуцируют жгутиковые сперматозоиды необычного строения: они имеют очень длинную акросому, спирально закрученное ядро со спиральной гигантской митохондрией и относительно короткий жгутик.

Оплодотворение внутреннее, но копулятивный орган отсутствует или представлен простым мускулистым пенисом.

Яичники парные, но в проксимальных отделах сливающиеся друг с другом. Яйца выводятся во внешнюю среду через женское половое отверстие, служащее одновременно и родильным, и копулятивным. У некоторых видов яйца выводятся просто через разрыв стенки тела. Macrodasyoidea обладают малой плодовитостью. Относительно крупные яйца откладываются поодиночке.

Представители второго отряда Chaetonotoidea — более специализированная группа гастротрих, объединяющая главным образом пресноводные формы. Морские виды этой группы, по-видимому, вторично вернулись в море из пресных вод. Это очень мелкие организмы (50–100 мкм) с компактным телом, закованным на дорсальной стороне в мощный кутикулярный панцирь. Кутикула Chaetonotyoidea устроена сложнее, чем у Macrodasyoidea, и выполняет только защитные функции. Прикрепительные трубочки имеются только на заднем конце тела. Y-орган отсутствует. Между внутренними органами имеются узкие пространства — схизоцель. Роль антагониста мускулатуры принял на себя тяж хордоподобных вакуолизированных клеток в дорсальной стенке средней кишки. Пищеварительная система представлена мускулистым фаринксом без глоточных пор, что говорит о переходе на питание только жидкой пищей. Радиусы просвета фаринкса Chaetonotoidea ориентированы иначе: один радиус — вентральный, два других субдорсальные. Анальное отверстие открывается дорсально.

Ранее считалось, что большинство Chaetonotoidea представлена только партеногенетическими самками. Но недавно было обнаружено, что как минимум 10 видов рода *Chaetonotus* и виды еще восьми родов способны к факультативному сперматогенезу, то есть демонстрируют скрытый, также факультативный, гермафродитизм. Предполагается, что в жизненном цикле этих гастротрих гермафродитная стадия сменяется партеногенетической.

☐ Класс Nematoda

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

Нематоды имеют вытянутое тело, в сечении — круглое. Передний конец, как правило, несколько закруглен, а задний заострен. Длина тела от вида к виду варьируется в очень широких пределах. Так, *Trichoderma minutum* имеет длину тела 80 мкм, тогда как лошадиная аскарида (*ParAscaris aequorum*) достигает длины 37 см, свайник-великан (*Dioctophyme renale*) — 1 м, а *Placentonema gigantissima* — паразит кашалота — по своей величине не уступает крупному удаву, так как достигает длины 8 м. Но среди нематод абсолютно преобладают свободноживущие мелкие формы с длиной тела 200–300 мкм, обитающие в морях, пресных водах и почве (рис. 3).

Несмотря на то что в сечении тело нематод круглое, дорсальная и вентральная стороны отличимы по тому, что к вентральной стороне тела приурочены половое, выделительное и анальное отверстия.

Тело нематод покрыто сложно устроенной толстой кутикулой (рис. 4). Она является одним из основных структурных компонентов организма нематод. Приобретение кутикулы сыграло важнейшую роль в становлении всей организации нематод и во многом определило основные пути эволюции этой группы. Строение кутикулы очень сложно. Она состоит из большого количества по-разному устроенных слоев, их количество и строение варьируется в пределах класса, особенно у свободноживущих морских нематод. Однако у всех нематод кутикулу можно разделить на четыре основных слоя: эпи-, экзо-, мезо- и эндокутикулу. Каждый из этих слоев, в свою очередь, может состоять из нескольких слоев.

Эпикутикула очень тонкая (60–450 Å) и, как правило, несет большее или меньшее количество кольцевых бороздок.

Экзокутикула — слой, сильно варьирующий по толщине от 0,2 мкм у мелких свободноживущих нематод до нескольких десятков микрометров у крупных паразитических форм. В ее состав входят различно устроенные субслои: гомогенные, исчерченные, а также слои, сложенные продольными и поперечными волокнами.

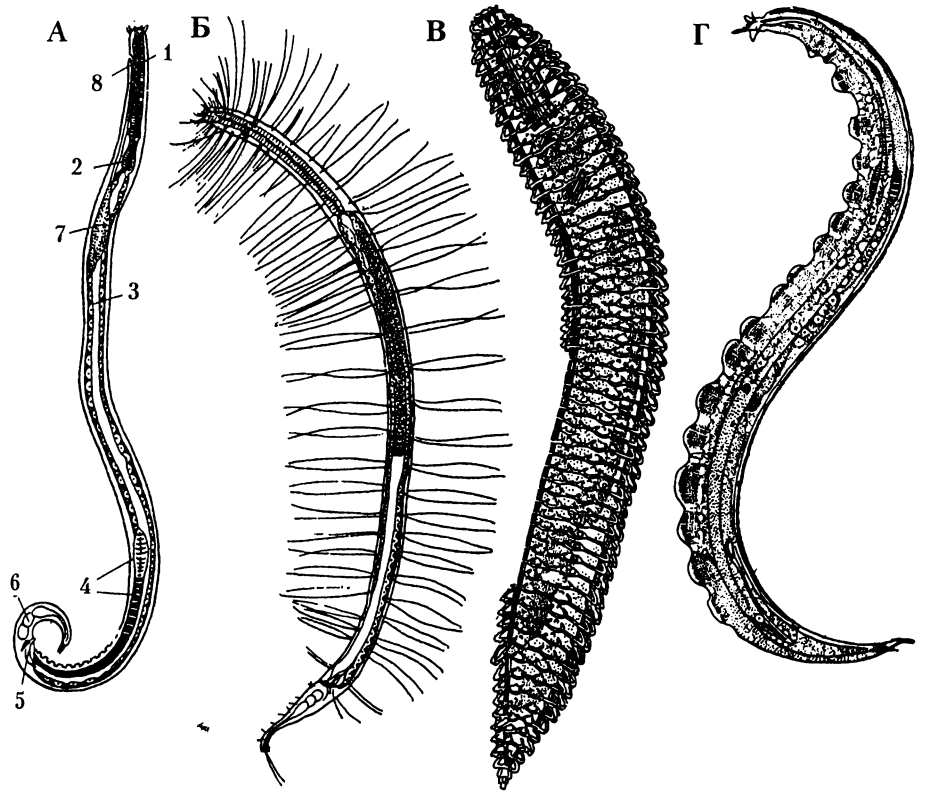


Рис. 3. Класс Nematoda (Зенкевич, 1937, Парамонов, 1968):
А – организация свободноживущей морской нематоды; Б – *Steineria mirabilis*; В – *Jota squamum*; Г – *Desmoscolex minutes*; *1* – пищевод; *2* – заднее вздутие (бульбус) глотки; *3* – средняя кишка; *4* – семенник; *5* – спикулы; *6* – хвостовые железы; *7* – ренетта; *8* – проток ренетты

Наиболее широкий и разнообразный по структуре входящих в него компонентов слой кутикулы — это мезокутикула. Часто внутри нее залегает внутрикутикулярная полость, заполненная жидкостью. Она может содержать также рыхлый или ячеистый материал. Мезокутикула может быть пересечена балками, поддерживающими эпи- и экзокутикулу. Для нее характерно также наличие субслоев, образованных косоориентированными волокнами. Обычно 23 яруса таких волокон, близких по составу к коллагену, ориентированы под углом 60–75 градусов к продольной оси червя. Эти волокна обвивают тело червя во взаимопротивоположных направлениях.

Эндокутикула — самый глубокий слой кутикулы нематод, непосредственно прилегающий к гиподерме. Он состоит из относительно гомогенного материала.

На головном конце тела кутикула сильно утолщается, как бы расщепляясь из-за утолщения рыхлого слоя мезокутикулы. Образуется амортизатор, гасящий ударные нагрузки, приходящиеся на передний конец.

Кутикула выстилает также все эктодермальные отделы пищеварительного тракта, однако здесь она тоньше и проще устроена.

У ряда форм кутикула усложнена благодаря сложной скульптуре ее наружной поверхности. Например, у *Jota squamosum* — свободноживущей почвенной нематоды – кутикула осложнена особыми выростами в виде чешуек, помогающими ей двигаться в почве. У *Bunonema inaequale*, живущей во мху, на кутикуле имеется два ряда

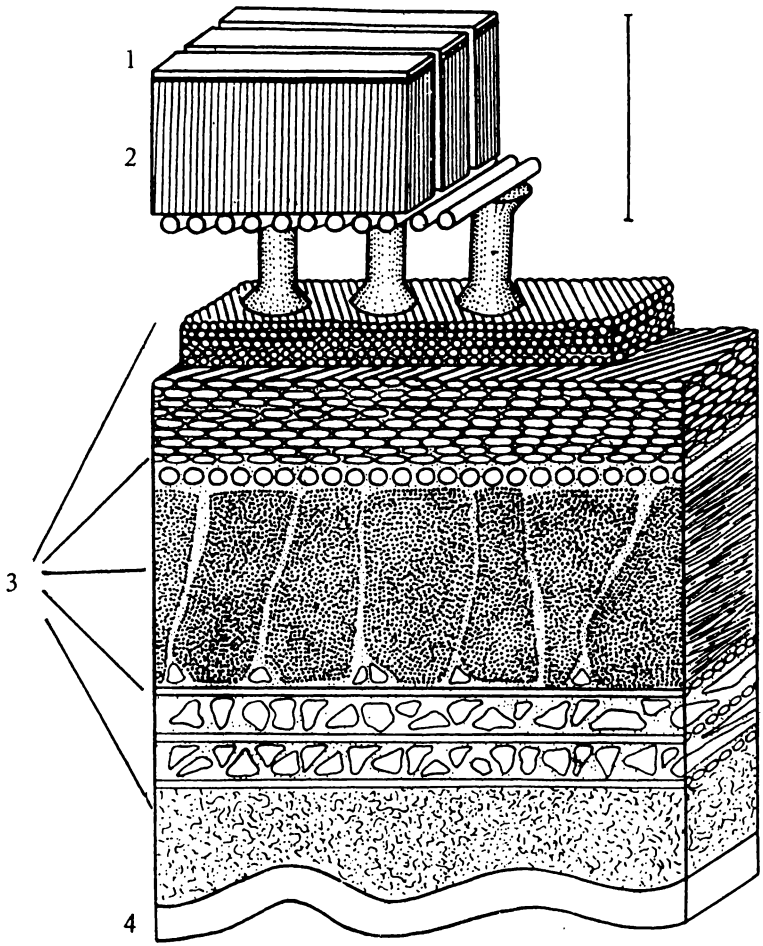


Рис. 4. Схема строения кутикулы нематод (Малахов, 1986):
1 — эпикутикула; *2* — экзокутикула; *3* — различные слои мезокутикулы; *4* — эндокутикула

выступов (в профиль виден только один ряд) с одной стороны, что придает ей несимметричную форму. У некоторых свободноживущих нематод на поверхности тела имеется большое количество очень длинных щетинок (*Steineria mirabilis*).

Рост у нематод сопровождается линьками, то есть сбрасыванием старой кутикулы, которая заменяется новой. Линька охватывает наружную кутикулу со всеми ее производными (щетинки, папиллы и т. п.), и внутреннюю кутикулу ротового отдела (стомы), фаринкса и задней кишки. Для всех изученных нематод отмечены четыре линьки, хотя у некоторых глубоко специализированных паразитических видов одна или две линьки могут протекать под оболочками яйца.

Кутикула приспособлена к выполнению целого комплекса функций. Сюда входят: пермеабильность, то есть способность к избирательному транспорту веществ; защита тела от механических повреждений и динамическая функция.

Способность к избирательному транспорту веществ — функция покровов любого животного. Однако у нематод эта функция вступает в противоречие с защитной функцией кутикулы. Это одна из основных причин ее столь сложного строения. Считают,

что функция пермеабильности в первую очередь обеспечивается эпикутикулой. Одна из важнейших функций кутикулы — защитная. Особенности среды обитания предъявляют высокие требования к кутикуле нематод как к защитной структуре. Морские и пресноводные нематоды обитают в интерстициальных пространствах донных грунтов, то есть в тех тончайших прослойках жидкости, которые заполняют промежутки между песчинками или другими частицами грунта. Почвенные нематоды населяют капиллярные промежутки между частицами почвы. Фитонематоды живут в узких межклеточниках, нематоды — паразиты животных, живущие в кишечнике, подвергаются механическому воздействию частиц пищи и химическому — пищеварительных ферментов.

Обитание в «узких» средах, столь типичное для нематод, неизбежно приводило бы к большим или меньшим повреждениям тела, тогда как кутикула служит в этом отношении надежной защитой. Она предохраняет тело и от непосредственно механических повреждений (разрывы оболочки и т. п.), и от ударных внешних воздействий.

При рассмотрении в световой микроскоп кутикула выглядит как чередование сильно и слабо преломляющих свет слоев. Наиболее прочными оказываются те из них, которые сильнее всего преломляют свет. В электронном микроскопе — это наоборот электронно-светлый бесструктурный слой. По своей природе эти слои состоят из особого белка — склеропротеина, широко распространенного в кутикулах беспозвоночных.

Не менее важным является функционирование кутикулы в качестве одного из элементов двигательной системы нематод.

Как ниже будет описано, нематоды обладают весьма простой мышечной системой: в стенке тела имеется лишь один слой продольной мускулатуры. Простота мышечной системы нематод резко контрастирует со сложно организованным кожно-мускульным мешком других низших червей.

В результате сочетания продольных, дорсовентральных, кольцевых и косых мышц эти черви могут двигаться перистальтически, то есть меняя форму тела, резко изгибаясь. Для нематод совершенно невозможно изменить форму тела и им доступны весьма однообразные движения, состоящие только в изгибании тела. Именно эти движения находятся в основе локомоции почти всех нематод во всех средах обитания. Они сводятся к ундуляционному (то есть состоящему в волнообразном движении тела вдоль его продольной оси) плаванию или змееобразному ползанию между частицами грунта. Оба эти способа передвижения по биомеханике сходны.

Движение нематод осуществляется как результат антагонистического взаимодействия между продольной мускулатурой и кутикулой, поддерживаемой в натянутом состоянии высоким давлениям внутренних тканей. Одностороннее сокращение мускулатуры приводит к изгибанию тела, его разгибание происходит в силу упругости натянутой кутикулы. Большую роль среди прочих элементов кутикулы играет наличие спирально обвивающих тело нематоды коллагеновых волокон. Такая система фибрилл имеет максимальную вместимость при угле наклона фибрилл к оси тела, равным 55°. Угол наклона спиральных волокон в кутикуле нематод составляет 60–75°. Объем их тела точно соответствует вместимости системы фибрилл при данном угле их наклона. Любое сокращение продольной мускулатуры вызывает увеличение угла наклона фибрилл и уменьшение вместимости их системы. Это означает автоматическое увеличение внутреннего давления (жидкости несжимаемы) и вызывает появление силы, стремящейся вернуть систему к исходному состоянию, то есть разогнуть нематоду. Благодаря этому нематодам необходимо и достаточно иметь одну лишь продольную мускулатуру для того, чтобы обеспечить движение, основанное на изгибании тела.

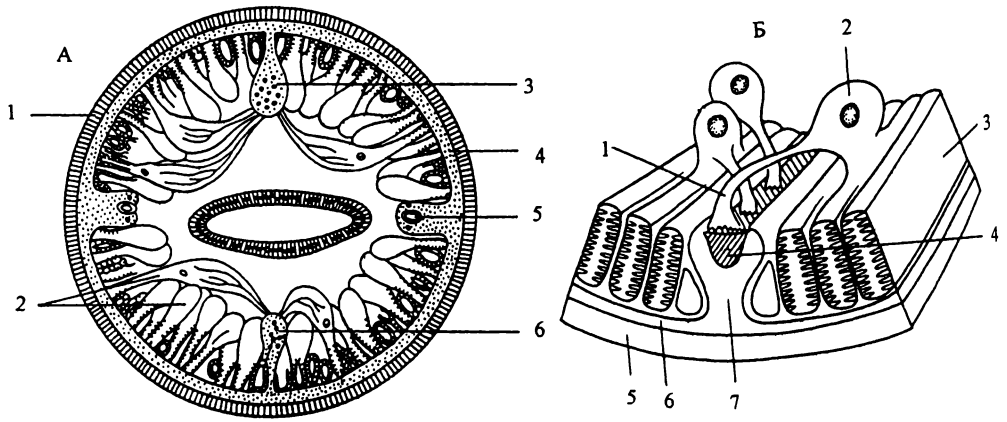


Рис. 5. Схема поперечного среза тела нематоды (А — Hartwich, 1993; Б — Барнс и др., 1992): А — схематический срез через переднюю треть тела нематоды: *1* — кутикула; *2* — продольная мускулатура; *3* — продольный нервный ствол, лежащий в дорсальном гиподермальном валике; *4* — гиподерма; *5* — проток ренетты, лежащий в латеральном гиподермальном валике; *6* — вентральный нервный ствол, лежащий в вентральном гиподермальном валике; Б — схема нервно-мускульного комплекса нематод: *1* — иннервационный отросток мышечной клетки; *2* — тело мышечной клетки; *3* — сократимая часть мышечной клетки; *4* — нервные волокна; *5* — кутикула; *6* — гиподерма; *7* — гиподермальный валик

Вероятно, приобретение кутикулой, кроме защитных, еще и динамической функции, позволило нематодам перейти к весьма эффективному способу передвижения в узких щелях и капиллярах. Это и является одной из причин биологического прогресса группы.

Далее мы увидим, что наличие кутикулы характерно для всех групп первичнополостных червей, но ни у кого из них она не достигла такой сложности строения и не играет столь значительной роли в биомеханике движения.

Кутикула изнутри подстилается гиподермой. Это по происхождению эктодермальный эпителий, приобретший ряд особенностей, отличающих его от типичной эктодермы. Именно клетки гиподермы вырабатывают кутикулу. Однако ее функции этим не исчерпываются. Особенности строения гиподермы, ее пространственная структура — следствие той роли, которую она играет в первую очередь в локомоции нематод.

По своему происхождению гиподерма — типичный погруженный эпителий. Но, в отличие от уже известных его разновидностей, она четко дифференцирована на две части: тонкий слой так называемой субкутикулы, залегающей по всему периметру тела между кутикулой и мускулатурой, и на «продольные хорды», глубоко вдающиеся в тело в виде гиподермальных валиков (рис. 5, *7*). Каждая гиподермальная клетка в связи с этим состоит из тонкой уплощенной части, входящей в состав субкутикулы, и обширного цитоплазматического выроста, содержащего ядро и основную часть цитоплазматических органелл. Он свисает в полость тела нематоды, располагаясь при этом «по ранжиру» вдоль продольной оси тела червя рядом с другими такими же выростами. Все вместе они образуют так называемый гиподермальный валик.

Гиподерма нематод — малоклеточная ткань. Расположение клеток гиподермы строго упорядочено, их границы образуют более или менее правильный рисунок — гиподермальную мозаику. Благодаря этому архитектоника организации гиподермы проявляется даже в расположении отдельных клеток. Гиподермальные клетки располагаются правильными продольными рядами. Число этих рядов на поперечном

сечении тела колеблется от пяти до 12 у различных форм. С изменением числа рядов гиподермальных клеток меняется и строение гиподермальных валиков, а следовательно, изменяется вся симметрия кожномускульного мешка. Благодаря этому, вероятно, меняется, оставаясь в главном неизменным, и способ движения конкретных форм, так как гиподермальные валики, по-разному развитые, по-разному разделяют продольную мускулатуру на мышечные ленты.

Исходно небольшое число клеток гиподермы и их правильное расположение, по-видимому, связано с резким уменьшением размеров тела у нематод (точнее, с уменьшением диаметра тела).

Особенности строения гиподермы, как разновидности погруженного эпителия, в значительной степени определяются особенностями биомеханики движения нематод.

Гиподерма резко дифференцирована на тончайший слой субкутикулы и гиподермальные валики потому, что таковы особенности взаимодействия мускулатуры и кутикулы, которая служит пружиной. Это требует тесной механической связи между ними. Всякая мягкая прослойка неизбежно ослабляет взаимодействие между этими двумя составными частями двигательного механизма. Однако наличие между ними прослойки покровного эпителия неизбежно. Выход из этого противоречия как раз и состоит в разделении гиподермы на тонкую субкутикулу, обеспечивающую тесную связь кутикулы и мускулатуры, и гиподермальные валики, в которых собрана большая часть клеточных органелл.

Ундуляционное (синусоидальное) движение требует антагонистической системы мышц, благодаря сокращению которых в противофазе по телу пробегает волна, обеспечивающая продвижение организма вперед. У низших позвоночных (ланцетник, минога) антагонистическими являются мышцы правой и левой сторон тела. У нематод как антагонисты выступают мышцы дорсальной и вентральной сторон. Это происходит потому, что латеральные гиподермальные валики много шире остальных. В результате фактически образуются две мышечные ленты: дорсальная и вентральная. Изгибание тела нематод поэтому и происходит в дорсовентральной плоскости и при передвижении по субстрату ползательными поверхностями служат боковые стороны тела. Широкие латеральные валики как бы подстилают ползательные поверхности тела нематод. У многих нематод имеются специальные приспособления, обеспечивающие особенно жесткое сцепление клеток латеральных рядов с соседними клетками.

Кроме формирования кутикулы и опорно-двигательной функции гиподерма служит главной барьерной тканью нематод, так как именно ей принадлежит роль регулятора избирательного поглощения веществ через кутикулу.

Наконец, гиподерма служит одной из главных запасающих тканей нематод, депонирующей жиры, и особенно гликоген — животный крахмал.

Интересно также отметить, что гиподермальная мозаика для каждого вида нематод индивидуальна и может служить важным таксономическим признаком.

Как выше уже говорилось, мускулатура стенки тела нематод представлена только продольными мышцами. Следует уточнить, что они состоят лишь из одного слоя мышечных клеток (рис. 5, 6).

Противоречие между ролью, которую играет эта столь обедненная по сравнению, например, с плоскими червями, мускулатура, и ее количеством, решается серьезными структурными преобразованиями самих мышечных клеток. Благодаря этому их сократимая функция существенно интенсифицируется.

У нематод имеется так называемая косоисчерченная мускулатура. Она напоминает поперечно-полосатую мускулатуру позвоночных и членистоногих. В отличие от последней, в косоисчерченных мышечных клетках сократимые элементы — нити ак-

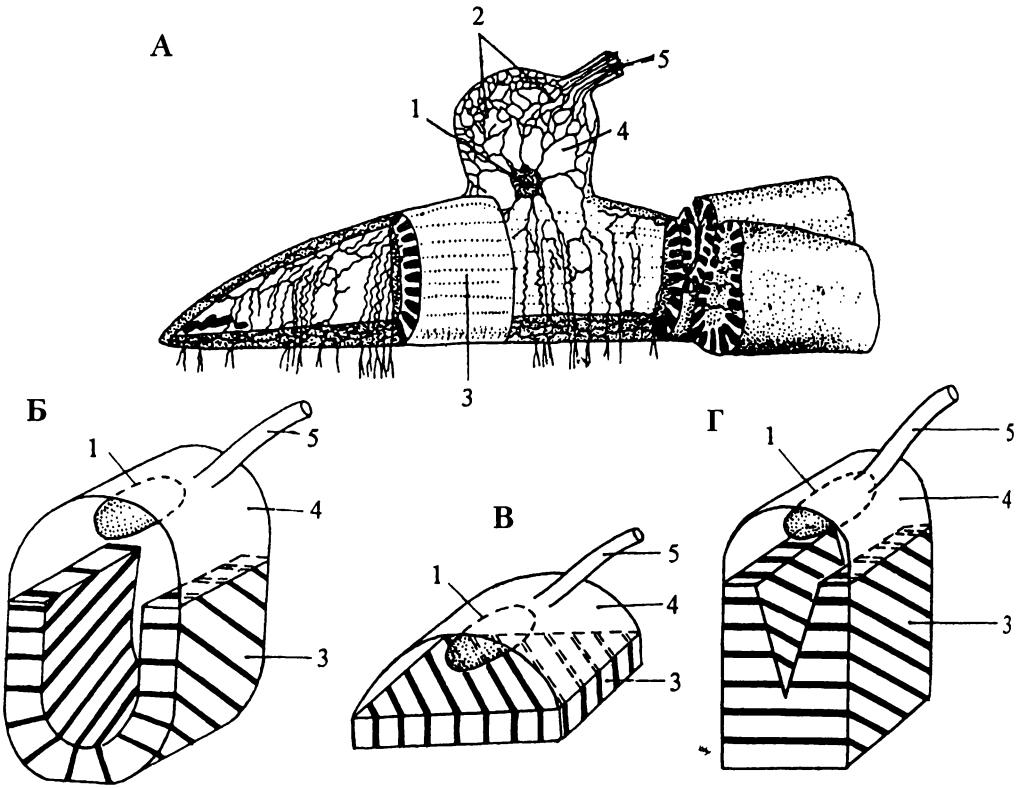


Рис. 6. Строение мышечной клетки у нематод (А — Зенкевич, 1937; Б—Г — Малахов, 1986): А — схема строения мышечной клетки аскариды; Б — вторично-целомиарная клетка; В — платимиарная клетка; Г — первично-целомиарная клетка; *1* — ядро; *2* — опорные фибриллы; *3* — сократимая часть клетки; *4* — плазматическая часть клетки; *5* — иннервационный отросток

тина и миозина — располагаются параллельно, но сдвинуты друг относительно друга на некоторое расстояние.

Клетки соматической мускулатуры, как правило, имеют веретеновидную форму (рис. 6). Каждая клетка разделяется на сократимую зону, цитоплазматическую часть и иннервационные отростки, идущие от тела клетки к нервным стволам. От каждой клетки отходит, как правило, несколько отростков, которые могут еще и ветвиться. В результате в схизоцеле нематоды образуется сложная пространственная сеть. Отростки нескольких клеток объединяются в пучки, подходят к валикам гиподермы, где залегают нервные волокна, и вступают в контакт с ними (рис. 5 Б).

В цитоплазматической зоне мышечных клеток располагаются ядро, митохондрии, различные опорные волокна, гранулы гликогена и другие органеллы. У крупных видов нематод плазматическая зона в клетках довольно обширна, у многих мелких нематод в ней едва умещается ядро (см. рис. 6).

В сократимой зоне клетки проходят, чередуясь, толстые (200–230 Å) филаменты белка миозина, и тонкие (около 60 Å) белка актина. Сократимая зона в мышечных клетках залегает базально. В апикальной части клетки она рассекается цитоплазматической зоной на две части. Мышечные клетки, построенные таким образом, называют первично целомиарными (рис. 6 Г). Они свойственны представителям подклас-

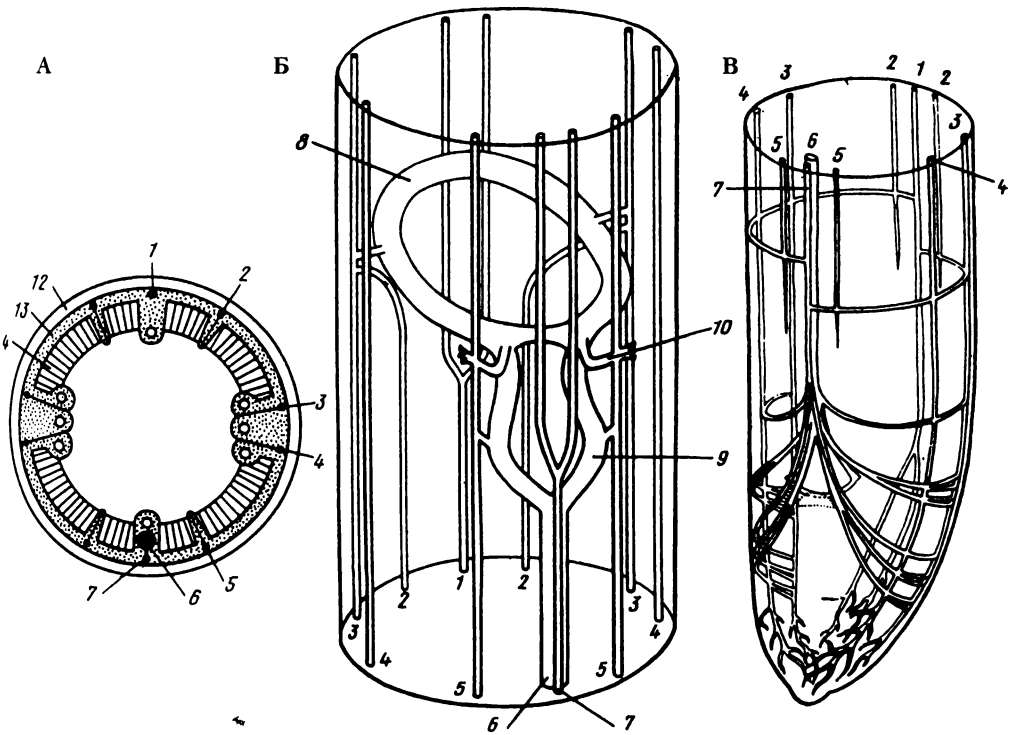


Рис. 7. Строение нервной системы нематод (Малахов, 1986):
А – схема расположения нервных стволов в средней части тела: *1* — дорсальный нерв; *2* — субдорсальные нервы; *3* — дорсолатеральные нервы; *4* — вентролатеральные нервы; *5* — субвентральные нервы; *6* — вентральный нервный ствол; *7* — поверхностная ветвь вентрального нервного ствола; *8* — кутикула; *9* — гиподерма; *10* — мускулатура; Б — схема соотношения продольных нервов туловища с нервным кольцом; В – расположение продольных нервов на заднем конце туловища: *1–7* — как на А; *8* — нервное кольцо; *9* — корешки вентрального ствола; *10* — субдорсальные корешки

са Enoplida. У нематод подкласса Chromadoria и отчасти Rabditia имеются платимиарные мышечные клетки. В этом случае сократимая зона залегает только в базальной части клетки (рис. 6 В).

У крупных нематод — паразитов животных — найдена так называемая целомиарная мускулатура. Сократимая зона в таких клетках изогнута U-образно и окрашенные полоски представляют собою как бы отрезки спирали (рис. 6 Б).

По числу мышечных клеток всех нематод делят на поли- и меромиарных. Для первых характерно на срезе большое количество мышечных клеток (десятки и сотни), у вторых обычно всего восемь клеток. Меромиарная мускулатура свойственна, как правило, мелким формам. У паразитических аскарид из рода *Ascaris*, напротив, число клеток на срезе достигает 600.

Своеобразие мускулатуры нематод состоит еще и в ее иннервации, когда отростки мышечных клеток проникают к нервным стволам, а не наоборот. Импульс, командующий сокращением, бежит по саркоплазматическим отросткам. Благодаря этому мышечная клетка образует своеобразный нейромоторный комплекс. Сократимые волокна каждой мышечной клетки расположены дистально и тесно прилегают к гиподерме. Паутина отростков клеток контактирует с нервными стволами, лежащими в гиподермальных валиках. Образуется некий «физиологический синцитий», благо-

даря которому все клетки на одной стороне тела (дорсальной или вентральной) действуют как одна мышца (см. рис. 5).

Нервная система заметно варьируется по своему строению в разных группах нематод. Наиболее сложно в морфологическом отношении она устроена у свободноживущих морских нематод отряда Enoplida (см. рис. 7). В средней части их тела проходит 10 меридиональных нервов: вентральный, дорсальный, парные субдорсальные, субвентральные, вентролатеральные и дорсолатеральные. Самым мощным является вентральный нервный ствол, большая часть волокон которого проходит в толще вентрального валика гиподермы. Несмотря на то что он выглядит единым образованием, по своему происхождению он — парная структура. Следы этого обнаруживаются только при его раздвоении на переднем и заднем концах тела. Другие меридиональные нервы идут субкутикулярно, их волокна идут в самом поверхностном слое гиподермы.

Меридиональные нервы соединены полукольцевыми коммиссурами и отдельными нервными волокнами. Вентральный нервный ствол парными корешками вливается в окологлоточное кольцо. У морских Enoplida нет настоящих нервных ганглиев. Нейроны, ассоциированные с нервным кольцом, собраны в четыре слабо оформленные группы, расположение которых совпадает с положением основных валиков гиподермы. Наибольшее количество клеток собрано в латеральных группах.

На заднем конце тела вентральный нервный ствол разделяется на несколько симметричных ветвей. Прочие продольные нервы истончаются и исчезают. Специальные чувствительные нейроны иннервируют генитальные папиллы, спикулы и рулек (совокупительный орган самца).

Дорсальный, субмедиальные нервы, часть волокон вентрального нервного ствола и нервное кольцо являются моторными образованиями: к ним подходят иннервационные отростки мышечных клеток. Латеральные сплетения нервов и, по-видимому, латеральные нервы принадлежат к чувствующим отделам нервной системы. К ним же принадлежат и головные нервы.

Подобный тип нервной системы — один из наиболее примитивных уровней ее строения у нематод. Если у Enoplida число нервных клеток непостоянно и составляет несколько тысяч, то у Rhabditia общее число нейронов уменьшается до 150–300 клеток и сохраняется постоянным в пределах одного вида. У мелких Rhabditia в связи с общей малоклеточностью организма нервная ткань составляет до 40 % общего числа клеток, из которого построено тело животного. Крупные паразитические нематоды, видимо, произошли от мелких сапрофитных (то есть питающихся полуразложившейся органикой) нематод, так как они сохраняют небольшое и постоянное число нервных клеток.

Уменьшение общего числа нейронов у Rhabdditia следствие, видимо, не только уменьшения размеров тела, но и упрощения среды обитания и связанной с этим редукции чувствительных образований, утратой сложных форм поведения, особенно очевидной при паразитическом образе жизни.

Нервная система всех нематод тесно связана с гиподермой, что само по себе является весьма примитивным признаком. У морских нематод меридиональные нервы непосредственно прилегают к кутикуле. Более поверхностного расположения нервной системы мы не встречаем нигде в животном мире. У паразитических Rhabditia гиподермальные валики глубоко вдаются внутрь тела вместе со стволами нервной системы.

Плотная кутикула, покрывающая все тело нематод и надежно защищающая его от повреждающих факторов внешней среды, одновременно препятствует поступлению сенсорной информации. Из-за кутикулы нематоды практически лишены нервных окончаний в стенке тела. Все сенсорные окончания у нематод поэтому связаны со специальными органами: щетинками, папиллами и т. д. Это означает, что нематоды не чувствуют прикосновения в любой точке своего тела, а только в определенных его местах.

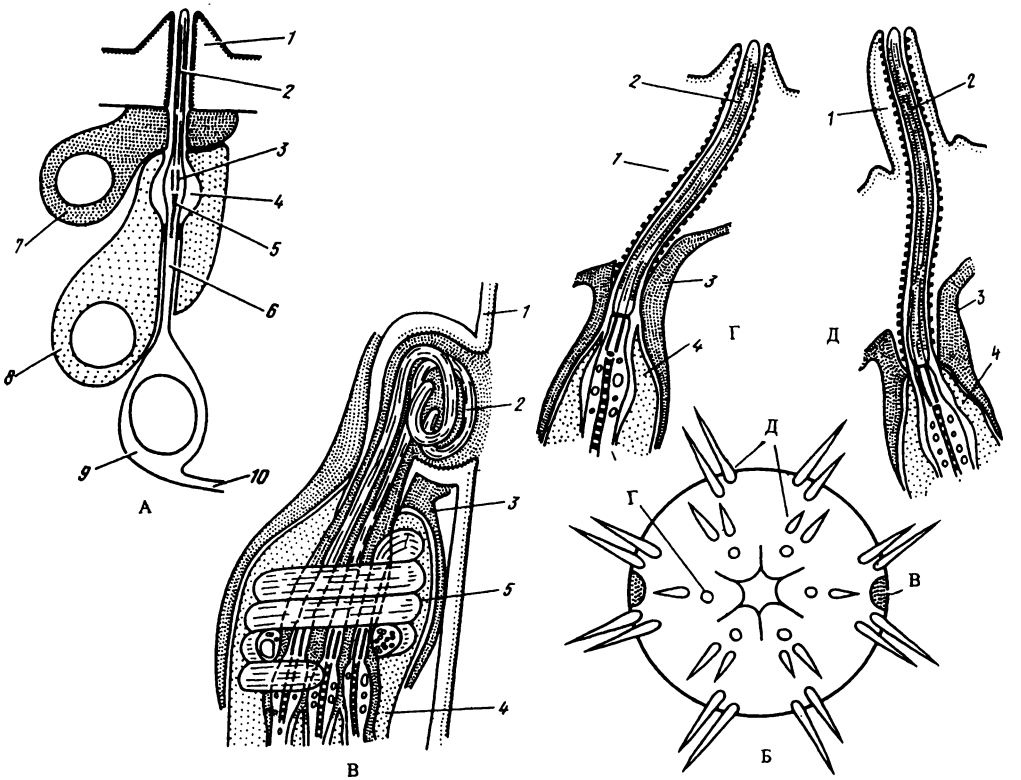


Рис. 8. Основные органы чувств у нематод (Малахов, 1986):
А – схема строения чувствительного органа нематод; Б — схема расположения амфид (В), губных папилл (Г), головных и шейных щетинок (Д); *1* — кутикула; *2* — дендритный отросток; *3* — рудимент кинетосомы; *4* – рецепторная полость; *5* — исчерченный кинетосомальный корешок; *6* — дендрит; *7* — муфтовая клетка; *8* — обкладочная клетка; *9* — чувствительный нейрон; *10* — аксон

Любой орган чувств у нематод содержит три компонента (рис. 8 А): кутикулярные структуры, отростки нервных клеток и сопровождающие клетки. Кутикулярные структуры играют важную роль, так как их форма и особенности строения облегчают проникновение к чувствующим отросткам стимулов одного определенного типа и препятствуют проникновению раздражителей другого типа. Следовательно, от них зависит специфичность данного органа чувств. Так, наличие отверстия, напрямую связывающего нервное окончание с внешней средой, заставляет считать, что это — орган химического чувства. Для механорецепторов характерны другие модификации кутикулы (например, подвижно соединенные с ней щетинки).

Чувствительные окончания, входящие в состав сенсорных органов, происходят от чувствительных нейронов, тела которых лежат, как правило, довольно далеко от сенсорных органов (например, в окологлоточном нервном кольце). Кончик дендрита, подходящего к сенсорному органу, образует вздутие, от которого отходит один или несколько дендритных отростков. Они имеют обычно строение более менее измененных жгутиков. Вблизи основания дендритные отростки содержат девять дублетов микротрубочек и одну или несколько центральных одиночных микротрубочек. В основании дендрита отростки микротрубочек могут образовывать структуру, сходную с базальным тельцем. Имеются и исчерченные корешки, идущие вглубь дендрита.

С чувствительными органами ассоциированы особые сопровождающие клетки: обкладочная и муфтовая. Обкладочная клетка окружает дендрит на значительном протяжении и образует так называемую рецепторную полость на уровне «базальных телец» дендритных отростков. Она характеризуется относительно светлой цитоплазмой и имеет железистую природу. Вероятно, эта клетка выделяет секрет, который омывает дендритные отростки. Муфтовая клетка охватывает дистальный конец канала, в котором проходят дендритные отростки, и непосредственно прилежит к кутикуле. Она ответственна за формирование кутикулярных органов чувств.

Несмотря на далеко зашедшую специализацию органов чувств даже у самых примитивных морских нематод, прослеживается, с одной стороны, четкое сходство с органами чувств гастротрих, а с другой — общая связь с низшими плоскими червями — турбелляриями. У последних железистые, мерцательные и просто эпителиальные клетки без ресничек соседствовали рядом и достаточно просто представить себе возникновение такого «союза» для выполнения чувствительной функции.

Разнообразие органов чувств у нематод очень велико, и это тоже следствие развития кутикулы, которое вызвало специализацию кутикулярных образований в связи не только с функцией, но и местом расположения данного органа чувств.

По месту расположения чувствительные образования нематод можно разделить на следующие.

Соматические. Они особенно хорошо развиты у свободноживущих нематод подклассов Enoplida и Chromadoria. Это кутикулярные поры или щетинки, или и те и другие одновременно (рис. 8 В, Г). Они густо усеивают тело некоторых свободноживущих нематод. Поры открываются на дне кутикулярных лунок, идущих рядами по всему телу. Щетинки представляют собою полые выросты кутикулы с отверстием на конце. Количество дендритов, иннервирующих каждое такое образование, степень изменения, специализации обкладочных и муфтовых клеток может заметно варьироваться.

У Rhabditia соматические органы чувств в значительной степени редуцированы. Остаются так называемые дейриды и постдейриды: кутикулярные папиллы без отверстия, иннервируемые каждая единственным дендритом или кутикулярные выросты с отверстием на вершине, иннервируемые двумя дендритными отростками.

Поры обычно считают хеморецепторами, а щетинки, видимо, сочетают хемо- и механорецепцию. Дейриды и постдейриды Rhabditia, вероятно, являются механорецеторами.

Чувствительные органы головного конца. Они представлены губными папиллами, головными папиллами или щетинками и амфидами (рис. 8 Б–Г).

У свободноживущих морских нематод Enoplia губные папиллы и головные щетинки представляют собой конические выросты кутикулы, окруженные при основании кутикулярным валиком. Щетинки отличаются от них только большей длиной. Внутри них проходит канал, открывающийся отверстием на вершине. Количество их, как правило, кратно трем. Каждая папилла или щетинка иннервируется 9–12 дендритными отростками. Кроме папилл и щетинок на голове имеется пара амфид, представляющих собой карманообразные или более сложно устроенные и относительно большие углубления. Они лежат по бокам головы. Амфиды иннервируются значительно большим количеством нейронов и, соответственно, к поре на дне углубления подходит (не выходя в полость) большее количество дендритных отростков. Амфидиальный карман и канал амфидиального нерва заполнены зернистым содержимым — секретом амфидиальной железы. Сама железа лежит далеко от головного конца и погружена в строму нервного кольца.

Полагают, что щетинки и папиллы мало специализированы и в основном выполняют механорецепторные функции, но могут воспринимать и химические воздействия.

Амфиды специализированы как органы химической рецепции, хотя у некоторых не только для этого. У многих видов к амфиде подходят отростки дендритов, внедряющихся в толщу обкладочной клетки и расположенных иногда очень правильно. С ними бывают связаны стопки пигментных гранул, что указывает на фоторецепцию. У ряда нематод пигментные гранулы глазков локализованы в маргинальных клетках глотки (см. ниже).

Чувствительные образования копулятивных органов. Копулятивные органы самцов представлены спикулами, рульком, пре- и постанальными папиллами, супплементарными органами. Последние развиты у свободноживущих Enoplia и Chromadoria. Это довольно сложные кутикулярные структуры, расположенные в ряд по средней линии брюшной стороны в преанальной области тела. Их число колеблется от одного до полутора-двух десятков. С ними связаны одноклеточные железы и сенсорные дендритные отростки. У ряда нематод подкласса Rhabditia характерны парные пре- и постанальные папиллы, сочетающие хемо- и механорецепцию.

Спикулы — полые кутикулярные образования, открывающиеся порами на дистальных концах. Они иннервируются чувствительными нейронами, лежащими в латеральных валиках гиподермы. То же самое относится и к рульку. Дендритные окончания в рульке не соприкасаются с внешней средой.

У Rhabditia развиваются также фазмиды — парные латеральные органы, представляющие собой железки в совокупности с одиночными дендритными отростками. Часто они у самок выражены лучше, чем у самцов.

Рецепторы стенки тела. К ним относятся так называемые метанемы. Они расположены в латеральных валиках гиподермы и, видимо, позволяют воспринимать степень изгибания тела нематоды в дорсовентральном направлении.

Основным органом, принявшим на себя функции выделения у нематод, служит ренетта, или шейная железа (рис. 9). Она ничем не напоминает протонефридии плоских червей и даже близкородственных нематодам гастротрих. Полагают, что эволюционно ее следует выводить из одноклеточной железы, ассоциированной с соматической чувствующей щетинкой. Ее развитие проходило под знаком интенсификации выделительной функции, в результате чего она увеличивается в размерах, имеет крупное ядро с массивными ядрышками. У примитивных морских нематод ренетта — это массивная клетка, от которой идет проток к выделительной поре, расположенной вентрально впереди или позади нервного кольца. Проток соединен с порой кутикуляризованной трубочкой. У ряда форм происходит умножение железистых клеток, входящих в состав ренетты. У некоторых форм она становится лопастной.

Переход к обитанию в почве и пресных водах вызывает функциональную перегрузку ренетты и ведет к формированию системы каналов. Каналы ренетты у Rhabditia залегают в латеральных валиках гиподермы. У этих нематод ренетта — сложное образование, содержащее несколько ядер. Иногда в состав ренетты входят две выделительные клетки. В других случаях собственно выделительная клетка одна, но имеются дополнительные ядра, соответствующие резервуару и выделительному протоку.

Своим названием «первичнополостные» нематоды обязаны тому, что у крупных паразитических нематод, которые первыми стали объектами исследования, была обнаружена обширная полость тела. Этот признак долгое время считался одним из наиболее характерных признаков всего класса нематод. Полость тела нематод именуют первичной полостью, схизоцелем или псевдоцелем с тем, чтобы отличить ее от вторичной полости тела, или целома, характерной для высших животных. Название схизоцель наиболее распространено.

Схизоцель не имеет собственных стенок из клеточного материала и представляет собою промежутки между органами, заполненные жидкостью. Ему приписывается важная роль в создании внутреннего давления, в процессах распределения веществ,

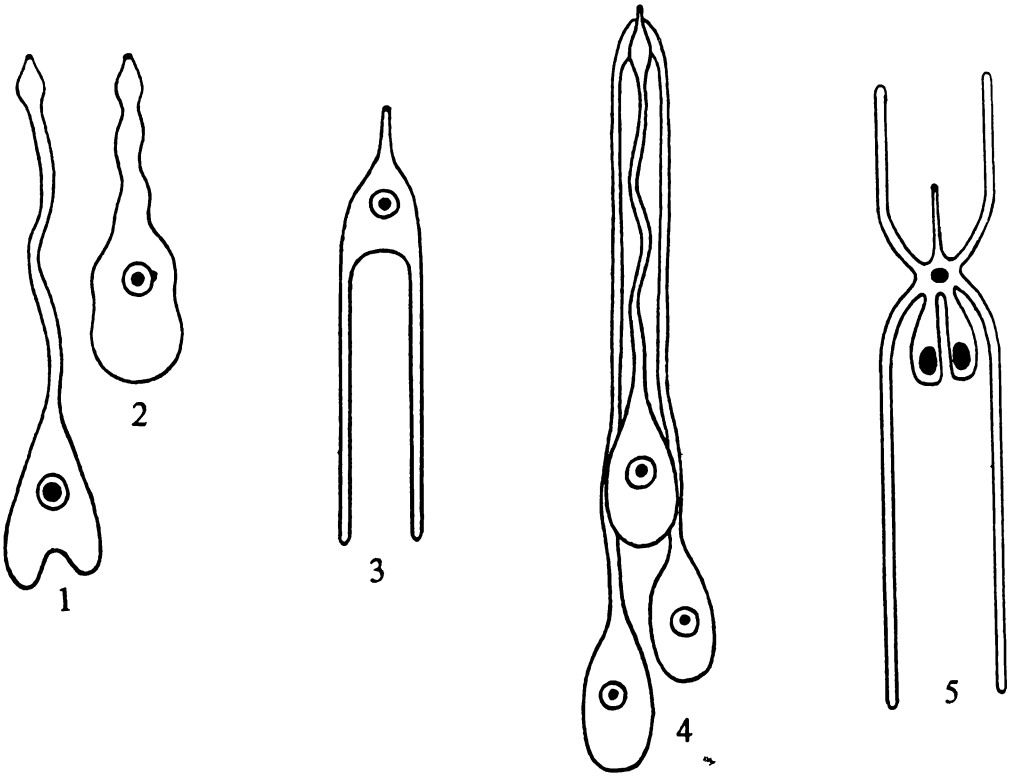


Рис. 9. Типы экскреторной системы (ренетты) у нематод (Малахов, 1986):
1 — Phanodermopsis longisetae; 2 — Chromatodora quadrilinea; 3 — Anononchus mirabilis; 4 — Sabatieria celtica; 5 — Rliabditis strongyloidea

поддержания постоянства внутренней среды организма. В настоящее время стало ясно, что схизоцель, как обширная полость, заполненная жидкостью, характерен только для относительно крупных (и просто крупных) паразитических нематод. Свободноживущие черви — мелкие животные, длина которых часто не составляет и миллиметра, и поэтому органы в их теле довольно плотно прилегают друг к другу. Промежутки, остающиеся между ними, заполнены темно-окрашенным веществом невыясненной природы. В электронном микроскопе оно выглядит как субстанция неклеточной природы, состоящая из густой сети беспорядочно переплетенных тонких волоконец. Они содержат общие и основные белки и нейтральные мукополисахариды, что типично для основного вещества соединительной ткани животных. Такие тяжи, соединяющие внутренние органы со стенкой тела, обнаружены и в жидкости схизоцеля паразитических нематод.

С полостью тела связаны и клеточные элементы, так называемые целомоциты или фагоцитарные клетки. В световом микроскопе эти клетки выглядят как округлые образования, в большей степени приуроченные к гиподермальным валикам. Их количество невелико. Они легко поглощают прижизненные красители.

От морских к паразитическим нематодам количество этих клеток уменьшается от нескольких десятков до четырех у *Ascaris*. Это крупные звездчатые клетки, расположенные в передней части тела на латеральных валиках гиподермы. Функция фагоцитарных клеток, видимо, состоит в поглощении некоторых продуктов обмена и посторонних частиц.

Высокое давление внутренней среды — необходимость при том способе движения, который развит у нематод. У мелких он создается давлением внутриклеточной жидкости плотно упакованных органов. У крупных червей увеличение длины тела приводит к тому, что кутикула теряет способность служить упругим антагонистом для продольной мускулатуры. Исчезновение паренхимы у мелких червей было, очевидно, вызвано их измельчанием — для нее просто не осталось места в промежутках между органами. Вторичное увеличение размеров тела у паразитических форм, естественно, не могло возродить утраченный в эволюции слой паренхиматозной соединительной ткани. Следствием этого и явилось заполнение обширных пространств между органами жидкостью. Она послужила опорой для кутикулы, то есть стала выполнять функцию гидроскелета.

Кроме того, обширный схизоцель у крупных паразитических нематод помог им решить другую задачу, которая закономерно возникает у низших животных при увеличении размеров тела. Это — проблема распределения при отсутствии специальных распределительных аппаратов. Обширный схизоцель крупных паразитических нематод создает своего рода жидкую внутреннюю среду организма, обеспечивает транспорт питательных веществ и продуктов обмена. Благодаря возникновению такой функции схизоцель паразитических нематод позволил им достичь необыкновенно крупных для этого класса размеров.

Пищеварительный тракт нематод образован тремя главными отделами: эктодермальной глоткой (фаринксом), эндодермальной средней кишкой и эктодермальной задней кишкой.

В наиболее примитивном случае фаринкс прикрепляется непосредственно к кутикуле переднего края головного конца нематод. Ротовая полость и губы отсутствуют, форма ротового отверстия повторяет форму просвета фаринкса. Первичное отсутствие губ присуще низшим Enoplida.

Развитие ротовой полости приводит к появлению первичных губ — чисто кутикулярных складок, прикрывающих входное отверстие пищеварительной системы. Первоначальное число губ соответствует числу секторов фаринкса и равно трем. Более часто встречается вариант расщепления каждой губы на две и возникновения шести первичных губ.

У низших Enoplida отсутствует и ротовая полость. Однако уже в пределах этой группы имеются формы, у которых образуется полость, окруженная со всех сторон мышечной тканью фаринкса и содержащая три мощные челюсти, образующиеся за счет утолщения кутикулярной выстилки фаринкса. В более сложном случае ротовая полость состоит из трех отделов: базальной части, охватываемой мышечной тканью фаринкса, средней части, состоящей только из утолщенной кутикулы и несущей специальные неподвижные зубы — онхи. Подвижные зубы могут развиваться и в базальной части. Апикальная часть ротовой полости, или стомы, называется вестибулярной, может нести также кутикулярные утолщения — одонтии. Онхи могут достигать сильного развития и превращаться в стилеты или копья (у Dorylainiida) (рис. 10).

Как ни странно, такое большое разнообразие ротовых приспособлений необходимо для обеспечения наилучшего использования единственного типа пищи, который используют нематоды: жидкого, так как, если, с одной стороны, эволюция нематод проходила под знаком освоения мельчайших пространств интерстициали — неважно, в морском грунте или дне пресных водоемов, почве или межклеточных пространствах растений; с другой — под знаком освоения наиболее доступной там пищи, которой были содержащиеся во взвеси микроорганизмы, и, прежде всего, детрит, то есть полуразложившаяся органика. А уж затем стали развиваться приспособления для питания более крупными жертвами, но все тем же способом, поскольку у всех

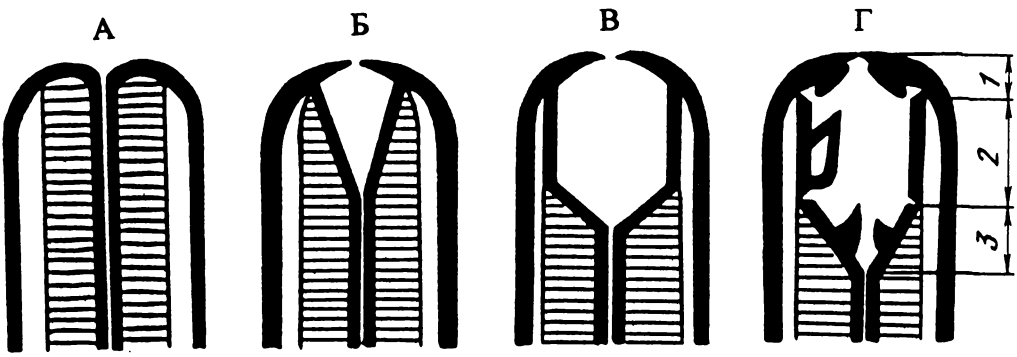


Рис. 10. Схема строения ротового отдела у нематод (Малахов, 1986):
А — полное отсутствие стомы; Б — расширение передней части просвета фаринкса и формирование губ, В — отступление мышечной ткани фаринкса и расчленение стомы на три отдела; Г — развитие вооружения в отделах стомы; *1* — вестибулярная часть; *2* — буккальная часть; *3* — базальная часть фарингеальных желез

нематод, независимо от места и образа жизни, объектом питания служат растворы или суспензия органических веществ.

И челюсти с онхами, и копья нужны для прорывания покровов жертвы или протыкания клеточной стенки растения, чтобы потом высосать их жидкое содержимое. Именно фаринкс и служит специально и оптимально устроенным насосом, который обеспечивает нематодам питания жидкой пищей.

Общий тип строения и функционирования фаринкса остается постоянным в пределах всего класса нематод. Независимо от типа питания (фитофагия, хищничество, детритофагия, паразитизм), устройства ротовой полости, фаринкс нематод построен по одному принципу. Строение фаринкса обнаруживает даже больше постоянства, чем способ локомоции. Это объясняется физическими свойствами основного компонента пищи нематод — жидкости.

Одним из самых первых следствий этого является трехлучевая симметрия фаринкса, обязанная его трехлучевому внутреннему просвету (рис. 11). Именно ему подчиняется структура ротовой полости и так называемый «закон тройственной симметрии» головного конца нематод, установленный Шнайдером. С точки зрения биомеханики трехлучевая симметрия — единственно пригодная для работы подобного мышечного насоса.

Благодаря этому возникает своеобразный контраст трехлучевой симметрии головного конца нематод с двухлучевой симметрией мускулатуры, а в сочетании эти две симметрии дают симметрию со знаком один, то есть зеркальную, билатеральную симметрию тела. Плоскость билатеральной симметрии как раз и является сагиттальной плоскостью червя. Это говорит о том, что и билатеральная симметрия мускулатуры, и трехлучевая симметрия головного конца нематод сформировались вторично, на базе общей билатеральности тела предков нематод, первая — как следствие биомеханики ундуляционной локомоции, а вторая — как следствие биомеханики работы мышечного насоса.

Для последнего доказано, что во всех случаях, когда просвет мышечного насоса не трехгранен, то есть количество осей симметрии больше трех, процесс функционирования насоса, то есть фаринкса, оказывается нестабильным: после расслабления мышц плотное замыкание просвета достигается необязательно. Поэтому теоретически наиболее выгодным оказывается фаринкс с трехлучевым просветом. На практи-

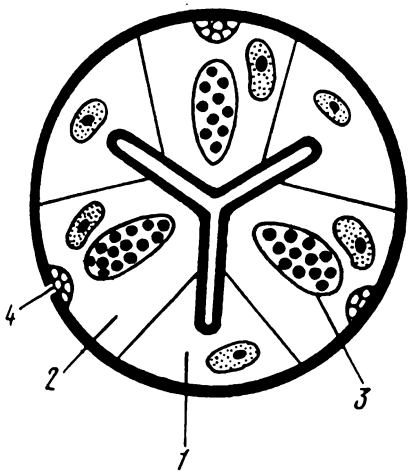


Рис. 11. Схема поперечного среза через фаринкс (Малахов, 1986):
1 – маргинальные клетки; *2* – мышечные клетки; *3* – протоки фарингеальных желез; *4* – нервы

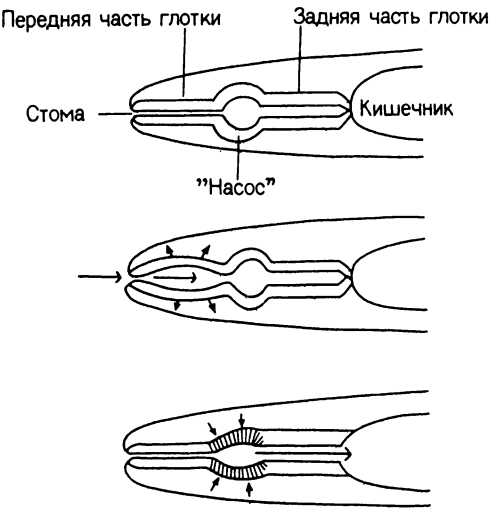


Рис. 12. Схема работы фарингеального «насоса» (Барнс и др., 1992)

ке именно этот тип фаринкса и реализуется у нематод. Более того, во всех случаях глотка, работающая по типу мышечного насоса, имеет трехлучевой просвет, и такое строение глотки развивается совершенно независимо в разных группах животных. Оно встречается у турбеллярий (Dallyelloidea, Otoplanidae), мшанок (Cyclostomata), гастротрих (см. выше), киноринх, тихоходок и др.

Фаринкс представляет собою насос, действующий по особому принципу. Это две концентрические трубки с радиально ориентированными мышечными волокнами между ними. Сокращение мышц открывает просвет фаринкса, противодействуя гидростатическому давлению внутри тела нематод. После расслабления мышц под действием гидростатического давления внутри стенки фаринкса просвет закрывается. Процесс сокращения мышц фаринкса идет спереди назад, благодаря чему жидкость проходит вдоль фаринкса и впрыскивается в среднюю кишку. Обратному ходу пищи препятствует мышечный клапан — кардий (рис. 12).

Для успешной работы фаринкса необходимо высокое гидростатическое давление. У мелких нематод биомеханика ундуляционного движения требует уменьшения внутриполостного давления, а это неблагоприятно для работы фаринкса. Расчеты показывают, что для преодоления этого противоречия нужно или относительное удлинение фаринкса по отношению к длине тела, или переход на другие способы движения. И действительно, у мелких нематод и личинок длина фаринкса может достигать половины длины всей пищеварительной трубки, а у некоторых особенно мелких групп наблюдаются и иные способы локомоции.

Трехлучевая симметрия фаринкса хорошо выражена уже на уровне его клеточного строения, тем более что фаринкс — также малоклеточное образование.

В состав стенки фаринкса входят мышечные, маргинальные, нервные и железистые клетки. Основу его стенки составляют мышечные и маргинальные клетки. На поперечном срезе оказывается всего шесть таких клеток: три мышечные и три маргинальные. Мышечные лежат в дорсальном и субвентральных секторах фаринкса, маргинальные — напротив лучей просвета, то есть вентрально и субдорсально. Через мышечные клетки проходят протоки трех пищеварительных желез (см. рис. 12).

Дорсальная железа фаринкса состоит из одной клетки, ядро которой лежит в задней части фаринкса. Субвентральные железы обычно бывают двуклеточными, нередко обе клетки объединяются в единый проток, тогда говорят о трех фарингеальных железах.

Фаринкс иннервируется тремя основными нервами, занимающими дорсальное и субвентральные положения, то есть прилегающими к мышечным клеткам. Все компоненты стенки фаринкса окружены снаружи пластинкой основного вещества.

Мышечные клетки содержат радиально ориентированные миофиламенты, которые прикрепляются к внутренней кутикуле фаринкса и к базальной пластине. Маргинальные клетки не содержат сократимых филаментов. В их цитоплазме тянутся мощные пучки опорных волокон, прикрепляющихся с помощью специальных прикрепительных структур (гемидесмосом) к внутренней кутикуле и наружной базальной пластинке.

Даже у свободноживущих Enoplida фаринкс в сечении состоит всего из шести клеток (см. рис. 12). У нематод Rhabditia число клеток фаринкса строго постоянно. Так, у нематоды *Caenorhabditia elegans* в состав фаринкса входят 34 мышечных, девять маргинальных, девять эпителиальных, пять железистых, 20 нервных клеток. У крупных паразитических нематод размеры клеток сильно возрастают, но число их не увеличивается. В результате, например, у *Ascaris* плоидность ядер фарингеальных желез возрастает в десятки тысяч раз.

Строение фаринкса, при сохранении общего плана, сильно варьируется в зависимости от того, действует ли он, например, как кузнечные меха, или как толкающий пищу поршень. У высших нематод он может быть подразделен на несколько отделов, на фаринксе развиваются утолщения — букатусы. Меняется количество и положение фарингеальных желез, что имеет важное таксономическое значение.

Пищеварение у нематод начинается еще в ротовой полости под действием ферментов фарингеальных желез. Особое развитие это получило у фитопаразитических нематод, у которых на основе переваривания пищи еще в ротовой полости возникла специфическая форма внешнего пищеварения. Однако главная фаза переваривания и всасывания имеет место в средней кишке.

Средняя кишка у нематод — простая трубка из одного слоя клеток. Она сравнительно коротка и лишена придаточных желез. Выделение ферментов, все этапы переваривания и всасывания пищи осуществляются за счет клеток стенки средней кишки. Это говорит об относительной примитивности организации энтодермального отдела пищеварительного тракта нематод, хотя и предполагает высокую физиологическую активность клеток.

Апикальная поверхность клеток средней кишки несет ворсинки, микровилли. Полагают, что они могут выполнять и функцию всасывания, и секреторную функцию. После некоторого периода выполнения первой функции клетка на определенном этапе клеточного цикла начинает накапливать секрет, который и изливает в полость кишечника, погибая при этом. Пищеварение протекает в просвете кишечника и контактно на поверхности микровиллей. Но у многих нематод в клетках средней кишки найдены лизосомы, а у некоторых — пищеварительные вакуоли, что говорит о наличии элементов и внутриклеточного пищеварения.

У многих свободноживущих нематод средняя кишка содержит сотни и тысячи клеток (полицитозная кишка). У многих крупных паразитов животных число клеток возрастает до многих миллионов (мириоцитозная кишка). Ни о каком постоянстве клеточного состава в таких случаях говорить нельзя. Но есть несколько групп свободноживущих нематод, у которых средняя кишка содержит небольшое, и часто постоянное число клеток (олигоцитозная кишка). Так, например, у *Turbatrix aceti* в

состав средней кишки входят всего 18 клеток. У Strongylida, у которых вторично увеличиваются размеры тела, число клеток средней кишки остается постоянным, но размеры их возрастают до гигантской величины: 4 мм длиной и 0,5 мм шириной. Такие гигантские клетки, как правило, многоядерные.

Кроме функции пищеварения клетки средняя кишки служат для накопления запасных питательных веществ (гликогена, жиров). В клетках обнаруживаются белковые гранулы. С другой стороны, в клетках содержится целый набор кристаллов и гранул неорганических веществ. Не исключено, что они захораниваются здесь, как в почках накопления.

Задняя кишка — короткая эктодермальная трубка, выстланная кутикулой, с трехгранным или неправильным просветом. Кольцевой мышечный клапан отделяет ее от средней кишки.

Нематоды раздельнополы, имеют внутреннее оплодотворение. Это так же экологически оправданно, как и у плоских червей. Наружное оплодотворение требует большой концентрации яиц и сперматозоидов в воде и сопряжено с большими потерями половых продуктов, что требует от животных с наружным оплодотворением высокой плодовитости.

Свободноживущие нематоды, составляющие исходную наиболее многочисленную экологическую группу внутри класса, имеют микроскопические размеры тела. Из-за этого относительные размеры яиц (в сравнении с размерами тела животных) возрастают, так как яйца не могут быть меньше некоего естественного нижнего предела их величины. Поэтому падает и число продуцируемых яиц. Внутреннее оплодотворение возникает всегда, когда возникает необходимость в экономии половых продуктов, в частности, у мелких форм.

Внутреннее оплодотворение ведет к развитию более или менее сложного полового аппарата, снабженного половыми протоками, железами, сложными копулятивными приспособлениями. У нематод, однако, половой аппарат построен относительно просто. В основе его строения находятся две половые трубки.

Половые трубки самок (рис. 13 Д—Е) дифференцированы по длине: оогонии продуцируются вблизи дальнего (слепого) конца половых трубок, растущие ооциты продвигаются вдоль половых трубок к тому их участку или выступу стенки трубки, где скапливается семя (семяприемнику) и после оплодотворения попадают в дистальную часть половой трубки — матку, соединенную с внешней средой через влагалище посередине вентральной стороны в передней трети тела. Половые трубки самок могут быть прямыми или изогнутыми. Во втором случае половые трубки могут быть анти- или гомодромными. Антидромные изогнутые яичники (рис. 13 Г) наиболее обычны у свободноживущих нематод. В таких трубках в точке изгиба образуется слепой вырост, в котором накапливаются наиболее крупные ооциты. По направлению. к слепому выросту ооциты движутся постепенно по мере роста за счет давления со стороны половых трубок и растущих клеток. Из слепого выроста ооциты попадают в матку другим полюсом, протискиваясь между стенкой трубки и стопкой более молодых ооцитов, благодаря собственной амебоидной активности. В гомодромных трубках (рис. 13 Д, Е) ооциты все время движутся одним полюсом вперед.

Половая система самцов также построена из парных половых трубок — семенников. Как правило, один из семенников направлен вперед, а второй — назад. Общий семявыводящий проток открывается вместе с задней кишкой в общую клоаку (рис. 13 А, Б).

Копулятивные органы нематод — спикулы и рулек — представляют собой парные сильно кутикуляризированные образования, снабженные чувствительными нервными окончаниями и приводимые в движение специальной мускулатурой.

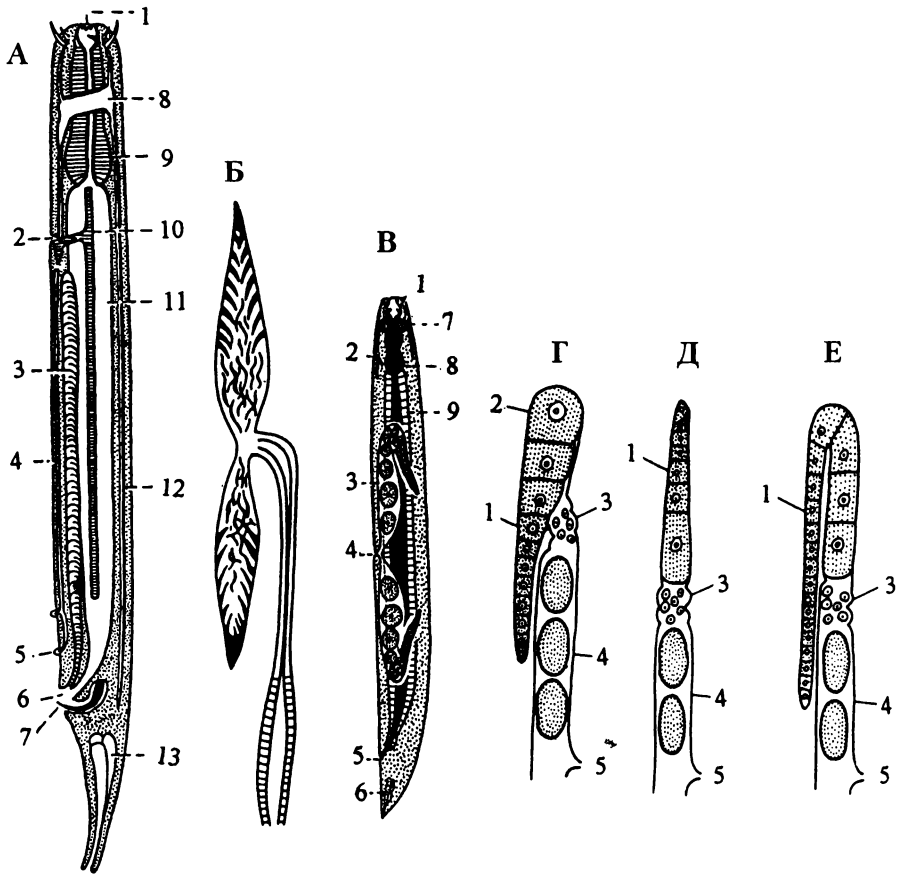


Рис. 13. Строение репродуктивной системы нематод (А, В — Hartwich, 1993; Б, Г–Е — Малахов, 1986): А — план организации самца нематоды, вид сбоку: *1* — рот; *2* — экскреторная пора; *3* — семенник; *4* — вентральный продольный нервный ствол; *5* — чувствительная папилла; *6* — клоака; *7* — спикула; *8* окологлоточное нервное кольцо; *9* — фаринкс; *10* — экскреторный канал; *11* — средняя кишка; *12* — дорсальный продольный нервный ствол; *13* — железы; Б — схематическое строение семенника нематод; В — план организации самки свободноживущей нематоды, вид сбоку: *1* — ротовая полость; *2* — экскреторная пора; *3* — проток яичника; *4* — половая пора; *5* — анус; *6* — железа; *7* — окологлоточное нервное кольцо; *8* — фаринкс; *9* — средняя кишка; Г — антидромный яичник; Д, Е — гомодромные яичники: *1* — яичник; *2* — слепой вырост; *3* — семяприемник; *4* — матка; *5* — влагалище

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ НЕМАТОД

Класс нематод подразделяется на три подкласса: Enoplida, Chromadorida и Rhabditia.

К первому подклассу относятся нематоды (отряд Enoplida), сохранившие наибольшее число примитивных признаков. В состав этого отряда входят морские и пресноводные свободноживущие нематоды. Они лишены постоянства клеточного состава, имеют относительно высокую регенеративную способность. По всему их телу обильно разбросаны соматические щетинки и гиподермальные железы. Нервная система сложна, но мало централизована. У некоторых форм ротовая полость и губы еще совершенно не развиты. Фаринкс, как правило, представляет собою простую цилиндрическую трубку.

От древних морских Enoplida произошла и весьма архаичная группа паразитических Marimermithida. Личиночные формы этого отряда паразитируют у приапулид, иглокожих, многощетинковых червей и других морских беспозвоночных. Маримермитидам свойственна большая или меньшая редукция кишечника; питание осуществляется через пористую высокопроницаемую кутикулу.

Среди низших Enoplida (семейство Leptosomatidae) есть комменсалы некоторых морских беспозвоночных, тоже низших (губки, актинии).

Уже представители этих двух отрядов проникают в пресные воды.

Два других отряда — Mononchida и Dorylaimida целиком связаны с пресными водами и почвой. Mononchidae — хищники, питающиеся мелкими почвенными нематодами. Dorylaimida почвенные хищники, фитофаги (питаются содержимым одноклеточных водорослей или мицелиев грибов), а также фитопаразиты. У них развито мощное копье — онхостиль, с помощью которого они прокалывают ткани жертвы или хозяина и высасывают содержимое.

Общими предками с ними, видимо, связаны Mermithida — отряд нематод, в личиночном состоянии паразитирующий в членистоногих, реже в других беспозвоночных (в том числе и нематодах). У них редуцирован пищеварительный тракт, часть фаринкса преобразована в мощную железу — стилосому, а средняя кишка — в запасающий орган трофосому. Им свойственно внекишечное пищеварение и всасывание пищи через кутикулу.

Отряд Trichocephalida, тоже выводимый от древних Dorylaimida, включает в себя паразитов позвоночных. У некоторых из них имеется сложный жизненный цикл со сменой хозяев. Видимо, первыми паразитами позвоночных стали нематоды — паразиты беспозвоночных. От них они и перешли к съедавшим их позвоночным. Более высокоспециализированные Trichocephalida утратили своего первичного беспозвоночного хозяина, завершая свой жизненный цикл целиком внутри позвоночного. Наиболее ярким примером этого может служить очень опасный паразит широкого круга млекопитающих, в том числе и человека — *Trichinella spiralis* (рис. 14). Она вызывает опасное для жизни заболевание трихинеллез. Трихинеллы паразитируют у хищников, грызунов, насекомоядных, а также у морских животных — ластоногих.

Половозрелые трихинеллы в течение короткого времени паразитируют в кишечнике животного. Самцы сразу же после совокупления погибают, а оплодотворенные самки проникают в слизистую кишечника. Еще в теле самки внутри яйца происходит образование личинки и первая ее линька. Находясь в слизистой кишечника, самки отрождают личинок, линяющих во второй раз (личинки-2). Они проникают в лимфатическую систему. По грудному лимфатическому протоку они попадают в кровь и разносятся по всему организму. Вокруг личинки, проникшей в мышцы, формируется капсула. В таком состоянии личинки могут находится долго, пока не будут съедены каким-либо хозяином. В кишечнике капсула растворяется, и освободившаяся личинка к концу вторых суток превращается в половозрелого паразита. Через 6–7 дней самка начинает уже отрождать живых личинок, оставаясь в слизистой кишечника до восьми недель, после чего погибает и выбрасывается из кишечника.

На примере подкласса Enoplida уже хорошо видно, как неоднократно разные группы нематод переходили к паразитизму. На весьма раннем этапе эволюции возникли древние паразиты морских беспозвоночных Marimermithida. И далее, от разных ветвей Enoplida ответвлялись группы, переходящие одна за другой к паразитизму в разных группах животных и растений.

Подкласс Chromadoria объединяет свободноживущих морских, реже пресноводных и почвенных нематод. Паразитические формы среди представителей этого подкласса не встречаются; среди почвенных форм нередки сапробионты (питающи-

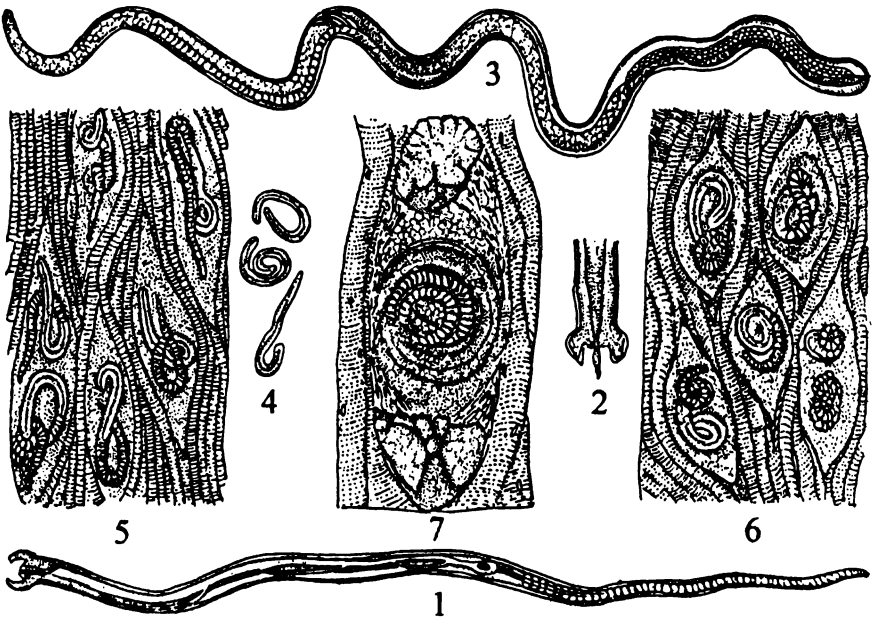


Рис. 14. Цикл развития трихины *Trichinella spiralis* (Зенкевич, 1937):
1 — самец; *2* — его задний конец; *3* — самка; *4* — личинки; *5* — проникновение личинок в мышцы и сосуды; *6* — инкапсуляция; *7* — начало обызвествления трихины

еся полуразложившейся органикой), лишь некоторые представители Monhysterida комменсалы морских беспозвоночных. Считают, что отсутствие паразитов в этом подклассе доказательство глубокой примитивности представителей этой таксономической группы.

Именно с этим подклассом филогенетически связан третий подкласс — Rhabditia. Считают, что они происходят от какой-то группы пресноводных Chromadoria.

В пределах подкласса Rhabditia выделяются две основные эволюционные ветви. Одна объединяет отряды Spirurida и Ascaridida, другая — Rhabditia, Strongylida и Oxyurida.

Вторая группа перешла к паразитизму в животных и растениях из почвенных сообществ, базирующихся на содержащейся в почве органике (сапробиота). Там и сейчас обитает богатейшая фауна Rhabditia, а многие представители этого отряда демонстрируют все фазы становления паразитизма. Классический пример в этом отношении *Strongyloides stercoraria*. Взрослые особи этого вида могут весь свой жизненный цикл проводить в почве, но в некоторых случаях личинка третьей стадии проникает в млекопитающего хозяина через кожу и мигрирует через трахею к кишечнику, где живут размножающиеся партеногенетические самки. Их яйца попадают во внешнюю среду с фекалиями. Здесь они или дают начало свободноживущей особи, или инвазионную личинку, опять на третьей стадии заражающую хозяина.

Из сапробиоса перешли к фитопаразитизму близкие к рабдитидам нематоды отряда Tylenchida. Тот же самый путь прошли нематоды отрядов Strongylida и Oxyurida. Хозяева стронгилид в основном наземные позвоночные. Самый примитивный тип жизненного цикла у них (*Ancylostoma*), когда из яйца выходит личинка, живущая и линяющая во внешней среде (почве), а затем на четвертой стадии с пищей через рот или активно проникая через покровы тела, она по кровеносной системе попадает в

легкие, через трахею попадает в кишечник, где и живут взрослые особи. Такой тип жизненного цикла как бы продолжает логически те циклы, что характерны для полупаразитических рабдитид.

Похоже шла эволюция у оксиурид, хотя круг хозяев у них значительно шире: от наземных беспозвоночных до наземных позвоночных. Несколько видов даже перешли к паразитированию у пресноводных рыб. Видимо, предки этой группы одновременно перешли к паразитированию в кишечнике широкого круга животных, которые были связаны с сапробиотическим очагом, где обитали предки оксиурид.

Вполне понятно, что формирование паразитизма в этой ветви не могло начаться ранее, чем сформировались сами сапробиотические очаги, то есть не ранее появления обильной флоры и фауны на суше, не ранее появления почвы как особой специфической среды обитания. Следовательно, это произошло не ранее конца девонского периода (350 млн лет назад).

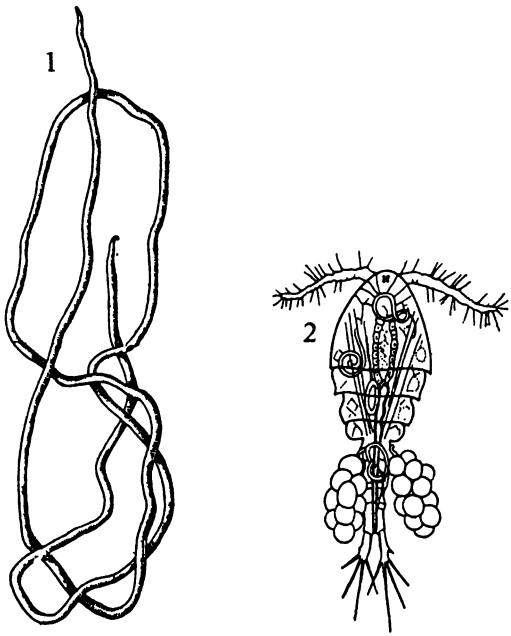


Рис. 15. Dracunculus medinensis — ришта (Догель, 1981):
1 — самка; *2* — циклоп с личинками ришты в полости тела

Вторая ветвь эволюции нематод подкласса Rhabditia, которую можно назвать спироаскаридной, не ограничена только наземными животными. Они паразитируют и у широкого круга первичноводных хозяев, принадлежащих к наиболее примитивным группам позвоночных (круглоротые, хрящевые, ганоиды, костистые рыбы). Первичноводные хозяева особенно свойственны таким группам, как, например, Anisakoidea. У ряда других групп, паразитирующих у наземных позвоночных, связь с водной средой может сохраняться через водного беспозвоночного. Один из наиболее ярких примеров — жизненный цикл струнника (*Dracunculus medinensis*), или ришты, как его называют в Средней Азии (рис. 15). Взрослый червь паразитирует в подкожной жировой клетчатке человека, собак, лисиц, шакалов и других плотоядных, достигая там длины более метра при толщине 1–1,5 мм. Самка вызывает образование нарыва и ранки, через нее в в момент соприкосновения с водой из матки выбрасываются живые личинки, попадая в водоемы, в том числе обычные в среднеазиатских поселениях арыки и хаузы. Личинки ришты, проникнув через ротовое отверстие в кишечник рачка-циклопа, мигрируют в полость тела, где дважды линяют и через 15–20 дней становятся инвазионными. В организме экспериментально зараженных собак личинки ришты развиваются до половозрелой стадии за 9–10 месяцев.

В жаркие дни водоносы зачерпывали свои кувшины из ближайшего арыка вместе с зараженными рачками и шли ее продавать с криком: «Су, ук су!» — «Вода, холодная вода!» Покупатели утоляли жажду, заодно заражаясь риштой.

Лечение от нее было мучительным и длительным. В дореволюционное время около любой чайханы можно было увидеть табиба — лекаря, который осторожно наматывал на палочку тело червя, вытаскиваемое им из ранки. Если червь застревал,

операция прекращалась, палочка с намотанной частью ришты прибинтовывалась к ноге, и пациент являлся через несколько дней. Тогда операция продолжалась. При обрыве червя его полостная жидкость вызывала сильную боль. Кроме того, мог возникнуть очень болезненный и долго не заживающий нарыв.

Когда жизненный цикл ришты был выяснен, водоносам просто порекомендовали завязывать горло кувшина марлей, и заболеваемость риштой резко упала.

Не менее «знаменит» другой представитель отряда Spirurida — *Wucherreria bancrofti*, или филярии. Половозрелые паразиты локализуются в лимфатических протоках и узлах человека, вызывая закупорку сосудов, могущую приводить к так называемой слоновости, то есть к сильному разрастанию соединительной ткани, приводящему к уродливой гипертрофии ног, рук и тому подобное. Заболевание широко распространено среди населения в Южном Китае, Японии, странах Юго-Восточной Азии и Северной Африки. Известно и в Средней Азии.

Самки отрождают громадное количество личинок (микрофилярий), поступающих в кровеносную систему. Микрофилярии мигрируют в периферической крови обычно ночью, а днем скапливаются в сосудах легких и селезенки, в левом желудочке, в аорте и сонных артериях. Промежуточные хозяева — комары родов *Anopheles*, *Culex* и др. Поглощая кровь больного человека, комары всасывают и микрофилярий. В комаре личинки проникают в полость тела, а оттуда в мышцы груди, где линяют, растут и затем мигрируют в основание ротовых органов и хоботок. Развитие до инвазионной стадии в зависимости от температуры длится в течение 8–35 дней. В момент соприкосновения хоботка с кожей человека филярии прорывают ткань хоботка и проникают в организм через ранку, проделанную в коже комаром. Током крови они заносятся в лимфатическую систему, где развиваются, превращаясь в половозрелых самцов и самок. Обычно самки и самцы располагаются вместе, переплетаясь часто в общий клубок.

Не менее известны паразиты, относящиеся к роду *Ascaris* (рис. 16). У человека, в частности, паразитирует вид *A. lumbricoides*. Он служит возбудителем аскаридоза, встречающегося буквально во всех районах земного шара.

Аскариды относятся к крупным нематодам. Тело самок достигает 40–45 см в длину. Самцы, задний конец тела у которых загнут на брюшную сторону, несколько меньше — 12–25 см.

Половозрелые особи обоих полов обитают в кишечнике человека. Оплодотворенные самки откладывают яйца овальной формы длиной 0,04–0,07 мм. Яйца одеты толстой многослойной оболочкой. Они очень устойчивы к неблагоприятным факторам внешней среды. В природе яйца могут сохранять свою инвазионность в течение 7 лет.

Эмбриональное развитие протекает внутри яйца. Здесь формируется личинка первой стадии. Инвазионными яйца становятся после ее первой линьки и перехода ко второй стадии. В кишечнике следующего хозяина, куда яйца попадают обычно вместе с пищей, личинки второй стадии вылупляются. Они внедряются в стенку кишечника, а оттуда — кишечные кровеносные сосуды. С током крови они затем приносятся в печень, далее через полую вену в сердцу, а оттуда по легочной артерии в легкие. Через лопнувшие стенки капилляров они выходят в альвеолы, в которых дважды линяют. Формирующиеся личинки четвертой стадии по трахеям мигрируют через гортань в пищеварительную систему. Здесь они линяют еще раз и достигают половой зрелости. Все развитие аскарид от момента инвазии до начала продуцирования самками яиц продолжается около 10–11 недель. Общий срок жизни червей обычно не превышает 11–12 месяцев.

Можно полагать, что спироаскариды — более древняя в геологическом смысле группа паразитов, чем паразитические рабдитострongилиды, и эпоха их становления отстоит от нас не ближе раннего ордовика (около 500 млн лет назад).

Все водные животные той эпохи имели более или менее мощные панцири. Возможно поэтому все нематоды спироаскаридной ветви проникают в хозяина только преорально, то есть через рот, а не через покровы, как рабдитиды.

Именно среди представителей этой ветви эволюции нематод находятся все важнейшие паразиты человека среди нематод.

Как выше упоминалось, число видов нематод, по разным оценкам, достигает от 100 тыс. до 1 млн. В любом случае они не уступают в этом отношении моллюскам, а возможно, и насекомым. По числу же особей нематоды несомненно превосходят всех многоклеточных. Корни столь ярко выраженного биологического прогресса нематод лежат в успешном освоении ими такой адаптивной зоны, как капиллярные промежутки в морском грунте, а затем вообще любые узости, содержащие растворенную органику.

Приобретение сложной кутикулы и фаринкса – специализированного насоса для закачивания в среднюю кишку жидкой пищи — оказались настолько удачными, что нематоды оказались в выигрышном положении по сравнению с другими группами беспозвоночных, которые так же, как и нематоды, осваивали интерстициаль (Gnathostomulida, Gastrotricha, часть Cephalorhyncha — см. ниже).

Челюсти Gnathostomulidae, хоботок Cephalorhyncha или глотка Gastrotricha достаточно узко специализированы для микрофагии (что для многоклеточных, в общем-то, шаг назад), тогда как фаринкс нематод оказался приспособлен для питания любым жидким кормом. Это открыло для нематод и путь к макрофагии особого рода.

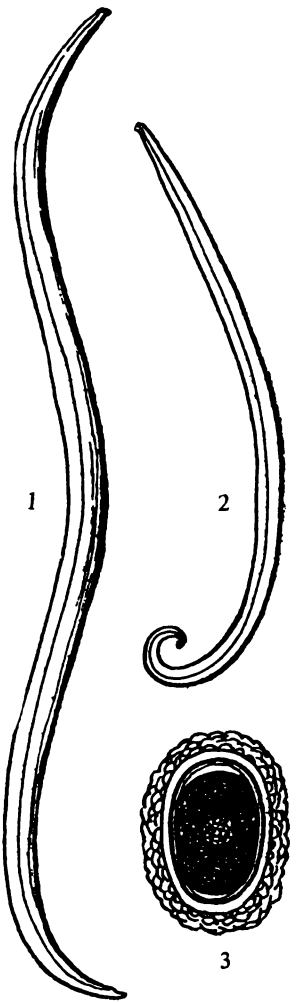


Рис. 16. Ascaris lumbricoides (аскарида человеческая) (Парамонов, 1968):
1 – самка; *2* – самец; *3* – яйцо

Выигрыш нематод был все же обеспечен всем комплексом преобразований. Миниатюризация привела к исчезновению неспециализированной паренхимы, малоклеточности организма (у довольно специализированных число клеток во всем организме составляет около 700), а значит, высокой специализации и интенсификации деятельности оставшихся клеток. Мощная кутикула обеспечила эффективную защиту тела от механических повреждений и не менее эффективную при малых размерах тела ундулирующую локомоцию. С другой стороны, это привело к исчезновению ресничного движения и стимулировало развитие чисто мышечных типов локомоции, что стало причиной появления своеобразной весьма специализированной мускулатуры.

Еще одним важным преобразованием явился сквозной кишечник, средняя часть которого оказалась весьма эффективным химическим реактором, обеспечивающим, вместе с мощными фарингеальными железами, быстрое и полное, почти целиком полостное пищеварение.

Завоевание такого, казалось бы, специфичного местообитания, как узкие капиллярные пространства, открыло нематодам возможности широчайшего распространения не

только в море, пресных водах и на суше, но и в организмах растений и животных, тоже представляющих собой лабиринт более или менее узких пространств, в избытке заполненных жидкой пищей, что позволило существенно увеличить размеры нематод.

Однако именно мелкие подвижные черви проникли во все природные сообщества, дали гигантское разнообразие видов, достигли колоссальной численности, позволившей им играть важнейшую роль в преобразованиях вещества и энергии в биосфере.

Тип Cephalorhyncha

Тип Cephalorhyncha — или головохоботные — объединяет в себе животных, которые во взрослом состоянии еще менее схожи между собой, чем нематоды и гастротрихи. Не случайно, что еще сегодня ученые тасуют их, как колоду карт, то объединяя, то разъединяя их в разных сочетаниях, то, наконец, разочаровавшись в попытках найти родственные связи между отдельными классами первичнополостных червей, повышают ранги всех классов до самостоятельных типов. Это, однако, не решает проблемы положения этих групп животных в системе животного мира, а лишь загромождает и без того сложную зоологическую систему.

Лишь в последние годы благодаря работам В. В. Малахова и его учеников положение изменилось. Именно он показал естественность объединения Nematoda и Gastrotricha в тип Nemathelminthes, и достаточно убедительно доказал эволюционно-морфологическими методами необходимость объединения в тип Cephalorhyncha таких казалось бы разных животных, как черви из классов Priapulida, Kinorhyncha, Nematomorpha и недавно открытых Loricifera.

Еще 150 лет тому назад выдающиеся зоологи Кювье, Ламарк, Жоффруа Сент-Иллер знали, что изучение любой группы животных возможно лишь соблюдая триединство морфологии, анатомии и эмбриологии. Теперь же, углубляя этот подход, современная эволюционная морфология понимает организм как морфопроцесс, то есть не застывший набор систем органов, а весь процесс их становления в онтогенезе. Следовательно, все стадии жизненного цикла в равной мере представляют собой объект сравнения и ни одна из стадий не менее важна, чем другие.

И действительно, как увидим ниже, в тип Cephalorhyncha объединены внешне различные животные. Это микроскопические лорициферы, размеры которых не превышают 0,5 мм, немногим более крупные киноринхи, а рядом с ними довольно толстые приапулиды, достигающие 20 см, и длинные, до 1 м, с очень тонким, менее 3 мм, телом волосатики. Однако изучение этих животных, при всей их общей малой изученности по сравнению с другими группами животных, обнаружило ряд глубоких черт сходства, которые и позволили их объединить в один тип.

Как уже упоминалось выше, этих животных не зря долгое время объединяли вместе с нематодами в один тип Aschelminthes или первичнополостные черви. Сходство в целом ряде признаков прежде всего бросалось в глаза тем ученым, которые первыми начали их изучение. Однако сходство оказалось поверхностным, а различия — принципиальными и глубокими. Такое явление характерно прежде всего для конвергенции, то есть для сходства между неродственными организмами, возникающего благодаря эволюции в сходных условиях существования.

Хотя современные цефалоринхи далеко не все сходны с нематодами в этом, но у этих групп оказалась сходная судьба: Cephalorhyncha, как и Nemathelminthes, на путях своего становления также прошли (а часть их и сейчас там процветает) через интерстициаль. А это повлекло за собой необходимость (как и у нематод) в миниатюризации размеров и, значит, утере паренхимы; в появлении защитных приспособлений (кутикулы), а значит в утере ресничного покрова и ресничного типа локомоции и переход на мускульное передвижение.

Как и у нематод, развитие цефалоринх идет с личинкой, но личинка часто совсем не похожая на взрослых особей, зато похожая на личинок или взрослых из других классов цефалоринх.

Тогда почему же — совершенно закономерно встает вопрос — сходство с нематодами не зашло еще дальше? Потому, что общий предок цефалоринх «выбрал» другую стратегию питания. Если Gnathostomulida охотятся за каждой бактерией или одноклеточной водорослью поодиночке, для чего им служат своеобразные щипцы-челюсти, и все это на базе «турбеллярного» плана организации, если гастротрихи для этой же цели используют, образно говоря, что-то вроде пипетки или резиновой груши, то нематоды приспособились жить буквально в пищевом растворе, который они и закачивают в кишечник своим насосом-фаринксом.

У предков цефалоринх для охоты на их добычу развился специальный отдел тела — хоботок. Он предназначен для активного отлова жертв. И все своеобразие плана организации тела цефалоринх сложилось под знаком сочетания неизбежных адаптаций к жизни в интерстициали и особенностей, определенных типом питания и способом передвижения (рис. 17).

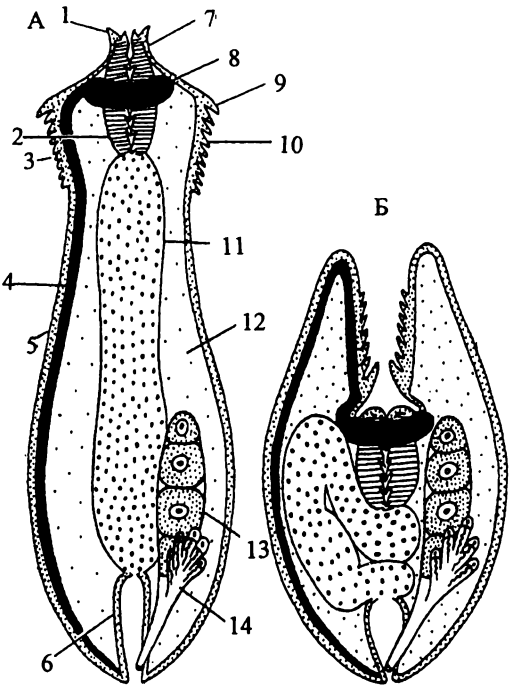


Рис. 17. План строения головохоботных червей с вывернутым (А) и ввернутым интровертом (Малахов, Адрианов, 1995):
1 — зубы; *2* — фаринкс; *3* — интроверт; *4* — брюшной нервный ствол; *5* — абдомен (туловище); *6* — задняя кишка; *7* — ротовой конус; *8* — кольцевой мозг; *9* — клавоскалиды; *10* — скалиды; *11* — средняя кишка; *12* — полость тела; *13* — урогенитальный орган; *14* — протонефридий

И хотя цефалоринхи достаточно широко распространены и бывают достаточно многочисленны, они сильно уступают нематодам и по количеству видов, и по широте распространения, и по роли, которую они играют в общем круговороте вещества и энергии в биосфере.

☐ Класс Kinorhyncha

Киноринхи — одна из наименее изученных групп животных. Все киноринхи — крошечные формы мейофауны (то есть фауны организмов менее 1 мм) морских илистых осадков (рис. 18). Описано около 100 видов, во многом сходных по основным чертам их строения. Тело киноринхов имеет длину от 0,2 до 1 мм, червеобразно, подразделяется на более выпуклую дорсальную и уплощенную вентральную стороны, билатерально симметричное (рис. 19).

У взрослых червей оно может быть разбито на два основных отдела: хоботок (или интроверт) и туловище (см. рис. 19). В хоботном отделе можно выделить три части: ротовой конус, на конце которого располагается терминальный рот. Здесь же размещаются направленные вперед тонкие кутикулярные выросты — стили. Они могут быть крючковидными, листовидными, шиловидными или игловидными, а

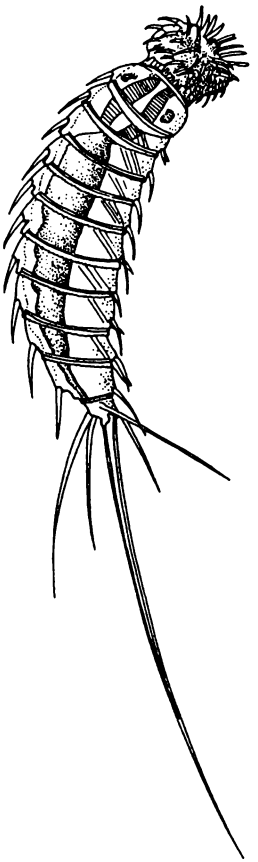


Рис. 18. Класс Kinorhyncha. *Semnoderes armigera* (Павловский, 1937)

количество их может достигать 10. Морфологически и функционально интроверт соответствует головному концу киноринх. В вывернутом хоботе располагается окологлоточное нервное кольцо, являющееся центральным отделом нервной системы. В интроверте залегают глотка и другие передние отделы пищеварительного тракта.

Средняя часть хобота вооружена 5–7 венчиками загнутых назад крупных шипов — скалид, число которых достигает 90. Каждая скалида состоит из дистального шипа и короткого основания. Между ними имеется мягкая кольцевая прокладка, делающая возможной некоторую подвижность скалид. Третья часть хоботного отдела гладкая, представляет собой шейную область.

Туловище заключено в билатерально симметричный кутикулярный панцирь, разбитый на отдельные сегменты – зониты. Количество зонитов всегда постоянно — 13. Лишь среди представителей отряда Cyclorhagida имеется один вид — *Campyloderas vanhoffeni* с 14 зонитами. «Лишний» зонит образован в результате разделения одного из зонитов на два. Кутикулярный покров каждого зонита образован тремя пластинками жесткой гомогенной кутикулы: дорсальной и двумя субвентральными. Жесткие пластинки кутикулярного панциря соединены связками из гибкой волокнистой кутикулы, образуя швы между отдельными пластинками. Такие же связки имеются и между пластинками отдельных зонитов.

Первым зонитом считается весь хоботной отдел. Второй зонит называется шейным. Он окружен пластинками — плацидами. При впячивании хоботного отдела они образуют замыкательный аппарат, по-разному устроенный у киноринх из разных таксономических групп. Остальные, туловищные зониты, устроены практически одинаково. Каждый зонит перекрывает впереди лежащий складкой тонкой и гибкой кутикулы. Поверхность пластинок зонита покрыта множеством направленных назад шипиков. Ширина зонитов у представителей отряда Homalorhagida одинакова, и тело выглядит вальковатым. У Cyclorhagida передние и задние зониты более сужены и их тело принимает сигаровидные очертания. Первая форма характерна для обитателей донных осадков, вторая — для видов, живущих между растений. Часть шипов на зонитах — различная у различных киноринх — способна активно двигаться. Для этого внутри шипа имеется полость, в которую заходит мускул-аддуктор.

В передней части туловища, обычно на четвертом зоните (реже на третьем), вентрально или дорсально располагаются парные цементарные (липкие) железы и прикрепительные трубочки. У части киноринх (Cyclorhage и Conchorhagae) они имеются у обоих полов, а также и у личинок, а у Homalorhagida — только у самцов и служат не для прикрепления, как у первых двух групп, а для акта копуляции. У ряда киноринх обнаружены специальные бугорчатые поля на дорсальных (тергитах) и субвентральных (стернитах) пластинках зонитов. Это овальные участки кутикулы, занятые коническими бугорками с отверстиями, через которые выделяется слизь.

Благодаря такому устройству кутикулярного покрова тело киноринх выглядит поделенным на одинаковые (метамерные) участки. Под кутикулой располагается ги-

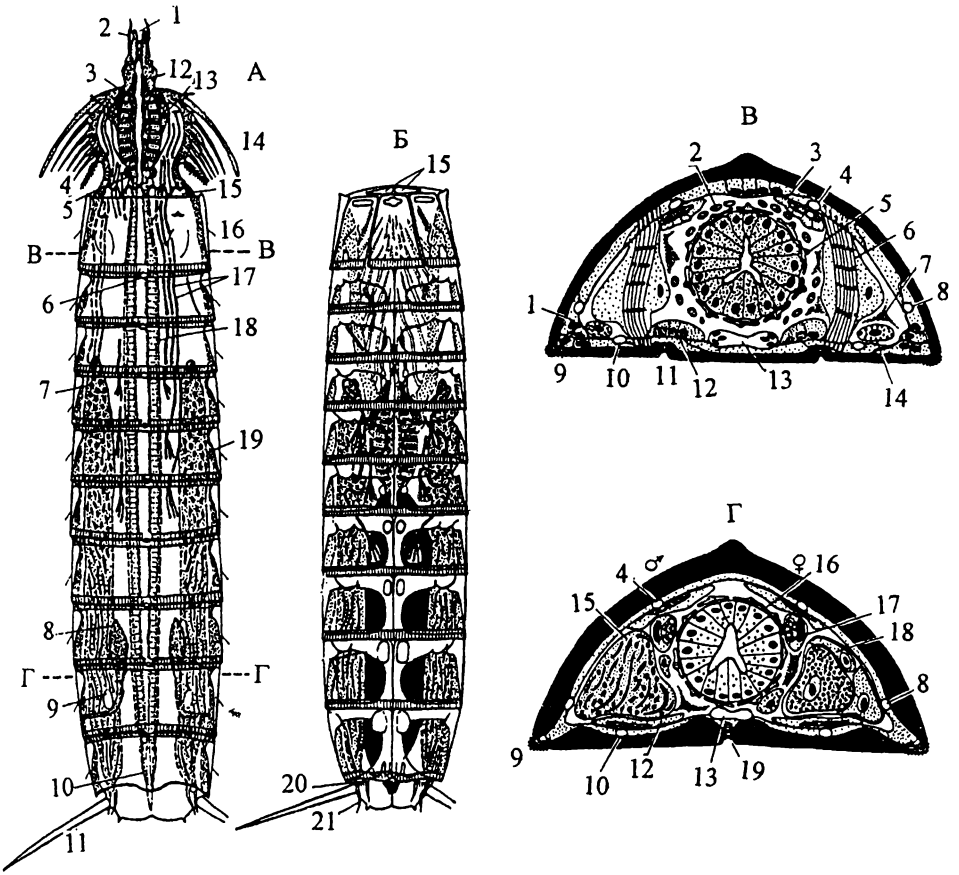


Рис. 19. Схема строения кониринхи из рода *Pycnophies* (Малахов, Адрианов, 1995):
А – общий вид со спинной стороны при вывернутом интроверте; Б – то же самое с брюшной стороны при ввернутом интроверте: *1* – ротовое отверстие; *2* – оральные стилеты; *3* – окологлоточное кольцо; *4* – трихоскалида; *5* – железа; *6* – спинной вырост; *7* – семенник; *8* – протонефридий; *9* – спинно-брюшные мышцы; *10* – задняя кишка; *11* – боковые терминальные шипы; *12* – глоточная корона; *13* – ганглий; *14* – спиноскалиды; *15* – плациды; *16* – чувствительная щетинка; *17* – мышцы-ретракторы; *18* – средняя кишка; *19* – гиподерма; *20* – отверстие выводного протока гонады; *21* – копулятивный шип; В – поперечный срез на уровне задней части 1-го туловищного зонита; Г – то же самое на уровне передней части 9-го туловищного сомита (слева – самец, справа – самка): *1* – гиподерма; *2* – мышцы-ретракторы; *3* – дорсовентральные продольные мышцы; *4* – дорсовентральные нервы; *5* – мускульные волокна средней кишки; *6* – спинно-брюшные мышцы; *7* – дыхательный пигмент; *8* – латеральные нервы; *9* – боковой шов; *10* – вентрально-латеральные нервы; *11* – субвентральный шов; *12* – вентрально-латеральные мышцы; *13* – брюшной нервный ствол; *14* – клетки полости тела; *15* – семенник; *16* – средняя кишка; *17* – протонефридий; *18* – ооциты; *19* – брюшной шов

подерма, представляющая собой однослойный погруженный эпителий. Он сохраняет клеточное строение, не образуя синцития. Ядра гиподермальных клеток собраны в дорсальный и два вентролатеральных ряда — слабо выраженные гиподермальные валики. В местах прикрепления мышц к кутикуле гиподерма образует глубокие впячивания в толщу кутикулы. В гиподерме отлагаются и гранулы пигмента, создающего окраску животного.

Мышечная система состоит из отдельных пучков своеобразной поперечно-полосатой мускулатуры. Кожно-мускульный мешок, столь характерный для плоских чер-

вей, исчезает. Это, во-первых, следствие появление кутикулы как наружного скелета. В результате становится бесполезной та часть сплошных слоев мускулатуры, которая выполняла функции опорного аппарата червя.

Во-вторых, распад ее на отдельные мускульные пучки — следствие расчленения тела киноринх на отдельные участки — зониты, движущиеся хотя и в общем ансамбле, но в какой-то мере имеющие и свои степени свободы. Кроме того, подвижностью обладают и многие шипы, покрывающие панцирь киноринх. Мышцы располагаются, в основном, метамерно соответственно расчленению тела на зониты. Кольцевые мышцы имеются лишь в двух первых зонитах, в остальных остатки кольцевого слоя мускулатуры превращены в дорсовентральные тяжи, проходящие по бокам каждого зонита от тергальной к стернальной пластинкам. Эти мышцы служат антагонистами ретракторам (втягивателям) хоботного отдела. При их сокращении тергиты и стерниты сближаются, при этом повышается внутреннее давление, что обеспечивает выворачивание хоботного отдела. С каждой стороны тела проходят по семь внутренних ретракторов, из которых четыре расположены вентрально и прикрепляются к щиткам 5–8 зонитов, а три дорсально и прикрепляются в 5–7 зонитах. Кроме них имеются группы продольных мышц, состоящих из двух дорсальных и двух вентральных пучков. Эти мышцы расположены метамерно, прикрепляясь к утолщенным краям кутикулярных пластинок. Они сближают между собой лежащие сзади зониты.

Пищеварительная система киноринх не замкнутая, имеет вид трубки, подразделенной на несколько отделов. Ротовая полость находится внутри ротового конуса, на котором, как указано выше, терминально открывается рот. Она выстлана тонкой кутикулярной пленкой. Вслед за ротовой полостью идет глотка, занимающая остальную часть хоботкового отдела. Канал глотки выстлан кутикулой, подостланной однослойной гиподермой. Снаружи глотка окружена радиальными мышцами. У Homolorhagida глоточная полость в поперечном сечении треугольная. Это позволяет предположить, что она функционирует как насос. У Cyclorhagida глоточный канал на разрезе круглый или несколько сплющенный дорсовентрально. Его стенки образуют многочисленные продольные складки. Интересно заметить, что собственно интерстициальными являются Homalorhagida, которые, как и нематоды, живут в растворе органики.

Далее следует короткий и тоже эктодермальный пищевод, ведущий в среднюю кишку, на поперечном срезе сохраняющую сечение, аналогичное глотке. Средняя кишка выстлана призматическим эпителием. Микроворсинок на нем не обнаружено.

Задняя кишка короткая, эктодермальная, выстлана кутикулой лишь в задней части. Между средней и задней кишками расположен кольцевой клапан-сфинктер, а второй такой же лежит перед анальным отверстием, которое в виде широкой поперечной щели открывается между тергальной и вентральной пластинками последнего зонита.

Выделительная система представлена парой простых неразветвленных протонефридиев с одной терминальной клеткой. Они располагаются в 10 зоните по бокам от кишечника. Выводной проток проходит по внутренней поверхности дорсовентральной мышцы 11 зонита и открывается нефридиальной порой на боковой поверхности тергита этого же зонита.

Между стенками тела и внутренними органами имеется небольшая полость тела, заполненная темным зернистым содержимым. Никаких клеточных элементов в ней не обнаружено.

Нервная система расположена интраэпителиально, что, как известно, очень примитивный признак. Базальная мембрана, подстилающая гиподерму, одновременно отделяет нервную систему от полости тела. Центральная часть нервной системы

представлена окологлоточным нервным кольцом, располагающимся в хоботном отделе при основании ротового конуса, и вентральным нервным стволом. Нервные клетки концентрируются впереди и позади нервного кольца, а также лежат метамерными группами в вентральном нервном стволе. Ультраструктурные исследования показали наличие еще шести тонких продольных дорсовентролатеральных нервов, топографически связанных с продольными лентами мускулатуры и служащих для ее иннервации. Эти нервы содержат только нервные волокна, и в них входят иннервационные отростки мышечных клеток.

В основе метамерии нервной системы, как и мышечной, лежит расчленение кутикулярного аппарата на зониты, что было вызвано необходимостью придать гибкость жесткому кутикулярному покрову.

Органы чувств киноринх развиты слабо. Они включают в себя глазные пятна, скалиды, чувствительные щетинки, внутренние механорецепторы, флоскули и чувствительные пятна.

Глазки отмечены лишь у циклорагид. Они расположены в головном зоните, дорсолатерально по бокам от мозга, у основания передних скалид. В самом лучшем случае — это бокал, выстланный красным пигментом и заполненный прозрачной массой, образующей линзу.

Специфическими органами чувств являются флоскули, которые представляют собою мельчайшие чашечки с порой посередине, окруженные 7–11 выростами-лепестками. Через поры выделяется густой секрет. С флоскулями связаны и чувствительные пятна. Чувствительные щетинки и скалиды в принципе устроены подобно аналогичным рецепторам других беспозвоночных.

В подавляющем большинстве киноринхи раздельнополы, хотя и известны отдельные случаи гермафродитизма. У некоторых видов самцы имеют копулятивные шипы и прикрепительные трубочки на 13 зоните. Гонады парные, удлиненно-мешковидные, открываются наружу раздельными протоками вблизи заднего конца тела на вентральной стороне. У самок вблизи генитальной поры имеется мешковидный семяприемник. Все это свидетельствует о внутреннем оплодотворении.

Яйца образуют кладку, прикрепляемую к заднему концу самки или откладываемую в старую кутикулу. Развитие зародыша у киноринхов не изучено, хотя известно, что оно прямое. Молодая форма, находящаяся в яйце, еще не расчленена на зониты, но уже снабжена шипами. Вылупившееся животное имеет 11 зонитов. Рост сопровождается линьками. С каждой постэмбриональной линькой к телу молодого животного прибавляется по зониту.

Киноринхи — исключительно морские животные, обнаруженные пока что в прибрежном мелководье, хотя были найдены на глубинах до 4725 м. Они встречаются от полюсов до тропиков, обитают в широком диапазоне солености (от 7 до 60‰) и температур (от −2 до +40 °С). Это типично иловые или песчано-иловые формы, хотя встречаются и на камнях и водорослях, в наилке, оседающем на них. В песке встречаются реже. Ракушечник заселяют лишь некоторые представители циклорагид, видимо, специализированных к этому. Передвигаются животные весьма своеобразно. Вытягивая головной конус, они зацепляются скалидами и при помощи сокращения продольных мышц подтягивают тело вперед. Затем снова повторяют весь цикл. Один «шаг» равен одной трети длины тела. Такой способ передвижения очень медлителен и малоэффективен. Киноринхи способны также совершать и боковые изгибы тела и повороты ротового конуса, необходимые для поиска пищи. Потревоженные животные целиком втягивают головной зонит, защищая его замыкательным аппаратом, и в таком положении остаются неподвижными. В кишечниках большинства киноринх обнаруживается детрит, ил и песок. Следовательно, они преимущественно детритофаги. Но обитающие на водорослях киноринхи питаются диатомеями.

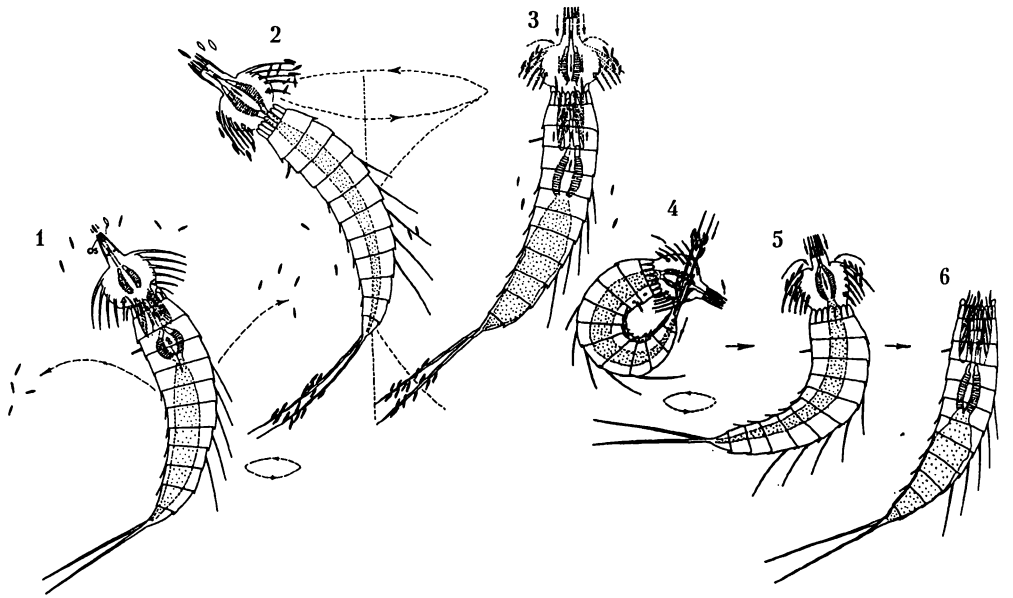


Рис. 20. Схема движения киноринхи из рода *Echinoderes* при питании диатомовыми водорослями (Адрианов, Малахов, 1994)

Механизм питания киноринх можно продемонстрировать на примере *Echinoderes asiaticus*, которого содержали в культуре диатомовых водорослей. Выворачивая интроверт и изгибая переднюю половину тела, животное производит комплекс повторяющихся движений (рис. 20, *1*), в результате чего создаются токи воды, приносящие близлежащих диатомей к интроверту. Часть водорослей при этом киноринх захватывает оральными стилетами ротового конуса, действующими наподобие пинцета (рис. 20, *2*). Захваченная диатомея направляется в глоточную трубку за счет ее засасывающих движений (рис. 20, *3*).

Большая часть диатомей захватывается иным образом. Вращаясь вокруг своей оси и подковообразно изгибаясь, киноринха может собирать микроводоросли просто на скалиды и длинные терминальные шипы, смазанные клейким секретом (рис. 20, *4*). Животное периодически изгибается, поджимая длинные терминальные шипы на брюшную сторону и смазывает эти придатки. Таким же образом смазываются и скалиды интроверта. Когда на скалиды прилипает несколько диатомей, животное вворачивает, а затем начинает вытягивать ротовой конус так, что вилообразные стилеты, проходя между ввернутыми скалидами, снимают диатомей.

Диатомей, прикрепленных к терминальным шипам, животные снимают, пропуская шипы шипы у их основания между скалидами (рис. 20, *4–6*).

Заблуждением явилось представление об их редкости. В Черном море их численность может превышать 1000 экземпляров на квадратный метр, а возле Шотландии – даже 15 000 на кв. м. В море Лаптевых их численность достигает 1436 экз. на кв. м.

Видимо, именно стратегия питания в конкретном, довольно узком биотопе, выбранная киноринхами, и связанная с этим совокупность адаптаций (расчлененная кутикула, устройство глотки и т. п.) и привели к тому, что, обеспечив киноринхам относительное процветание в пределах их биотопа и широкое распространение в море, все же ограничила их именно этим биотопом, в противоположность нематодам.

☐ Класс Loricifera

Класс Loricifera — один из самых молодых таксонов животного мира такого высокого ранга. Уже по этой одной причине он стоит того, чтобы о его открытии было сказано чуть подробнее. Кроме того, открытие лорицифер — яркий пример, который иллюстрирует очень простую мысль: мы даже не подозреваем, сколько еще неоткрытого живет рядом с нами! На этой, казалось бы, полностью изученной планете, еще очень много работы для зоолога, мечтающего найти что-то неведомое. Другой вопрос, что надо представлять себе, где надо искать, и как. Одно из таких мест, где еще долго будут искать и находить, это так называемый мейобентос, то есть совокупность мелких (менее 1 мм) организмов, населяющих морские осадки. Особенно это касается морского мейобентоса. Именно к нему относятся морские свободноживущие нематоды, гастротрихи, киноринхи. Здесь нашли гнатостомулид и других животных, выделенных сейчас в таксоны высокого ранга.

История открытия лорицифер начинается с того момента, когда в 1975 году датский зоолог Кристенсен, изучая богатую мейобентосную фауну близ старинного замка Эльсинор (который, кстати, расположен в столице Дании Копенгагене и его хорошо видит каждый, проходящий Датскими проливами. И с ним же, как известно, связана судьба Гамлета, принца Датского) обнаружил в грубо-песчаном грунте на глубине 10–12 м два экземпляра необычных организмов. Сразу оценив значение находки, Кристенсен пытался подготовить материал для исследования с применением трансмиссионного электронного микроскопа, но заливка не удалась. Оба экземпляра разрушились.

Успеха Кристенсен достиг лишь в апреле 1982 года на морской биологической станции в Роскоффе во Франции. Поначалу поиски были безуспешны и только в последний день пребывания на станции Кристенсен стал обладателем большой пробы грунта массой в 100 кг с глубины 25–30 м. Времени на стандартную обработку пробы не было, и Кристенсен просто залил ее пресной водой, что вызвало осмотический шок у содержащихся в грунте животных. Они всплыли, были собраны с поверхности воды и зафиксированы обычным раствором формалина. Именно в этой пробе были обнаружены взрослые и личиночные формы разыскиваемых организмов.

Эта же процедура была повторена неоднократно тем же летом при работе со студентами у берегов Западной Гренландии, где Кристенсен проводил летнюю практику по курсу арктической биологии.

Эти материалы позволили описать первого представителя лорицифер *Nanoloricus mysticus* (рис. 21). Позднее были описаны еще восемь видов лорицифер из шести проб грунта, собранных на глубине 400 м у берегов Флориды. Еще около 70 видов из разных районов Мирового океана в настоящее время ждут своего описания. Это признак того, что еще сотни, если не тысячи, видов лорицифер ждут своих исследователей во всех морях и океанах нашей планеты.

Лорициферы — мелкие морские организмы с длиной тела 225–383 мкм во взрослом состоянии. Тело подразделяется на хоботной (интроверт) и туловищный отделы (рис. 21 А). В хоботном различают ротовой конус с 8–9 оральными стилетами или с 6–16 оральными скалидами, среднюю часть, вооруженную девятью кругами придатков — скалид, и шейную область, или торакс. Туловище одето склеротизированным панцирем — лорикой, которая состоит из шести пластинок или разделена на большое число пластинок продольными бороздами (число которых составляет 22 и более). Область торакса покрыта прямоугольными пластинками, расположенными правильными кругами так, что торакс разбит на шесть сегментов. Лорика у некоторых видов несет также поперечные гребни, разделяющие ее на пять сегментов. На задней части лорики имеются особые органы чувств — флоскули. Рот терминальный, открывается на вершине ротового конуса, анус расположен на заднем конце туловища.

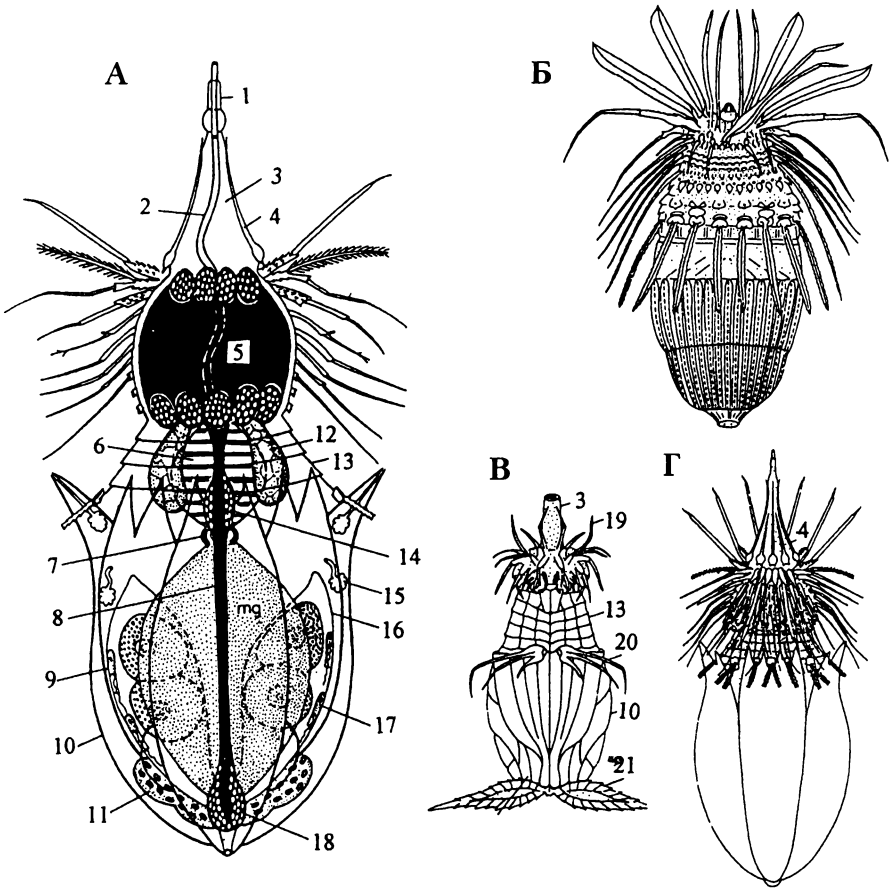


Рис. 21. Класс Loricifera. Морфология и анатомия (Малахов, Адрианов, 1995):
А – схема строения самки *Nanaloricus mysticus*, вид с брюшной стороны. Масштаб 50 мкм; Б – *Rugiloricus cauliculus*; В и Г – строение *Nanaloricus mysticus*: личинки (В) и взрослой (Г) (Б, В – вентрально, Г – дорсально): *1* – ротовая трубка; *2* – глоточная (буккальная) трубка; *3* – ротовой конус; *4* – оральные стилеты; *5* – мозг; *6* – фаринкс; *7* – пищевод; *8* – вентральный нервный ствол; *9* – ооциты; *10* – лорика; *11* – прикрепительные железы; *12* – слюнные железы; *13* – торакс; *14* – шейный ганглий; *15* – гиподермальные железы; *16* – урогенитальные органы; *17* – терминальные клетки протонефридия; *18* – каудальный ганглий; *19* – клавоскалиды; *20* – локомоторные шипы; *21* – латеротерминальные придатки

Лорициферы раздельнополы и половой диморфизм выражен в строении первого круга скалид (клавоскалиды).

Личинки лорицифер имеют размеры 80–385 мкм (на последних личиночных стадиях лорициферы могут быть крупнее половозрелых особей) и отличаются тем, что ротовой конус у них лишен придатков, лорика складчатая у всех форм, на вентральной стороне лорики имеются 2–3 пары локомоторных щетинок, на заднем конце – пара длинных локомоторных придатков. Личинки растут, периодически сбрасывая старую кутикулу.

Анатомия лорицифер пока не изучена. О внутреннем строении известно лишь то, что удается рассмотреть через покровы на тотальных препаратах. Хоботной и туловищный отделы внутри разделяются друг от друга специальной септой. Кишечник открывается склеротизированной буккальной (глоточной) трубкой, входящей в мы-

шечный бульбус, за которым следуют пищевод и объемистая средняя кишка. Задняя кишка короткая, открывается анусом на вершине анального конуса. Ресничек в кишке нет, но имеется пара слюнных желез.

Нервная система представлена окологлоточным нервным кольцом, с которым связан крупный двулопастной дорсальный ганглий. От последнего, по-видимому, отходит вентральный нервный ствол, с которым связаны несколько небольших туловищных и крупный анальный ганглий.

Половая система представлена парными яичниками у самок и парными семенниками у самцов. У последних есть также копулятивные шипы, а у самок непарный семяприемник.

Выделительная система состоит из пары протонефридиев.

Известные сейчас лорицифериды распределены в два семейства Nanaloricidae с единственным родом и видом *Nanaloricus mysticus* и семейством Pliciloricidae с пятью видами рода *Pliciloricus* и тремя видами рода *Rugiloricus*.

Существующие находки говорят о широком распространении лорицифер: прибрежные воды Дании, Гренландии, Ла-Манш, Азорские острова, атлантическое побережье США. Лишь первый вид найден на небольших глубинах — 20–25 м на илисто-песчаных или ракушниковых грунтах. Остальные восемь видов обнаружены на оолитовых, кварцевых или фосфоритовых песках на глубинах от 100 до 437 м.

Несмотря на явные отличия между киноринхами и лорициферами, бросается в глаза сходство их планов организации. Тело и тех и других подразделено на хоботной и туловищный отделы. В хоботном отделе у обоих выделяется ротовой конус, вооруженный направленными вперед придатками; средняя часть с загнутыми назад скалидами и шейную область. Нервная система построена по общему плану и представлена нервным кольцом в хоботном отделе и брюшным нервным стволом, с которым связаны вентральные ганглии.

Имеются и более частные признаки сходства. Так, первый венчик у тех и других несет по восемь скалид, сходных по строению и у киноринх, и у лорицифер, и отличающихся по строению от многочисленных (25–35) скалид, содержащихся в последующих венчиках.

У некоторых лорицифер не только в шейном отделе, но и на лорике, имеются поперечные гребни, делящие тело на сегменты, общее число которых равно числу зонитов у киноринх и составляет 11. Отсюда следует, что шейный отдел лорицифер может соответствовать шейному отделу и одному-двум передним зонитам туловища киноринхов.

Это позволяет говорить об общем происхождении обеих групп, освоивших в настоящее время разные биотопы в пределах интерстициали. Если для киноринхов характерно своеобразное передвижение, напоминающее локомоцию гусеницы бабочки пяденицы, то лорицифериды, вероятнее всего, прикрепляются к песчинкам, то есть ведут неподвижный образ жизни. Этим и объясняются наблюдаемые различия в их строении.

☐ Класс Priapulida

Приапулиды — один из самых маленьких классов животного мира, хотя в последние годы описывают много новых форм, в том числе и очень интересных с точки зрения выяснения положения Priapulida в системе первичнополостных червей. В настоящее время в состав этого класса входят около 20 видов, подразделяемых в два отряда — Priapulomorpha и Seticoronaria. Ископаемые представители класса известны из среднего Кембрия (рода *Ottoia* и *Selkirkia* — формация Берджесс-Шейл, Британская Колумбия, юго-запад Канады), то есть 550 млн лет назад). Вид *Priapulites konecniovorum* найден в отложениях Каменноугольного периода (около 300–350 млн лет назад) в Иллинойсе (США).

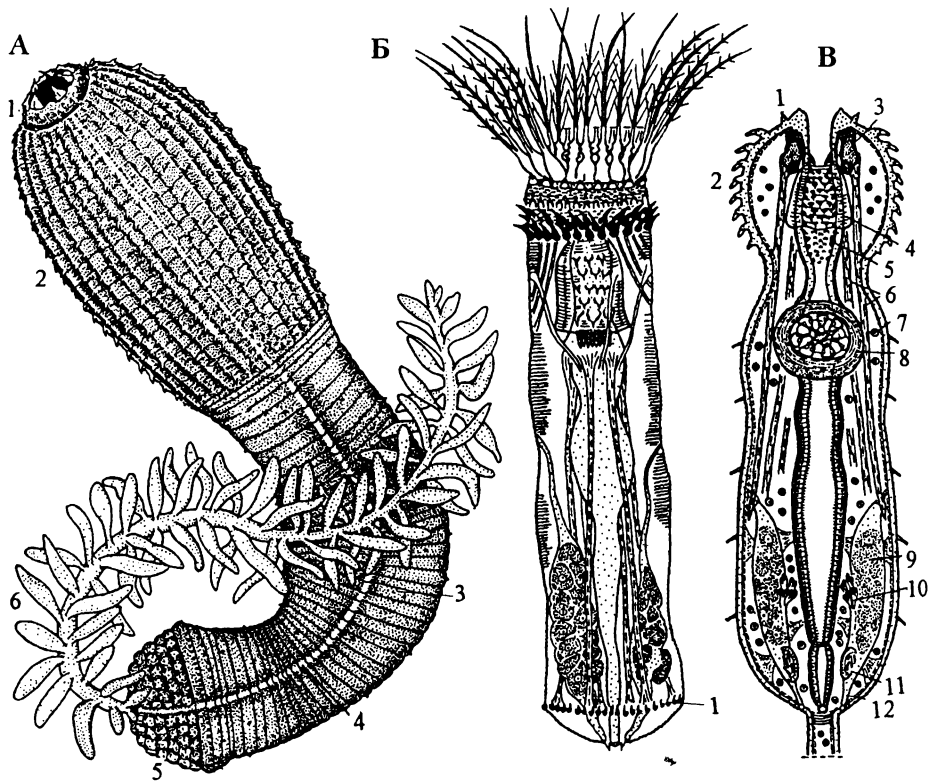


Рис. 22. Класс Priapulida. Внешний вид и схема строения тела (Малахов, Адрианов, 1996):
А — внешний вид *Priapulus caudatus* с брюшной стороны: *1* — циркуморальное поле; *2* — интроверт; *3* — туловище; *4* — просвечивающий сквозь покровы брюшной нервный ствол; *5* — преанальный подотдел тела; *6* — хвост; Б — схема строения приапулид из отряда Seticoronaria на примере *Maccabeus tentaculatus*: *1* — преанальные крючья; В — схема строения приапулид из отряда Priapulomorpha (на примере карликовых *Tubiluchus*): *1* — околоротовые скалиды; *2* — скалиды интроверта; *3* — окологлоточное нервное кольцо; *4* — складка кольцевой мускулатуры; *5* — фаринкс; *6* — мышца-ретрактор; *7* — клетка полости тела; *8* — политиридиум; *9* — гонада; *10* — протонефридий; *11* — семяприемник; *12* — урогенитальный орган

Все представители этого класса — морские животные, ведущие роющий (Priapulomorpha) или сидячий (Seticoronaria) образ жизни.

Приапулиды — червеобразные животные с вальковатым цилиндрическим телом. Их длина от 1,5–2 (*Nubulichus corallicola*) до 200 мм (*Priapulus caudatus*). У мелких форм тело прозрачное или полупрозрачное, но у более крупных встречаются переходы от молочно-белого до светло-коричневого. Тело взрослых животных подразделяется слабым перехватом на туловище и хоботок (просому). Позади туловища расположены хвостовые придатки (рис. 22 А, В) которые отсутствуют у представителей Seticoronaria (рис. 22 Б).

Хоботок чаще всего имеет булавовидную форму. У *Priapulus* его длина достигает почти одной трети длины тела, а диаметр приблизительно равен диаметру туловища. Ротовое отверстие расположено терминально и окружено крепкими кутикулярными зубчиками, заходящими глубоко в ротовую полость и глотку. Зубчики расположены правильными концентрическими пятиугольниками, количество которых колеблется у разных видов от трех до семи. У крупных экземпляров количество зубчиков может достигать 100.

У представителей отряда Seticoronata ротовое отверстие окружено несколькими венчиками щупалец. В отряде Priapulida на наружной части хоботка имеется 20–25 продольных рядов папилл — скалид.

Хобот при помощи мышц-ретракторов способен глубоко вворачиваться. Поверхность туловища приапулид носит носит кольчатый характер, однако первое впечатление о метамерности их строения обманчиво, так как кольчатость затрагивает лишь кутикулу и связана с практически субдермальным расположением кольцевой мускулатуры. Количество колец у разных видов колеблется от 25 до почти 100. На кольцах разбросаны мелкие папиллы, которые могут быть круглыми (*Priapulus*) или даже длинными, игольчатыми (*Halicryptis*). Задний конец тела кончается у Seticoronata анальным конусом, на котором терминально открывается анус. Анальный конус окружен венчиком кутикулярных зубчиков, а по бокам анального отверстия — два двучленистых выроста кутикулы, так называемые тубулы.

У Priapulomorpha в конце туловища расположен один, реже два хвостовых придатка. У *Priapulus caudatus* он локализован в центре задней части туловища, из-за чего анальное отверстие смещено несколько латерально. У остальных оно открывается терминально.

Хвостовые придатки имеют вид полых цилиндрических выростов, иногда сегментированных. Они покрыты гроздьями мелких многочисленных тонкостенных пузырьков. Величина придатков может быть разной — от коротких с несколькими пузырьками (*Priapulus tuberculatospinosus abyssorum*) до размеров, в два раза превышающих размеры туловища (*Tubiluchus*). Придатки способны сокращаться.

Тело приапулид покрыто кутикулой. Она состоит в основном из двух слоев, внешний из которых — экзокутикула — тонкий и прочный. Эндокутикула более толстая и несет в своей толще параллельно расположенные фибриллы, содержащие кроме кислых мукополисахаридов некоторое количество белка и хитина. Благодаря этому они приближаются по составу к кутикуле членистоногих. Рост приапулид сопровождается линьками.

Гиподерма, подстилающая кутикулу, представлена однослойным кубическим или уплощенным эпителием. Он содержит большое количество желез. Они относятся к так называемым малоклеточным, располагаются на базальной мембране и погружены своей апикальной частью в толщу кутикулы. Снаружи тело железы прикрыто видоизмененными гиподермальными клетками, а выводной проток также прикрыт особым кутикулярным колпачком. Под железами расположена субэпителиальная сеть нервных волокон и чувствительных окончаний, лежащих на железистых клетках. Кроме этих желез в гиподерме туловища имеется и большое количество грушевидных слизистых желез.

Мышечная система приапулид представлена мышцами стенок глотки и туловища, протракторами хоботкового отдела (просомы), а также мышцами кишечника и мочеполового комплекса. Мускулатура стенки тела состоит из мощных слоев наружных кольцевых и внутренних продольных мышц. Кольцевые мышцы собраны в утолщения, соответствующие наружной кольчатости, а продольные у некоторых образуют сплошной слой, прерывающийся только на вентральной стороне нервным стволом, а у других состоят из отдельных групп по 3–5 клеток в каждой. В некоторых участках тела продольные мышцы прилегают к кольцевым, в других — отделены промежутками. Полостная жидкость контактирует с клетками продольной мускулатуры, а в некоторых случаях — и кольцевой. Сильная мускулатура стенок тела обеспечивает животному не только передвижение по поверхности дна, но и роющий образ жизни.

На границе между туловищем и хвостовым придатком расположена мощная кольцевая мышца — сфинктер. Его сжатие способно полностью перекрыть сообще-

ние полости тела с полостью хвостовых придатков. Это особенно важно при внезапной утере придатка или его ранения, так как предупреждает утечку полостной жидкости.

Втягивание просомы осуществляется системой лентовидных мышечных тяжей протракторов, свободно расположенных в полости тела. Одним концом они прикрепляются к мускулатуре глотки, другим — к продольным мышцам стенки тела, уже в нижней половине туловища. Количество протракторов колеблется от вида к виду. Так, у *Priapulus caudatus* имеется восемь длинных и 25 коротких протракторов. Мощным мышечным футляром снабжена глотка. Она охвачена целой системой продольных, кольцевых и радиальных мышц. Сокращение кольцевых приводит к сужению просвета глотки, а сокращение радиальных и расслабление кольцевых дает обратный эффект. Мышечные волокна приапулид веретеновидные, короткие (около 100 мкм), одноядерные и весьма напоминают гладкомышечные клетки.

У карликовых приапулид *Tubiluchus* имеются специфические мышечные образования: мощная кольцевая мышца вокруг глотки и так называемый политиридиум. Это специфический фильтрующий орган, состоящий из набора кольцевых мышц, расположенный позади пищевода (см. рис. 22).

Между стенкой тела и внутренними органами расположена обширная полость, занимающая 60–65 % объема тела. Она заходит в щупальца и в хвостовые придатки. Жидкость полости тела приапулид непосредственно контактирует с клетками мускулатуры. Со стороны кишечника жидкость омывает клетки мышечной обкладки кишечника. В полостной жидкости взвешены округлые мезенхимные клетки.

Жидкость заполняет от 30–40 до 50 % объема полости тела. На воздухе она имеет слабо розоватый цвет, но вне соприкосновения с ним — светло-желтый. По составу она близка к морской воде. Мезенхимные клетки, содержащиеся в ней, подразделяют на эритроциты и гранулоциты. В 1 куб. мм полостной жидкости *P. caudatus* содержится 4500–16 000 эритроцитов. Это двояковыпуклые клетки диаметром 10–20 и толщиной 3 мкм. Ядро имеется, но плохо заметно. В цитоплазме эритроцитов содержится дыхательный пигмент гемиэритрин. Гранулоциты способны к фагоцитозу, участвуют в инкапсуляции инородных тел и в процессах регенерации.

Интересно отметить, что у карликовых приапулид *Tubiluchus* гемиэритрина нет. Вероятно, у приапулид впервые в животном мире появляется настоящая дыхательная система. Это связано с увеличением размеров, а значит, с уменьшением относительной поверхности их тел. В результате возникает необходимость компенсации этой потери в виде дыхательного органа — хвостовых придатков, и распределительного механизма в виде дыхательного пигмента в мезенхимных клетках, которые, перемещаясь в полостной жидкости (а последняя все время перемешивается благодаря действию мускулатуры — и стенок тела, и ретракторов глотки), переносит связанный гемиэритрином кислород ко всем органам тела. Вполне понятно, что тубилухусам, имеющим размеры тела 1,5–3 мм, это не нужно. Диффузия кислорода через стенку хвостовых придатков для них вполне достаточно.

Правда, считают, что функция хвостовых придатков не ограничена ролью «водяного легкого», так как у сидячих форм его нет, а его удаление вроде бы не сказывается на активности животного. Возможно, он выполняет и функцию якоря.

Пищеварительная система приапулид состоит из ротовой полости, глотки, короткого пищевода, желудка, обширной средней кишки и небольшой задней. Ротовая полость, глотка, а также каудальная часть задней кишки эктодермального происхождения и выстланы кутикулой. В переднем отделе пищеварительного тракта кутикула образует различные неровности, выступы и крепкие загнутые назад зубчики. Все остальные отделы пищеварительного тракта выстланы однослойным энтодермальным эпителием. Апикальная поверхность клеток несет микроворсинки.

Экскреторная система приапулид состоит из выделительной и секреторной частей. Первая представлена системой протонефридиев. Терминальные клетки со жгутиковым «пламенем», циртоциты продолжаются в выводные канальцы, которые открываются в более широкие собирательные каналы, доставляющие экскрет в собирательный мешок. Последний изнутри выстлан эпителием с микроворсинками. В мешок каналы открываются через специальную структуру — фильтрующую подушечку.

Секреторная часть выделительной системы с первого взгляда похожа на протонефридий, но ее терминальные клетки лишены жгутов. Собирательные канальцы заполнены каплями секрета, который поступает в нефридиальный мешок. Функция секреторной части не известна. Содержимое нефридиального мешка попадает в общий мочеполовой проток, а затем выводится наружу.

Строение нервной системы приапулид довольно просто. Она состоит из окологлоточного кольца и непарного вентрального тяжа. Расположена нервная система интраэпителиально, что говорит о происхождении приапулид от очень примитивных целентерий.

Органы чувств приапулид изучены слабо. Среди них большое количество сенсорных выростов, щетинок, папилл и трубочек, которые служат механо- и хеморецепторами. Животные различают кислоты, щелочи, пересоленные растворы и делают попытку уйти от них. На хоботке обнаружены фоторецепторы. Весьма характерными органами чувств являются флоскули — небольшие розетковидные образования. Они обнаружены у карликовых приапулид — тубилухусов. По своему строению флоскули подобны тем, что имеются у лорицифер.

Приапулиды раздельнополы. Гермафродитизм встречается как исключение. Гонады представлены компактными плотными телами, расположенными по обе стороны от задней кишки. Половой проток впадает в проток выделительной системы и дальше следует как общий мочеполовой.

Оплодотворение наружное. В районе Мурманского берега время нереста у *Priapulus caudatus* приходится на октябрь. Вымет происходит вечером или в полночь. Нерест начинают, как правило, самцы.

Предполагается, что у карликовых приапулид из рода *Tubiluchus* оплодотворение внутреннее.

Эмбриональное развитие у приапулид изучено плохо. Известно, что дробление у них довольно многоклеточно и, вероятнее всего, недетерминированное. Гаструляция типа эпиболии, в данном случае напоминающая врастание плотного комплекса клеток с вегетативного полюса внутрь зародыша. Бластоцель целиком заполнен клетками и напоминает паренхимулу. Когда фагоцитобластический зачаток дифференцируется на внутренний слой — будущую энтодерму, и более периферический слой мезенхимных клеток, из эктодермы внутрь зародыша врастает перегородка (септа), отделяющая зачаток хоботного отдела (пресептум) от туловища (постсептума). Ротовое отверстие прорывается на переднем конце зародыша вне какой-либо связи с бластопором. Анус закладывается на заднем конце зародыша, возможно, на месте бывшего бластопора.

Личинка приапулид выглядит следующим образом (рис. 23 А). Ее тело заключено в кутикулярный панцирь. У *Priapulus* он состоит из широких дорсальной и вентральной и четырех пар узких пластинок на боковых сторонах тела. На переднем крае панциря могут быть дополнительные шейные пластинки.

При полностью вывернутом хоботном отделе у личинок приапулид можно различить следующие части хоботка: ротовой конус, образованный вывернутой глоткой, среднюю часть, вооруженную направленными назад скалидами, и шейный отдел, лишенный скалид. Ротовой конус вооружен несколькими венчиками кутикулярных пластинок, направленных вперед. Ротовое отверстие располагается на вершине ро-

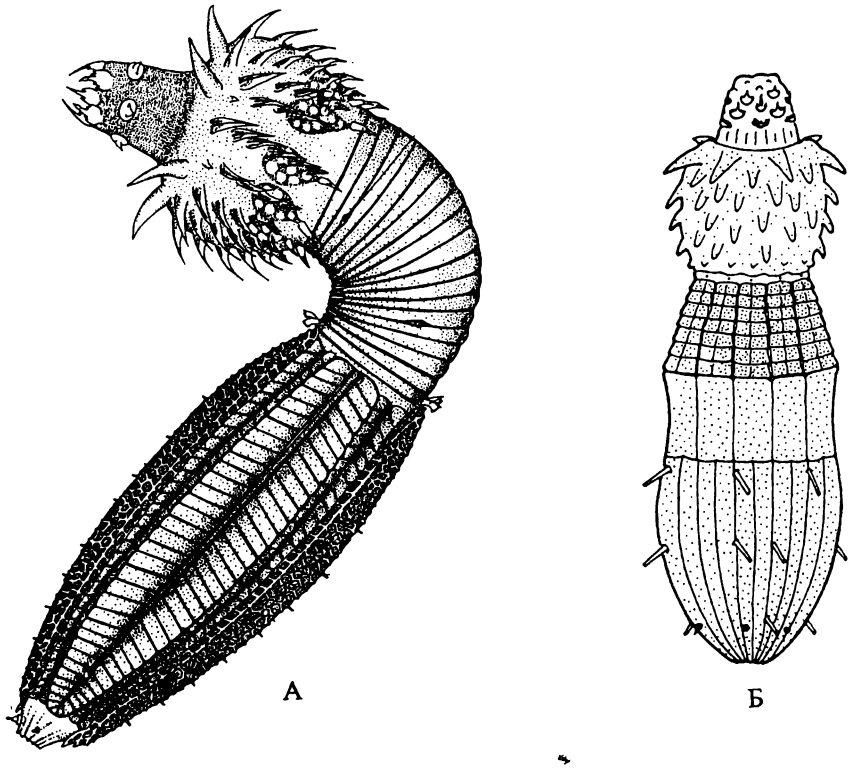


Рис. 23. Личинки Priapulida (Малахов, Адрианов, 1995):
А — поздняя личинка *Halicryptus spinulosus*; Б — личинка *Tubiluchus* (обращает внимание ее сходство с Loricifera)

тового конуса. Кишечник подразделяется на глотку, среднюю кишку и заднюю кишку. Анус располагается терминально на заднем конце тела. Вблизи ануса находится кутикулярный вырост, несущий протоки каудальных желез.

Нервная система личинки представлена окологлоточным нервным кольцом, залегающим в хоботном отделе при основании ротового конуса, и вентральным нервным стволом. Стенки тела образованы кутикулой сложного строения, гиподермальным эпителием, слоем кольцевой и слоем продольной мускулатуры.

Из описания следует, что личинка приапулид куда более похожа на киноринхов, чем на собственных взрослых особей. Сходство проявляется и в подразделении отделов тела, и в расчленении кутикулы, и в строении пищеварительного тракта, а особенно — нервной системы.

Еще более интересно, что личинка карликовых приапулид из рода *Tubiluchus* чрезвычайно напоминают взрослых лорицифер (рис. 23 Б). Точно так же они имеют интроверт, а тело одето лорикой, очень сходно устроен замыкательный аппарат переднего отдела лорики. Это заставляет предположить, что Loricifera — неотенические личинки карликовых приапулид.

И в данном случае резкое различие в строении взрослых особей трех классов одного типа определяется тем, что приапулиды освоили иную адаптивную зону. Priapulida ведут роющий образ жизни и их передвижение осуществляется так называемым гидравлическим способом. Эффект достигается сокращением кольцевой мускулатуры заднего конца и расслаблением ее в переднем. В результате повышается

давление полостной жидкости, осуществляется сильное выбрасывание вперед хобота и раздвигание грунта. Раздувшийся хобот расширяет ход в грунте. Крючками просомы животное закрепляется в грунте и при помощи сильных мышц-протракторов подтягивает остальную часть тела. Многочисленные папиллы и другие кутикулярные выступы на туловище не допускают отдачи назад при последующем выбрасывании хобота. Скорость движения животного составляет 1–4 мм в секунду, а развиваемая сила тяги до 40 собственных весов.

Приапулиды — хищники. В поисках пищи они вспахивают грунт, перемешивая его. Вероятно, именно переход к хищничеству и обусловил появление своеобразного способа передвижения, увеличение размеров тела, и вслед за ними — соответствующему изменению морфологии и анатомии. Позднее опять наметилась тенденция к возврату в интерстициаль и необходимой для этого миниатюризации. Это выразилось в появлении карликовых приапулид. Характерные для всех цефалоринх признаки общего плана строения рекапитулируются лишь в личиночном состоянии.

Seticoronaria, видимо, позднее перешли к сидячему образу жизни. Они обитают в грунте, богатом детритом. Задний конец тела они погружают в грунт, выделяя секрет, к которому прилипают различные песчинки и частички детрита, образуя трубку. Передний конец туловища с венцом щупалец остается на поверхности.

☐ Класс Nematomorpha

Представители этого класса, в отличие, например, от киноринхов, или, тем более, лорицифер, известны относительно широкому кругу людей, особенно деревенских или достаточно много общающихся с природой. Дети в деревне их очень боятся, утверждая, что они могут через анальное отверстие пробраться во внутренности. И действительно, эти животные, напоминающие спутанные клубки волос (за что, кстати, и получили свое русское название волосатики), невольно вызывают у непосвященного чувство брезгливости или отвращения, когда попадаются в водоемах. А свое родовое латинское название — *Gordius* — известнейший представитель нашей фауны Nematomorpha получил от Линнея за сходство спутанного клубка червя с знаменитым Гордиевым узлом.

Эти черви достаточно давно попали в поле зрения исследователей. Во всяком случае, о них упоминается в капитальной работе известнейшего мыслителя XII–XIII веков Альберта Больштадского, известного также под именем Альберта Магнуса Дивиниссимуса (то есть Альберта Великого и Удивительнейшего) «De Animalibus» — «Животные».

Несмотря на это, Nematomorpha далеко не самая изученная группа животного мира. И очень многое в их анатомии, физиологии и экологии остается неясным.

В настоящее время известны около 250 видов, относимых к классу Nematomorpha. Они распределены в два отряда: Gordiida и Nectonematida. Представители Gordiida (два семейства и 17 родов) во взрослом состоянии обитают в пресных водоемах, а их личинки паразитируют в различных членистоногих.

Ископаемый представитель класса — *Gordius tenuifibrosus* — известен из Эоцена. Он настолько неотличим от современных волосатиков, что некоторые специалисты относят его даже к современному виду *G. albopunctatus*. Следовательно, современные виды волосатиков существовали и 40–50 млн лет назад.

Nectonematida (один род с четырьмя видами) во взрослом состоянии ведут пелагический (то есть живут в толще воды) образ жизни в морском прибрежье. Личинки паразитируют в полости тела различных десятиногих раков.

Тело волосатиков тонкое, волосовидное и очень удлиненное. У самок *Gordius fulgar* и *G. aquaticus* оно может достигать 1–1,6 м при диаметре 2–3 мм. Наиболее обычна длина 20–30 см при диаметре около 1 мм или меньше. У пресноводных во-

лосатиков самцы всегда мельче самок, а у морских — наоборот. Поперечное сечение тела совершенно круглое. Цвет тела у молодых животных беловатый, у взрослых — от желто-лимонного до разных оттенков коричневого и зависит от окраски кутикулы. На переднем тупо закругленном конце тела имеется светлое терминальное пятно, сзади отграниченное темной полосой. Задний конец у самок закруглен, вентрально на нем расположена небольшая срединная бороздка, а несколько терминальнее — клоака. У самцов задний конец тела спиралеобразно загнут и у большинства видов слегка расширен и раздвоен в виде тупой вилки. На брюшной стороне, вблизи заднего конца тела, расположена клоака, куда у самок открывается женское половое отверстие и где у самцов располагается пенис. Рот и анус имеются не у всех видов. Если они имеются, то рот открывается терминально, а анус — в клоаку. Между анусом и клоакой у *Gordius* расположена кутикулярная полулунная складка (рис. 24).

У морских волосатиков Nectonematida вдоль медиальной линии вентральной и дорсальной сторон тела имеются два ряда длинных полых и густо сидящих щетинок.

Покровы тела волосатиков представлены толстой сложно устроенной кутикулой и подстилающей ее гиподермой. Отношение толщины кутикулы к диаметру тела может составлять 1:30. В кутикуле различают три слоя: наружный кортекс, средний фибриллярный и внутренний базальный слои. Ультраструктурные исследования выявили, что наружный и внутренний слои, в свою очередь, дифференцируются в несколько прослоек.

Экспериментально показано, что кутикула волосатиков способна интенсивно поглощать из раствора минеральный фосфор и различные витальные красители. Фосфор накапливается в кутикуле, а красители проникают и окрашивают внутренние органы.

Размер, форма и рисунок, который образуют в фибриллярном слое особые скульптурные образования ареол — так называемое ареолярное поле — имеют видовую специфичность.

Тело волосатиков может быть покрыто множеством волосков, шипиков, крючковидных выросток и сенсорных папилл. У морских волосатиков щетинки в дорсальных и вентральных рядах, о которых говорилось выше, выполняют гребную функцию. Они сравнительно длинные (до 0,3 мм) и прозрачные.

Кутикула сильно насыщена коллагеновыми фибриллами, которыми особенно богат ее базальный слой. Благодаря этому вокруг всего тела волосатиков создается достаточно прочный и эластичный футляр, образованный сочетанием упругой кутикулы и коллагеновыми волокнами. В результате кутикула волосатиков напоминает кутикулу нематод своими биомеханическими свойствами.

Кутикула подостлана тонкой однослойной гиподермой, состоящей из кубических клеток. У Gordioidea гиподерма образует один продольный вентральный валик, а у Nectonematida их два — вентральный и дорсальный. Именно к ним приурочены ряды гребных щетинок. Гиподерму от лежащей под ней мускулатуры отделяет тонкая волокнистая базальная мембрана.

Мускулатура волосатиков представлена одним слоем продольно ориентированных мышечных клеток. У Nectonematida, правда, имеются и поперечные мышцы, обособляющие передний участок полости тела. Кроме того, имеются небольшие мышцы, обслуживающие половые выводящие пути. На поперечном срезе через середину тела слой мышц занимает около 50 % всей площади сечения.

Мышечные клетки сравнительно короткие, заостренные на концах, лентовидные. Ядра располагаются в цитоплазматической зоне вблизи дистальных концов. Именно благодаря сочетанию кутикулы с только продольной мускулатурой заставляло некоторых ученых объединять Nematoda и Nematomarpha, хотя в данном случае наблюдается не более чем конвергенция, вызванная сходными локомоторными адаптациями.

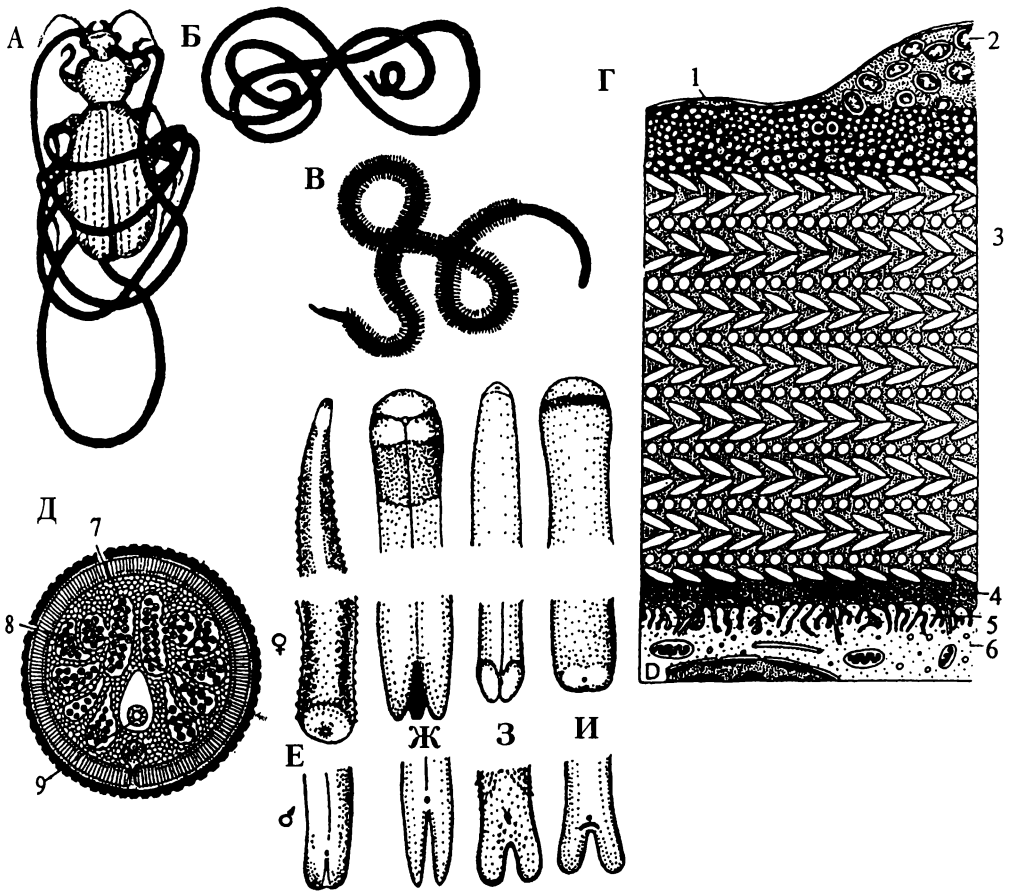


Рис. 24. Класс Nematomorpha (Малахов, Адрианов, 1995):
А – *Gordius aquaticus* в момент выхода из жужелицы; Б — внешний вид самца того же вида; В — внешний вид морского волосатика *Nectonema agile*; Г — схема строения кутикулы волосатиков; Д — схема поперечного среза *Gordius* sp.; Е—И — морфология некоторых представителей основных отрядов Gordioidea (верхний ряд — головные концы, средний ряд — задние концы самок, нижний ряд — задние концы самцов): *1* – эпикутикула; *2* — бактерии и гифы грибов в поверхностном слое кутикулы; *3* — фибриллярный слой; *4* – базальный слой; *5* — микроворсинки; *6* — гиподерма; *7* — главные трубы яичников; *8* — дивертикулы яичников; *9* — кишечник

Пищеварительная система волосатиков представлена коротким пищеводом, длинной средне кишкой и короткой задней. В результате очень значительных дегенеративных изменений, вызванных паразитизмом в личиночный период жизни, весь кишечник подвергается сильной редукции, а отдельные участки пищеварительного тракта могут полностью отсутствовать.

У ряда видов (например, *Paragordius varius*) ротовая полость переходит в пищевод, постепенно превращающийся в среднюю кишку. Глотки нет, хотя между стенками пищевода и стенками тела сохраняется система радиальных мышечных волокон. А у *Parachordodes tolosanus* просвет пищевода заполняется массой крупных клеток, а со средней кишкой пищевод не соединяется. У *Gordius* рот отсутствует на всех стадиях развития и передний конец кишечника остается слепо замкнутым.

Средняя кишка имеет вид ровной и длинной сумки, но в ее переднем конце эпителиальная выстилка подвергается дегенерации.

У Gordioidea задняя кишка с брюшной стороны перемещается на нижнюю и впадает в клоаку, которая располагается терминально или субтерминально, имеет форму бутыли, и частично выстлана толстым слоем кутикулы.

У Nectonematoidea имеется небольшое ротовое отверстие, расположенное несколько вентрально. Узкий пищевод выстлан кутикулой. Пересекая нижнюю часть обширной головной лопасти, он перед мышечной перегородкой образует петлю и лишь затем впадает в среднюю кишку. На поперечном срезе у *Nectonema svensksundi* пищевод по окружности состоит из многих клеток, однако у *N. agile* таких клеток всего четыре. У обоих видов задний конец средней кишки сильно сужается и на срезе состоит лишь из двух слившихся клеток. Задняя кишка полностью редуцируется, отсутствует и анальное отверстие.

В связи с сильной редукцией, пищеварительный тракт не в состоянии выполнять свое прямое назначение и, видимо, функционирует, как выделительный орган. Специальных органов выделения у волосатиков не описано.

Пространство между мускулатурой стенки тела и кишечником у волосатиков заполнено характерными паренхиматозными клетками. Свободными остаются лишь несколько синусов: небольшой околокишечный, дорсальный и два овариальных. У самок и овариальные, и околокишечный синусы заполняются яйцеклетками. У самцов дорсальный синус, как и овариальные, отсутствуют, но хорошо развит околокишечный. У молодых форм клетки паренхимы содержат некоторое количество запасных питательных веществ, а у взрослых, по-видимому, экскреты, зернышки липидов и углекислого кальция. Благодаря тому, что клетки паренхимы сильно вакуолизированы, поддерживается тургор и повышается упругость тела животного. Это, видимо, играет свою роль в осуществлении его движения. Генетически клетки паренхимы, видимо, связаны с мышечными. Возможно, это свидетельствует о том, что паренхима волосатиков не имеет преемственности с паренхимой плательминтных предков Cephalorhyncha, а возникла у волосатиков заново, при увеличении размеров, вызванным паразитизмом.

У Nectonematoda паренхима полностью отсутствует и развивается обширная полость тела, заполненная жидкостью. От нее в передней части тела мышцами отделяется лишь небольшой участок. В полости располагаются все внутренние органы.

Центральная нервная система представлена окологлоточным кольцом и брюшным стволом. У Nectonematida брюшной нервный ствол залегает в толще вентрального гиподермального валика, а у Gordiida он соединяется с гиподермой тонкой невральной пластинкой, то есть и у волосатиков обнаруживается субэпидермальное залегание нервной системы.

У тех видов, у которых передняя кишка отсутствует, мозг теряет форму окологлоточного кольца и превращается в компактную массу. В ее центре располагаются нервные волокна, а на периферии — нейроны. Периферическая нервная система развита слабо, так же как и органы чувств. Последние разбросаны по всему телу в виде кутикулярных образований (папилл, щетинок).

В ареолярном пространстве кутикулы у самцов обнаруживаются мелкие поры, к которым подходят нервные окончания от клеток, лежащих в гиподерме. Полагают, что это — хеморецепторы, помогающие самцу отыскивать самку.

Волосатики — раздельнополые животные с хорошо выраженным половым диморфизмом. Он выражается и в размерах тела, и в форме каудального конца (см. выше). Кроме того, самцы имеют сложно устроенный копулятивный аппарат, который находится в верхней боковой части клоаки, иногда занимая весь ее просвет. Он состоит из мускулистого нечленистого основания и цилиндрической или полуцилиндрической

концевой части. У некоторых видов он членистый, телескопической формы, и дистальные членики могут втягиваться в проксимальные. Поверхность копулятивного аппарата снабжена многочисленными шипиками, бугорками, щетинками. Такие же выросты густо покрывают и внутренний канал пениса.

Гонады в виде парных образований проходят по дорсальной стороне вдоль всего тела. Семенники возле клоаки образуют небольшие расширения — семенные пузырьки, служащие для накопления спермы. Они переходят в толстостенные семяпроводы, с обеих сторон дорсолатерально впадающих в клоаку в короткий семяизвергательный канал пениса.

Яичники представлены широкими овариальными трубками с гроздьевидными выпячиваниями — дивертикулами. У *Paragordius varius*, имеющей размеры 25 см, обнаружено 3–4 тысячи пар дивертикулов. У зрелой самки весь овариальный синус заполняется и стирается граница между овариальной трубкой и дивертикулами. Сзади яичники переходят в короткие яйцеводы, впадающие в матку. С маткой связан удлиненный и обширный семяприемник. Он даже оттесняет в сторону кишечник. Матка продолжается в короткий и узкий атриум, который вместе в задней кишкой впадает в длинную клоаку.

Яйца выметываются через клоакальное отверстие в виде белоснежных слизистых шнуров. Позднее их цвет изменяется на коричневый. Длина яйцевых шнуров превышает длину самки. Яйцекладка может продолжаться несколько недель. За это время самка *Gordius aquaticus* способна выметать около 4 млн яиц.

Как и у приапулид, дробление яйца у волосатиков недетерминированное. Его результатом является паренхимула. На заднем конце зародыша за счет инвагинации энтодермы формируется архэнтерон. На месте бластопора впоследствии формируется анус. Дефинитивный рот прорывается на переднем конце зародыша независимо от бластопора. За счет разрастания эктодермы на переднем конце зародыша формируется зачаток хоботного отдела, отделяющийся от туловищного зачатка врастающей из эктодермы перегородкой — септой.

Личинка волосатиков (рис. 25) состоит из двух основных отделов: хоботка и туловища. В хоботном отделе различается ротовой конус, часто называемый хоботком. Ротовой конус построен из трех кутикулярных пластинок и несет на вершине ротовое отверстие, окруженное 2–3 ярусами подвижных кутикулярных крючков. Средняя часть хоботка несет три яруса направленных назад скалид. Первый и второй круги содержат по шесть скалид, третий — семь. Задняя часть хоботка постепенно переходит в туловище. Личинка волосатика при движении вворачивает и выворачивает хоботной отдел. Это достигается, однако, не перекачиванием жидкости из туловища в хобот, а за счет сокращения мускулатуры хоботного отдела.

Зачаток окологлоточного нервного кольца личинки локализован в хоботном отделе при основании ротового конуса. По брюшной стороне личинок проходит зачаток брюшного нервного ствола.

Даже такое самое общее описание строения личинки волосатика выявляет ее фундаментальное сходство со взрослыми и личинками киноринхов, с личинками приапулид и лорицифер.

Эмбриональное развитие продолжается около месяца, после чего из яиц вылупляются личинки. Возможно, у ряда видов для продолжения жизненного цикла необходимо, чтобы яйца со сформированными личинками были заглочены хозяином. У многих же волосатиков личинки, вылупившись из яйца, некоторое время живут свободно. Ранее считалось, что они активно внедряются в насекомое, пробуравливая его панцирь в местах сочленения члеников конечности, где он тонок. Теперь же полагают, что заражение возможно и через пищу. В последнем случае они поглощаются или в активной форме, или инцистированными, так как у некоторых видов (*Gordius*

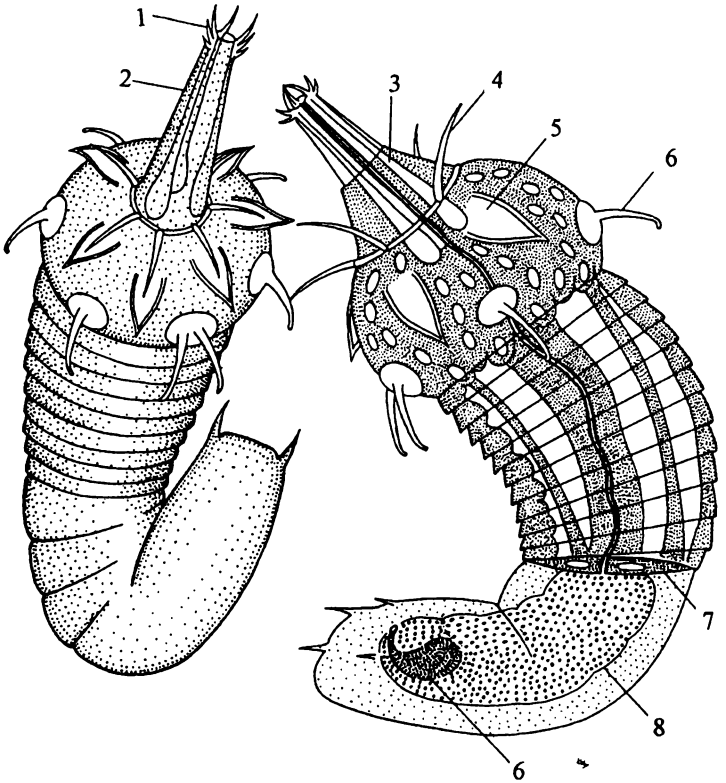


Рис. 25. Личинка *Gordionus senkovi* (Малахов, Адрианов, 1995):
1 — зубы; *2* — ротовой конус; *3* — кутикулярные стержни ротового конуса (погруженные оральные стилеты); *4–6* — круги скалид; *7* — септа; *8* — рудиментарная кишка; *9* — колбовидная железа

aquaticus), живущих во временных водоемах, личинки способны переживать их осушение в инцистированном состоянии. Окончательными хозяевами волосатиков становятся только хищные или факультативно хищные формы (жужелицы, прямокрылые, стрекозы, личинки поденок, хирономид, губоногие многоножки, пауки). Один из вариантов жизненного цикла волосатиков представлен на рис. 26.

Личинки морских Nectonematida паразитируют в различных десятиногих ракообразных. В качестве хозяев фигурируют чаще всего молодые особи и самцы. Проникнув в организм ракообразного, личинка локализуется в районе пищевода, гонад или гепатопанкреаса.

У насекомых, проникнув через стенку кишечника, личинка внедряется в гиподерму, толщу мышц или жировое тело. Через 2–3 дня из железы, соответствующей заднему отделу кишечника, через анус начинает выделяться слизистое вещество, превращающееся в оболочку цисты, окружающей личинку. В ней и происходит последующее развитие волосатика. Питаются паразиты осмотическим путем. При этом он вырастает до размеров, превышающих размеры хозяина. Для полного развития необходимо от 2–3 недель до 3–5 месяцев.

После прохождения метаморфоза и достижения дефинитивных размеров волосатик через разрыв покровов, обычно около анального отверстия, покидает хозяина. Перед этим у последнего возникает положительный гигротропизм, приводящий его к воде, куда и попадает волосатик.

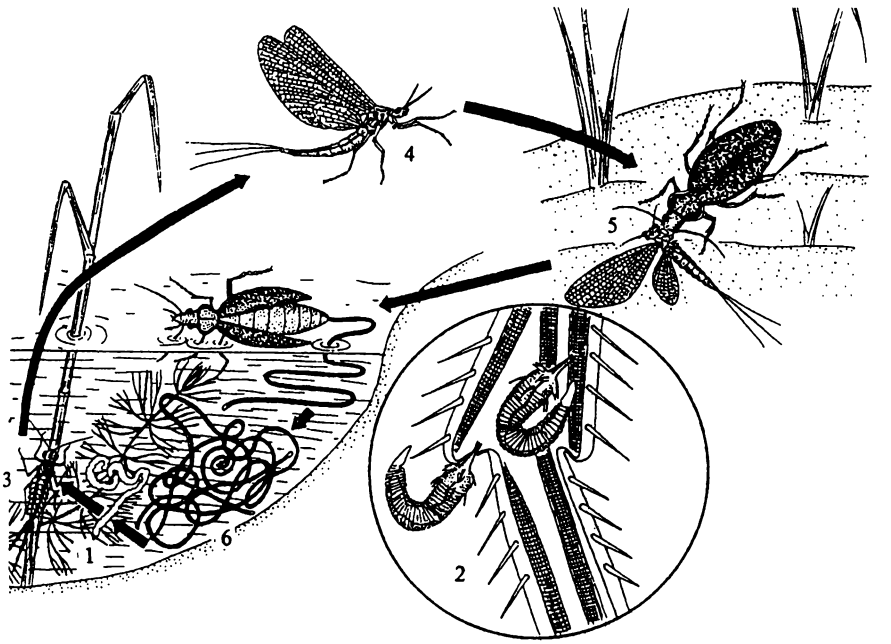


Рис. 26. Жизненный цикл пресноводных волосатиков (Малахов, Адрианов, 1995):
1 – кладка на водных растениях; *2* — проникновение личинок волосатика в промежуточного хозяина – личинку водного насекомого (*3*); *4* — имаго промежуточного хозяина, зараженное личинками волосатика; *5* – заражение окончательного хозяина через поедание промежуточного; *6* — копуляция волосатиков в водоеме

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тип Cephalorhyncha, объединяющий таких несходных животных, демонстрирует, к каким сильным различиям может привести эволюция одной общей исходной формы, которая, несомненно, есть у цефалоринх, в различных адаптивных условиях.

Полагают, что общим предком киноринх, приапулид и волосатиков был паренхиматозный организм (то есть форма, подобно плоским червям, имеющая первичную полость тела, заполненную паренхимой), основным способом локомоции которого было выворачивание вооруженного крючками хобота, представляющего собою просто дифференцированный передний участок тела. Можно добавить, что такая дифференциация, несомненно, была следствием адаптации к вполне определенному способу добычи пищи. Средняя часть хоботного отдела, представляющая собой просто модифицированный участок передней области тела, выполняет исключительно локомоторную функцию и скалиды, направленные назад, служат для заякоривания переднего отдела тела в грунте. Ротовой конус служит для захвата пищевых частиц.

На данном уровне изученности группы можно предлагать разные варианты эволюции каждого класса от его несомненного гипотетического общего предка. Но все они не меняют главного: Cephalorhyncha — тип животных, находящийся по уровню организации где-то рядом с немательминтами. Они явно произошли от разных предков. Недетерминированное дробление, многоклеточные зачатки, закладка дефинитивного рта на переднем конце зародыша и образование ануса на месте бластопора (так называемая вторичноротость) заставляют видеть в них специализированную ветвь, самостоятельно отщепившуюся от каких-то примитивных плоских червей.

≡Тип Rotatoria≡

В состав типа Rotatoria (коловратки) входят животные, которые относятся к самым мелким представителям многоклеточных. Это довольно большая группа (около 1500 видов) преимущественно пресноводных, хотя и имеются немногочисленные морские формы (рис. 27, 28). Среди них преобладают свободноживущие, но есть и все переходы к паразитизму. Коловратки заселяют все основные адаптивные зоны водоемов, обитая и на дне, и в пелагиали. Большая их часть — одиночные животные, но есть и колониальные. Размеры коловраток колеблются от 0,04 до 2,5 мм, как правило, составляя 0,2–1,0 мм. По этой характеристике они ближе всего стоят к инфузориям, то есть к простейшим.

Для коловраток характерен ярко выраженный половой диморфизм в тех случаях, когда имеются самцы. У многих видов самцы вообще не известны. Поэтому сначала дается описание строение тела именно самок.

САМКИ

ФОРМА ТЕЛА И ЕГО РАСЧЛЕНЕНИЕ

Большинство самок имеют размеры тела 0,15–0,3 мм. Крупных коловраток (0,5–0,8 мм) значительно меньше, а длину тела более 1,2 мм достигают лишь несколько десятков видов. И лишь у двух видов — эктопаразитов ракообразных из рода Seison – длина тела составляет 2,5 мм.

Размеры тела в какой-то степени связаны с образом жизни. Например, большинство сидячих видов относительно крупны (свыше 1 мм). Пелагические формы коловраток сильно варьируются по этому признаку — от минимальных до максимальных величин, а многие донные свободноживущие виды обладают размерами тела 0,1–0,3 мм.

Наиболее крупные особи известны в родах *Asplachna, Collotheca, Lacinularia, Sinantherina*; последние образуют колонии диаметром 3–4 мм. Многие беспанцирные коловратки имеют сильно сократимые тела, что затрудняет точное определение размеров.

Тело коловраток, как правило, прозрачное и почти бесцветное. Некоторые из них маскируются инородными частицами. У окрашенных в той или иной степени видов цвет зависит, в основном, от содержимого органов пищеварения. Окрашивание всего тела встречается очень редко, хотя может быть очень причудливым. Так, у *Gastopus stylifer* желудок иногда голубой или золотисто-желтый, его содержимое — зеленое, гиподерма и полость тела — розовые, яичник и яйца — голубые. У *Euchlanis meneta* глаз темно-красный, мастакс — коричневый, желудок и кишечник зеленые, полость тела розовая, яичник — фиолетовый.

Форма тела коловраток очень разнообразна (см. рис. 27, 28). Наиболее обычно удлиненное тело с хорошо выраженным головным отделом (у некоторых видов и шейным), несколько расширенным туловищем и постепенно сужающимся к концу ножным отделом. Эта форма характерна для свободноживущих беспанцирных коловраток, обитающих среди водной растительности, в песке, на дне. Прикрепленные, сидячие коловратки *Gnesiotrocha* имеют своеобразную форму: обычно расширенную голову, мешковидное или веретеновидное туловище и длинную сократимую ногу. Многие из них скрываются в домиках. Виды семейств Trichoceridae, родов *Filinia, Monomammata* и ряда других, как правило, веретеновидной, а значительное число планктонных коловраток — конусовидной (*Synchaeta*), шаровидной (*Trochosphaera*) или мешковидной (*Asplanchna*). У таких коловраток нога часто редуцируется, а туловище снабжено различными плавательными кутикулярными придатками.

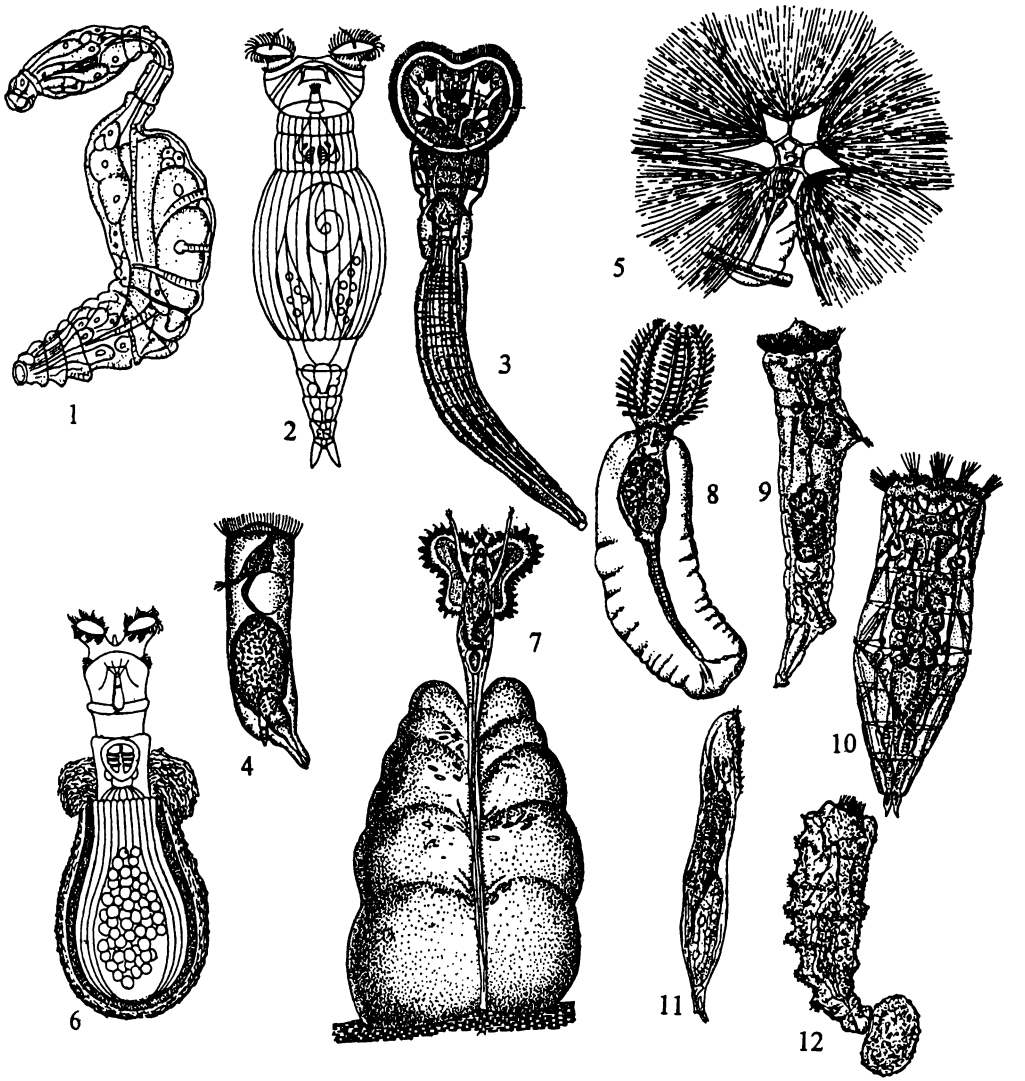


Рис. 27. Тип Rotatoria — коловратки. Разнообразие форм (Муравейский, 1937, Маркевич, 1988): *1 – Seison annulatus; 2 — Philodina citrina*, ♀; *3 — Lacinularia socialis*, ♀; *4 — L. socialis*, ♂; *5 — Collotheca mira*, ♀; *6 – Habrotrocha eremita*, ♀; *7 — Floscularia melicerta*, ♀; *8 — Stephanoceros fimbriata*, ♀; *9 — S. fimbriata*, ♂; *10 — Epiphanes senta*, ♀; *11 — Notommata contorta*, ♀; *12 — Proalides verrucosus*

Большого разнообразия в форме тела достигают панцирные коловратки, особенно те, чей панцирь усложняется шиповидными выростами (*Brachionus* и пр.), приобретая порой причудливый вид (*Notholca triarthroides* и др.)

Для большинства коловраток характерна билатеральная симметрия. Но у ряда видов она нарушается ассиметричным расположением отдельных выростов панциря, продольного киля туловища или внутренних органов (мастакса, гонад, глаз и т. п.).

У многих коловраток, помимо подразделения тела на голову, шею, туловище и ногу, наблюдается внешняя кольчатость покровов, образованная кольцевой мускулатурой. Наивысшего развития она достигает у коловраток из класса Bdelloidea.

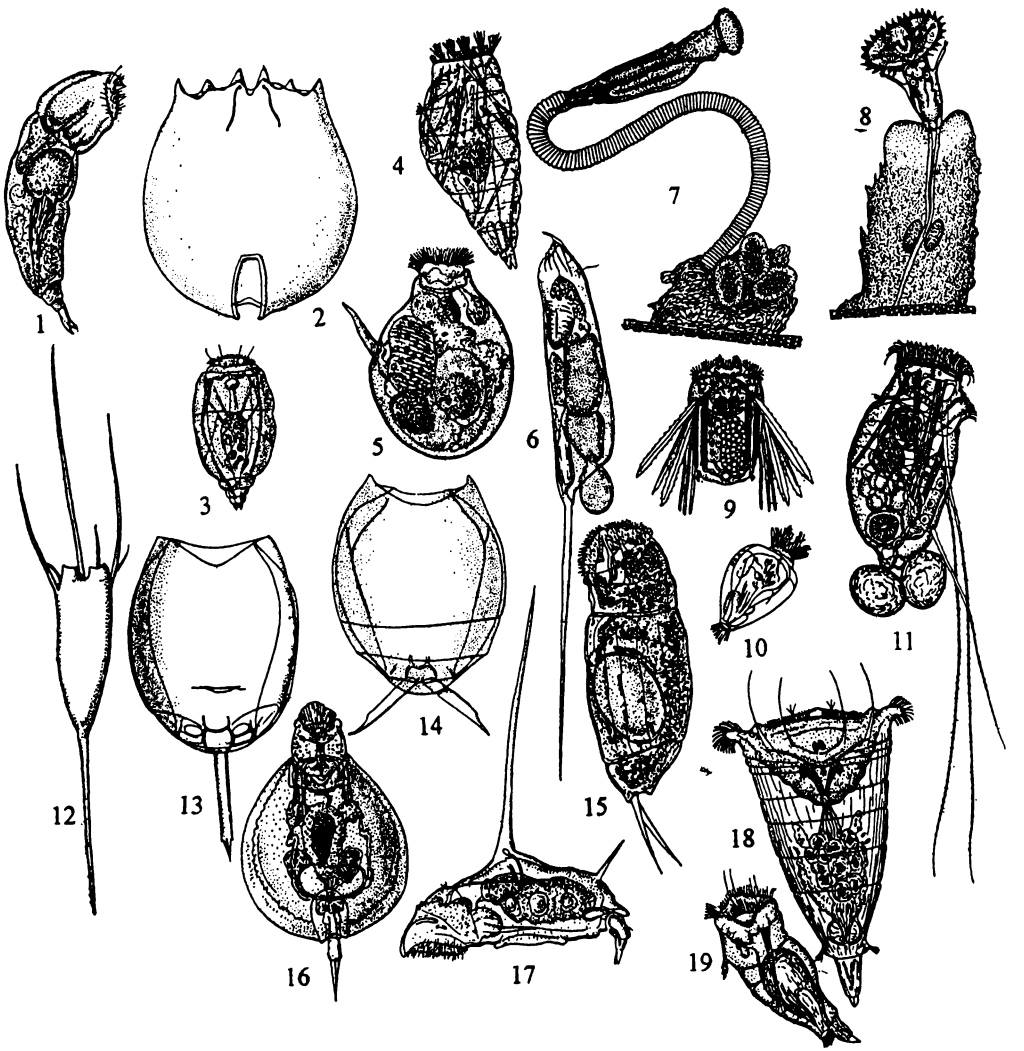


Рис. 28. Тип Rotatoria — коловратки. Разнообразие форм (продолжение, Муравейский, 1937):
1 — Eucentrum fells, ♂; *2 — Brachionus urceus*, ♀; *3 — B. urceus*, ♂; *4 — Epiphanes senta*, ♂; *5 — Gastropus stylifer*, ♀; *6 — Trichocera cylindrica*, ♀; *7 — Ptygura melicerta*, ♀; *8 — P. longipe*, ♀; *9 — Polyasthra trigla*, ♀; *10 — P. trigla*, ♂; *11 — Filinta longiseta*, ♀; *12 — Nodiolca longispina*, ♀; *13 — Monostyla luna*, ♀; *14 — Lecane luna*, ♀; *15 — Dicranophorus caudatus*, ♀; *16 — Lepadella patella*, ♀; *17 — Squatinella difurca*, ♀; *18 — Synchaeta tremula*, ♀; *19 — S. tremula*, ♂

У большинства коловраток голова или головной отдел отделяется от туловища складкой покровов и способна втягиваться внутрь туловища. Ее форма соответствует образу жизни животного. У ползающих коловраток голова снизу несколько косо срезана и наклонена на брюшную сторону; у свободноплавающих она закругленная или угловатая, продолжает ось туловища.

На передней части головы располагается аппарат, настолько специфичный для коловраток, что его наличие определило само их название. Он называется коловращательным (рис. 29). При беглом осмотре свободноплавающих коловраток он имеет вид венчика с подвижными ресничками. Реснички венчика окружают верхнюю за-

тылочную часть головы — апикальное поле. У сидячих коловраток передний край головы обычно превращается в более или менее широкую, иногда лопастную, воронку, называемую короной, или кроной. На голове обычно ближе к брюшной стороне находится ротовое отверстие.

Коловращательный аппарат – это мультифункциональный орган, который во многом определяет облик коловратки. Из всех функций, выполняемых им у разных форм, важнейшие это локомоторная и трофическая, то есть как раз те функции, которые у любой группы животных имеют ведущее значение. Именно комплекс адаптаций, обеспечивающих тот или иной способ осуществления этих функций, определяет план строения животного из любого крупного таксона.

Благодаря этому у коловраток коловращательный аппарат демонстрирует большой набор форм, позволяющих их обладателям освоить широчайший круг экологических ниш. В соответствии с этим основные элементы коловращательного аппарата видоизменяются в зависимости от способов движения и захвата пищи. Это дало возможность выделить как минимум девять основных адаптивных типов коловращательного аппарата.

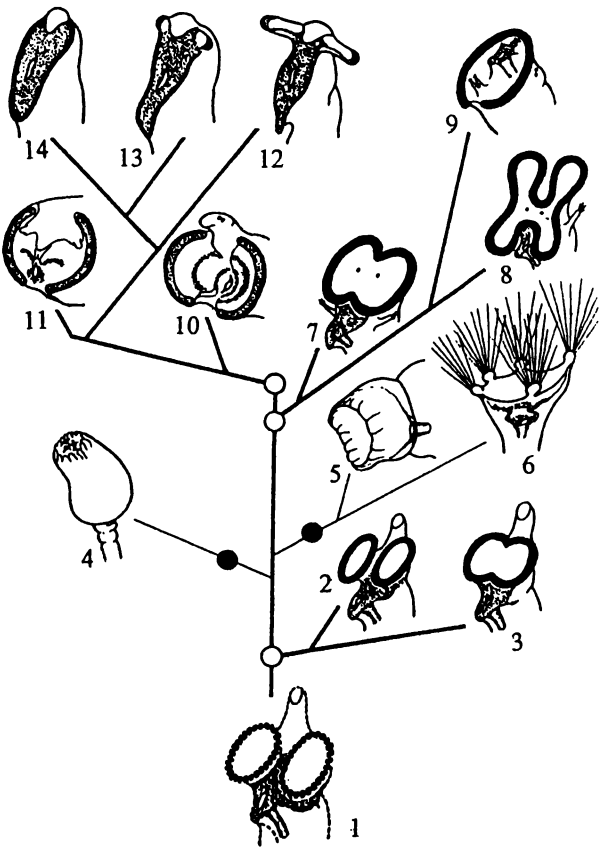


Рис. 29. Строение коловращательного аппарата и его формы (Маркевич, 1993):
1 – прототип; *2* – *Philodina*; *3* – *Mniobia*; *4* – *Seison*; *5* – *Cupelopagis*; *6* – *Collotheca*; *7* – *Limnias*; *8* – *Floscularia*; *9* – *Conochilus*; *10* – *Rhinoglena*; *11* – *Asplanchna*; *12* – *Notommata*; *13* – *Lindia*; *14* – *Dicranophoras*

В общем коловращательный аппарат состоит из ресничных полей и ресничных венчиков (или ресничной короны) .

В исходном состоянии ресничная корона включает в себя околоротовой ресничный эпителий, который заходит далеко в глотку (буккальную трубку). Он заметно более специализирован на подвижных выростах тела, где формирует трохус — ресничную кайму, выполняющую основные гидрокинетические функции (рис. 29, *1*). У Bdelloidea он удвоен (рис. 29, *2*). Ресничные короны с истинным трохусом характеризуются тем, что он разобщен с ротовым отверстием. Рот у таких коловраток расположен не в центре гидрокинетического венчика, а за его пределами, вентрально. Поток воды, создаваемый гидрокинетическим венчиком, обеспечивает и движение коловраток, и сепарацию (отделение) пищевых частиц. Эволюция коловращательного аппарата идет в сторону «перемещения» рта в центр водяного потока, несущего взвесь пищевых частиц. В результате исходный так называемый истинный трохус

редуцируется и его гидрокинетические функции берут на себя реснички буккальной трубки (рис. 29, *7–11* и далее). Происходит замещение функций одних частей коловращательного аппарата другими, или субституция. Расширяющийся подобно воронке буккальный отдел служит основой формирования принципиально новой короны. Реснички буккальной трубки специализируются на выполнении гидрокинетических и трофических функций, которые переходят от исчезающего трохуса к псевдотрохусу.

Крайними направлениями специализации являются как редукция, так и гипертрофия ресничек (соответственно Seisonidea, *Cupelopagis* и *Collotheca* — рис. 29, *4–6*). И в том и в другом случаях утрачивается гидрокинетическая функция короны.

Сложность строения разных типов коловращательного аппарата связана с тем, что он выполняет не просто две функции — трофическую и локомоторную, а два связанных с этими последними комплекса функций. Корона не просто позволяет отлавливать пищевые частицы, но отлавливать их избирательно — по размеру и составу.

Коловращательный аппарат позволяет и плавать, и ползать, и совершать другие различные типы движений. Интересно отметить, что волна биения ресничек всегда бежит в одном направлении — слева направо. Это так называемое леоплектическое метахрональное биение ресничек.

Между головой и туловищем у многих, хотя и далеко не у всех, коловраток выделяется шейный отдел. В виде хорошо обозначенного и даже отграниченного складками сужения шейный отдел хорошо заметен у преимущественно ползающих форм семейств Notommatidae и Dicranophoridae. Он состоит из одного или двух члеников. На первом из них располагается спинное щупальце.

У большинства коловраток туловище хорошо обособлено от головного, если имеется — шейного отдела и ноги. Оно обычно удлиненное, немного расширяется во второй своей половине и дорсовентрально более или менее сплющенное. У панцирных видов туловище часто приобретает форму, близкую к формам различных геометрических фигур: прямоугольника (*Keratella*), ромба (*Lophocharis*), эллипса (*Euchlanis*) и др. Многообразие форм тела коловраток увеличивается благодаря развитию придатков туловища. В них обычно заходят эпидермис и полости тела.

Неподвижные выросты характерны для панцирных коловраток семейств Brachionidae, Mytilinidae и Trichotriidae. Они чаще всего наблюдаются у планктонных форм, увеличивая поверхность их тела и способствуя парению в толще воды. У донных коловраток такие выросты подразделяются на чисто покровного происхождения (кили и т. п.), и более сложные, среди которых различают пассивные и активно подвижные. Последние снабжены хорошо развитыми мышечными волокнами. Они имеются в «руках» или «конечностях» *Hexarthra*, служащих для прыгательного движения. У *Polyarthra* имеются весловидные подвижные придатки-плавники. Они образованы полыми выростами, продолжающими покровы и полость тела. Эти три плавника соединены с шестью мощными мышцами.

Пассивные выросты имеются у многих коловраток. Часто их функция не выяснена.

Позади туловища лежит последний из основных отделов тела, так называемая нога. Граница между туловищем и ногой проходит, как правило, на уровне клоакального отверстия. С помощью ноги коловратки регулируют направление движения при плавании, прикрепляются к субстрату и находят пищу. Соответственно своей функции нога принимает различную форму и положение. У плавающих видов нога обычно смещена на брюшную сторону и хорошо обособлена от туловища. Нога ползающих или прикрепленных форм отходит от туловища вдоль оси тела и в большинстве случаев обособлена от туловища. У сидячих (Paedotrochida, Monimotrochida) нога достигает особенно сильного развития, превращаясь в прикрепительный сократительный

стебелек. У свободноплавающих коловраток нога обычно состоит из 1–4 члеников, реже кольчатая, способная втягиваться внутрь туловища.

Полностью лишены ноги планктонные коловратки. Редукция ноги происходит независимо у разных неродственных групп, переходящих к планктонному образу жизни.

Для большинства коловраток из *Pseudotrocha* характерно наличие на конце ноги двух «пальцев». Пальцы отсутствуют у видов с сильно рудиментарной ногой (*Albertia*, *Proalides*). Как правило, пальцев два. Один палец образуется либо благодаря слиянию двух пальцев, иногда частичному, либо редукции одного из них. Пальцы подвижны благодаря проходящей в них специальной мускулатуре. В пальцах расположены также выводные протоки клейких ножных желез.

Размеры и форма пальцев очень разнообразны, и во многих случаях имеют систематическое значение.

АНАТОМИЯ

Из-за своих малых размеров, сравнимых с размерами простейших, коловратки состоят из удивляюще большого количества клеток. Так, у *Epiphanes senta*, имеющей длину тела всего 0,4 мм, насчитывается 959 клеточных ядер. Большинство тканей имеют синцитиальное строение. Количество и положение клеточных ядер у них, также, как в группах клеток у всех до сих пор в этом отношении изученных видов, во всех или, по крайней мере, в большинстве органов, постоянно. Постоянство числа клеток нарушается, например, у *Asplanchna*, в эпителии слепого выроста желудка и в желточнике. Упомянутая выше *Epiphanes senta* среди прочих имеет всегда 183 мозговых клетки, 91 ядро в эпителии, 42 — в мускульной ткани жевательного желудка, и в совокупности 28 ядер в нефридиальном аппарате, поскольку полное количество клеток устанавливается уже в эмбриогенезе. У вылупляющейся из яйца молодой особи митозы не происходят. Весь постэмбриональный рост происходит только за счет увеличения размеров клеток. Поэтому же коловратки в принципе не способны к регенерации.

Покровы тела коловраток представлены интегументом или кутикулой, которую иногда называют экзокутикулой в отличие от эндокутикулы, образующейся интрацеллюлярно (внутриклеточно). В головном отделе покровы образованы однослойным клеточным эпидермисом, а на туловище и ноге состоит из синцитиальной гиподермы с лежащей над ней тонкой экзокутикулой. В противоположность нематодам и цефалоринхам у многих коловраток кутикула не служит наружным скелетом. Эти функции выполняются утолщенным пластинчатым образованием, лежащим в цитоплазме гиподермы под ее наружными мембранами. Это так называемый волокнистый слой, имеющий толщину 0,2–0,4 мкм. Он образован скоплениями микротрубочек. Именно благодаря ему сохраняется форма тела, из-за чего его называют иногда интрацеллюлярной кутикулой. Гиподерма головы образует своеобразные впячивания внутрь тела, называемые иногда гиподермальными валиками. В цитоплазме этих впячиваний содержатся кислые мукополисахариды.

Скопления микротрубочек наблюдаются и в экзокутикуле. На некотором этапе увеличения их количества это приводит к уплотнению покровов и возникновению панциря или лорики. Образуется система, напоминающая так называемые сотовые конструкции, широко применяемые в современной технике. Они отличаются исключительной прочностью при сохранении легкости. Панцирь может защищать тело коловратки в различных его отделах. Чаще он прикрывает туловище, реже туловище и шею, и еще реже — туловище, шею и ногу. Он может быть цельным или разделенным на участки из жесткой кутикулы, соединенной эластичными, легко растягиваемыми покровами.

Для многих панцирных коловраток характерна орнаментация или скульптурирование наружного скелета. Она очень многообразна и, как правило, имеет важное так-

сономическое значение. Наряду со скульптурой у некоторых коловраток на панцире встречаются длинные шиповидные или игловидные выросты и придатки.

Утолщенные покровы или массивные панцири имеют преимущественно коловратки, обитающие среди водной растительности в прибрежных и донных участках водоемов. У сидячих и пелагических животных аналогичную функцию часто выполняют чехлики или домики (футляры). В зависимости от своего строения они могут защищать коловратку от механических повреждений, от химически неблагоприятных факторов среды или предохранять от высыхания. Различают три типа таких образований: студенистые чехлики, секреторные домики и домики с чужеродными частицами.

Студенистый чехлик, который у изученных видов образуется из секрета больших гиподермальных утолщений основания ноги или секрета в форме толстых нитей, выделяемого из пор покровов. У ряда коловраток они временные, покрывают часть или все тело целиком. У некоторых колониальных видов студенистая масса служит основанием для построения и жизни колонии.

Секреторные домики гомологичны студенистым чахликам, но отличаются более плотной («хитиноидной») консистенцией. Они сохраняют специфическую форму и имеют некоторое свободное пространство вокруг туловища животного. Наивысшего развития домики достигают в роде *Limnias*.

Третий тип — домики с чужеродными частицами или построенные домики, образуются из двух вышеописанных типов, но при активном участии в их построении самого животного. В одних случаях они прикрепляют коловращательным аппаратом на клейкую основу частички ила или детрита, в других — сами перерабатывают материал в оформленные шаровидные или овоидные частички, которые активно укладывают либо беспорядочно, либо в строго определенном мозаичном порядке. У одних видов материал для домика образуется в ямке под губой, у других — в кишечнике.

К производным покровов относятся также железистые образования. У коловраток различают два основных железистых комплекса. На заднем конце тела они представлены клейкими железами ноги, а на переднем — ретроцеребральным органом. У некоторых коловраток обнаружены и единичные железы, лежащие в покровах. У ряда коловраток у основания ноги, вблизи клоаки, открываются протоки клейких желез, вырабатывающие клейкие нити для крепления к телу вынашиваемых яиц.

Ретроцеребральный орган (рис. 30, *12*) находится в задней спинной части головы. Он состоит из непарной большой железы — ретроцеребрального мешка и парных боковых — субцеребральных желез (рис. 30, *1*). Все три железы впадают в парный выводной проток, который открывается на апикальном поле парой выводных пор. По выводному протоку можно судить о первоначальной парности самих желез ретроцеребрального мешка. Ретроцеребральный мешок редко бывает совсем прозрачным и однородным, так как всегда имеет в качестве содержимого красные пигментные зерна, вакуоли и бактериоиды. Иногда можно видеть, как содержимое вакуолей выходит наружу через выводные поры. Бактериоиды — это маленькие сильно преломляющие свет зернышки, располагающиеся в плазме между вакуолями. Положение их и плотность меняются в одном роде от вида к виду. Красные пигментные зерна довольно редки. Они локализуются там, где ретроцеребральный мешок примыкает к глазному пятну.

Функции ретроцеребрального органа коловраток до сих пор не выяснены. Наиболее вероятно, что он несет экскреторную функцию. Не исключено, что секрет желез способствует работе ресничного покрова, делая его более скользким.

Гиподерма подстилается базальной мембраной, которая отделяет покровы от заполненной жидкостью первичной полости тела. Последняя не имеет никаких следов эпителиальной выстилки, но заполнена очень тонкой, рыхлой сетью амебоидно подвижных, по происхождению, вероятно, паренхиматозных клеток, которые способны к фагоцитозу.

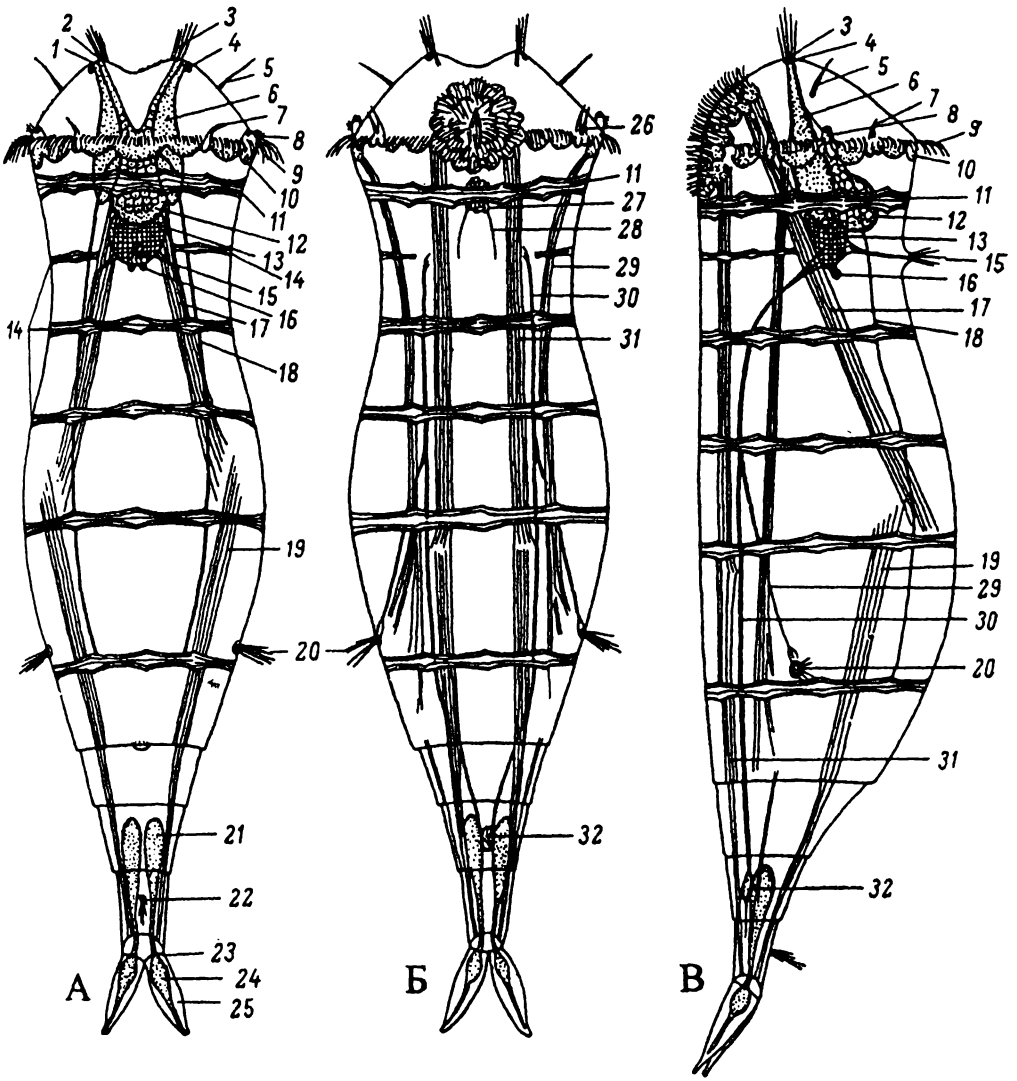


Рис. 30. Схема строения коловратки из сем. Notommatidae: мускулатура, нервная система, производные покровов (Кутикова, 1970):

А — со спины; Б — с брюшной стороны; В — сбоку;

1 – выводная пора субцеребральных желез; *2* – выводная пора субцеребрального органа; *3* — внутреннее апикальное щупальце; *4* — фронтальные (апикальные) глаза; *5* — наружное апикальное щупальце; *6* — субцеребральные железы; *7* — дорсолатеральные чувствительные мембранеллы; *8* — боковые чувствительные органы, латеральные глаза и ресничные ямки; *9* — ресничная корона; *10* — гиподермальные валики; *11* — сфинктер короны; *12* — ретроцеребральный орган; *13* — церебральный ганглий; *14* — кольцевые безъядерные мускулы; *15* — спинное щупальце; *16* — глаза; *17* — передний спинной мускул-ретрактор; *18* — спинной главный нерв; *19* — задний спинной мускул-ретрактор; *20* — боковые щупальца; *21* — железы ноги; *22* – каудальное (хвостовое) щупальце; *23* — диафрагма пальца; *24* — резервуар ножных желез; *25* — палец ноги; *26* — вентролатеральные чувствительные мембранеллы; *27* — ганглий мастакса; *28* — висцеральный нерв; *29* — латеральный мускул-ретрактор; *30* — главный брюшной нерв; *31* — брюшной мускул-ретрактор; *32* — каудальный ганглий

Расчленение тела коловраток и, в первую очередь, очень большое разнообразие форм движения привели к исчезновению кожно-мускульного мешка. В некоторых местах тела отдельные хорошо дифференцированные мускулы собираются в слои, лежащие под покровами. Полагают, что это вторичное явление, новообразование, а не рудименты утраченного кожно-мускульного мешка. Основной особенностью мускулатуры коловраток является дифференцировка на функциональные группы мышц.

Их разнообразие у коловраток из разных таксономических и экологических групп очень велико (рис. 31), но в общем мускулатура коловраток подразделяется на кожную, висцеральную и кожно-висцеральную. Кожная мускулатура состоит из кольцевых и продольных мышечных лент и переплетенных фибриллярных тяжей, прилежащих к стенкам тела. Кольцевые кожные мышцы представлены одиночными или в большинстве случаев 3–4 мышечными лентами, близко прилегающими к внутренней стороне покровов тела (рис. 30). Кольцевые мышцы наиболее развиты у беспанцирных форм. Они опоясывают туловище, шею, частично голову, но отсутствуют в ноге и нередко в задней части тела .

Считается, что в процессе редукции кольцевых мышц образовались характерные для коловраток дорсовентральные и поперечные мышцы.

Продольные кожные мышцы располагаются в виде мышечных лент под кольцевыми и посредством мускульных промежуточных тяжей прикрепляются к покровам. Для них также свойственно расщепление на отдельные волокна, в особенности в передних местах их прикрепления. Особенно часто это происходит в короне.

Кожная мускулатура, или мускулатура стенки тела, в гистологическом отношении носит двойственный характер. Кольцевые и поперечные мышцы не содержат ядер, в то время как продольные — преимущественно ядросодержащие.

Висцеральная мускулатура представляет собою скопления мионем (то есть безъядерных сократительных нитей) или их синцитиев в различных внутренних органах. Ряд органов (желудочно-кишечный тракт, яйцевод, мочевой пузырь) имеют ядросодержащие мускулы.

Кожно-висцеральные мускулы соединяют поверхность тела с внутренними органами. Их число и положение у различных коловраток заметно меняется. К основным мускулам этой системы относятся кожно-фарингеальный мускул, связывающий стенку тела с глоткой и ее скелетными частями, кожно-гастрический (с желудком), кожно-интестинальный (с яйцеводом) и др. У хищников, таких как *Asplanchna*, развивается мускулатура рта (мускулы дилататоры рта), позволяющие быстро захватывать относительно крупную добычу. Большинство мускулов этой группы имеют настоящие ядра и являются производными продольной мускулатуры. Часть их лишена ядер и, как считают, принадлежит по происхождению к висцеральной мускулатуре. У ряда коловраток часть мускулов являются поперечно-полосатыми. Вероятно, эти мышцы предназначены для выполнения быстрой работы.

Пищеварительная система коловраток характеризуется более высокой степенью расчленения на отделы, чем у других ранее изученных первично-полостных животных (рис. 32, 33). Ротовое отверстие ведет в глоточную (буккальную) трубку. Далее следует глотка или мастакс, со слюнными железами, пищевод (состоящий нередко из переднего и заднего отделов), желудочно-кишечный отдел (обычно разделяется на желудок и кишечник), желудочные железы, впадающие непосредственно в желудок или на границе пищевода и желудка, задняя кишка или клоака, принимающая в себя выводные протоки половых органов и экскреторные каналы, и, наконец, анальное отверстие. При сохранении всего комплекса органов эти отделы могут сильно варьироваться у разных групп, а иногда редуцироваться.

Пищеварительный канал коловраток, как правило, прямой. Лишь у сидячих Monimotrochida он U-образно изогнут, так как анальное отверстие смещено вперед.

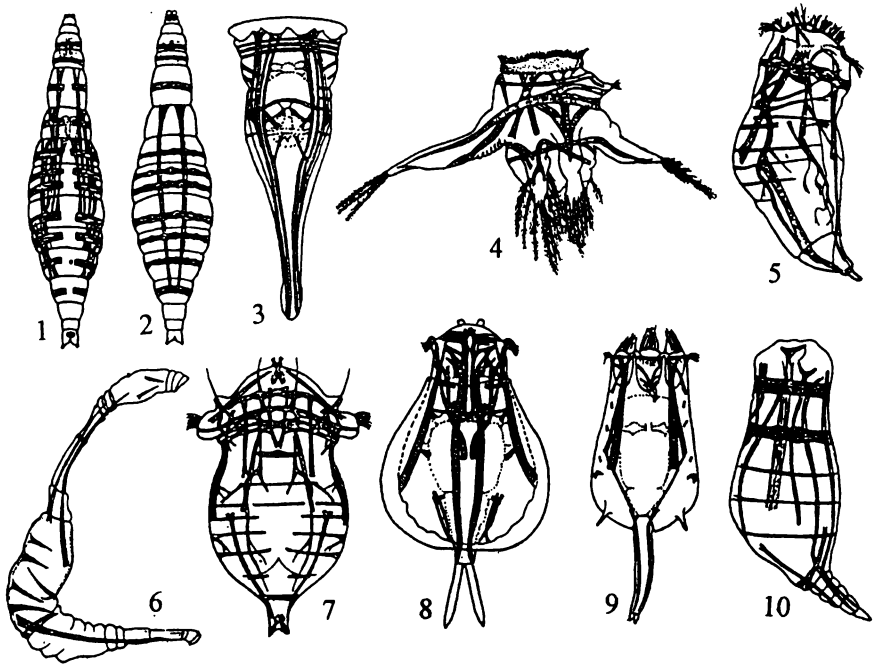


Рис. 31. Строение мышечной системы тела различных коловраток (Маркевич, 1988):
1, 2 – Philodina, дорсально и вентрально соответственно; *3 — Conochilus*; *4 — Hexarthra*; *5 — Epiphanes*; *6 — Seison*; *7 — Synchaeta*; *8 — Euchlanis*; *9 — Brachionus*; *10 — Notommata*

Ротовое отверстие лежит на переднем конце брюшной стороны тела субтерминально или терминально (у хищников; например, *Asplanchna*). Форма ротового отверстия соответствует способу питания. У многих ползающих Notommatidae оно в виде продольной щели, у хищных *Asplanchna* — треугольное, у плавающе-ползающих Brachionidae и Euchlanidae — округлое, у сидячих Collothecidae — широко-воронковидное.

Около рта у некоторых видов располагаются подвижные придатки — губы. У ряда коловраток может иметься лишь нижняя губа, по ресничкам которой стекает возвратная струя воды с непригодными в пищу частицами. Коловратки, активно захватывающие добычу, обладают двумя — верхней и нижней — губами.

Глоточная трубка сильно варьируется по степени ее развития — от полного отсутствия у форм с хищническим способом питания (рис. 33, *8*), до длинной, достигающей почти 40 % длины пищеварительного тракта (рис. 33, *6*). Стенки ее могут быть покрыты ресничками. Колебания этих ресничек, а также находящегося на границе с глоткой отдельного ресничного пучка, так называемой мембранеллы, бьющих по направлению глотки, способствуют заглатыванию, а также всасыванию пищи.

Глотка, или мастакс, наиболее характерная часть пищеварительной системы коловраток. В качестве железистых выростов глотки на ее поверхности у многих коловраток располагаются слюнные железы. Они чаще всего лежат вентрально и впадают в ее переднюю часть впереди челюстного аппарата. Большинство видов имеют две таких железы, хотя в некоторых случаях их количество может достигать восьми. Многие коловратки вообще лишены слюнных желез. Сильнее всего они развиты у хищников, паразитов и детритофагов, подгоняющих пищу ко рту коловращательным аппаратом. Точные данные о функциональной значимости слюнных желез пока отсутствуют.

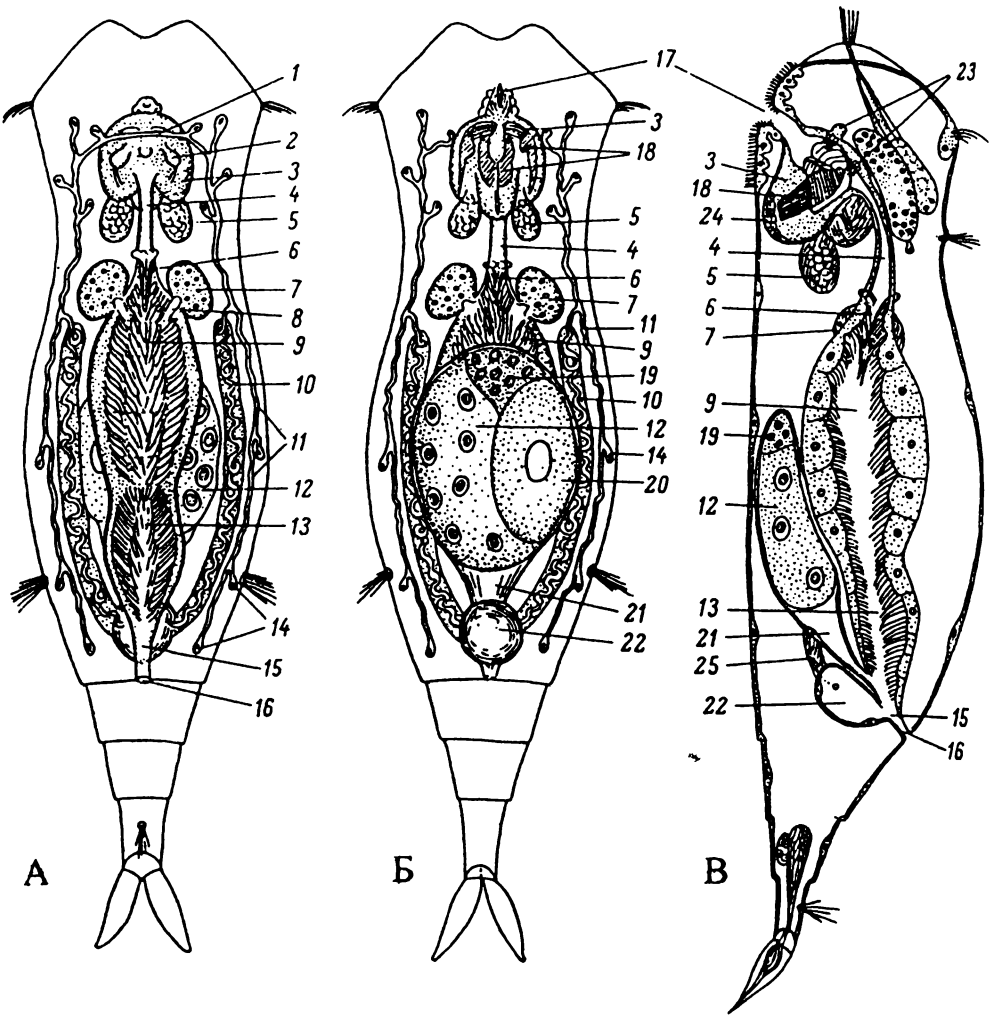


Рис. 32. Схема строения коловратки из сем. Notommatidae: пищеварительная, выделительная и половая система (Кутикова, 1970):
А — со спины; Б — с брюшной стороны; В — сбоку: *1* — анастомоз Гексли; *2* — спинные слюнные железы; *3* — мастакс; *4* — передний пищевод; *5* — брюшные слюнные железы; *6* — задний пищевод; *7* — стебелек (ножка) желудочных желез; *9* — желудок; *10* — железистый выделительный канал; *11* — капиллярный протонефридиальный канал; *12* — желточник; *13* — кишечник; *14* — терминальные клетки протонефридия; *15* — клоака; *16* — анальное отверстие; *17* — рот; *18* — челюстной аппарат; *19* — яичник; *20* — яйцо; *21* — яйцевод; *22* — мочевой пузырь; *23* — спинной чувствительный фарингеальный орган; *24* — ганглий мастакса; *25* — концевая часть железистого канала протонефридия

Глотка коловраток, как правило, имеет шаровидную форму, реже вытянутую, а иногда, (например, у *Asplanchna*) подразделена на две лежащие друг над другом части. Полость глотки заметно варьируется по объему от обширной до очень незначительной. Внутри она выстлана кутикулой, которая лишена хитина. Стенки глотки, пронизанные почти всегда поперечно-полосатыми мускульными волокнами и железами, а также кутикула, выстилающая полость глотки, и части челюстного аппарата, гистологически происходят из глоточного эпителия, имеющего синцитиальное строение.

Вся сложная система многочисленных мышц мастакса обслуживает содержащийся там челюстной или, как его иногда называют, жевательный аппарат (рис. 34). Однако это название не отражает всего многообразия его функций. Челюстной аппарат образуется в результате дифференцировки специальных клеток-склеробластов. Внутри них (интрацеллюлярно) развиваются детали аппарата. Основу конструкции мастакса составляют 18 отдельных склеробластов, собранных в три ряда по шесть клеток в каждом. Такое постоянство клеточной основы челюстного аппарата обусловливает принципиальное постоянство его строения в пределах типа. Отдельные склериты мастакса, формирующиеся из волокнистого слоя, представляют собой сотовые конструкции с микротрубочками. несущая часть этих конструкций содержит минерал тремолит и углекислый кальций. Нитевидные кристаллы тремолита — асбест — обнаружены в склеритах мастакса наиболее примитивных коловраток и исчезают у представителей наиболее специализированных групп. Сеть микротрубочек в склеритах челюстного аппарата создают ажурную арматуру, заполненную мукополисахаридным матриксом.

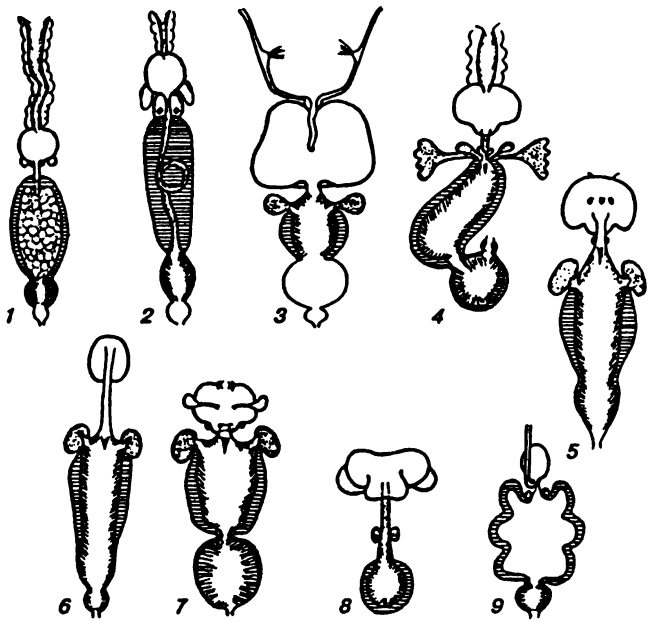


Рис. 33. Схемы пищеварительных трактату представителей различных групп коловраток (Маркевич, 1990):
1 — Habrotrocha; 2 — Philodina; 3 — Stephanocerca; 4 — Testudinella; 5 — Epiphanes; 6 — Notommata; 7 — Euchlanis; 8 — Asplanchna; 9 — Gastropus

Челюстной аппарат содержит набор скелетных элементов, которые подразделяются на постоянные и дополнительные. К постоянным частям аппарата относятся непарный фулькрум и парные рамусы, ункусы и манубрии. Фулькрум и рамусы располагаются в срединной части глотки и служат опорой, или наковальней, на которой находятся ункусы и связанные с ними манубрии. Эти части располагаются с боков от ункусов и служат как бы парными молоточками (малеусами). У ряда коловраток к ним добавляются разнообразные по строению, комплектности и локализации склериты: эпифаринкс, оральные пластинки и плеуральные палочки.

Челюстной аппарат коловраток демонстрирует очень большое разнообразие форм (см. рис. 34). Среди них выделяются несколько основных типов, возникших благодаря нескольким конструктивно различающимся приемам неподвижного и подвижного сочленения склеробластов. Каждый из них соответствует определенному способу добывания и переработки пищи и несет определенные функции.

Эти типы строения мастакса возникли в процессе эволюции коловраток, которые переходили от неспециализированной микрофагии, неизбирательного питания бактериально-детритной и водорослевой суспензией к избирательной альгофагии (то есть питанию лишь водорослевыми клетками), хищничеству и эндопаразитиз-

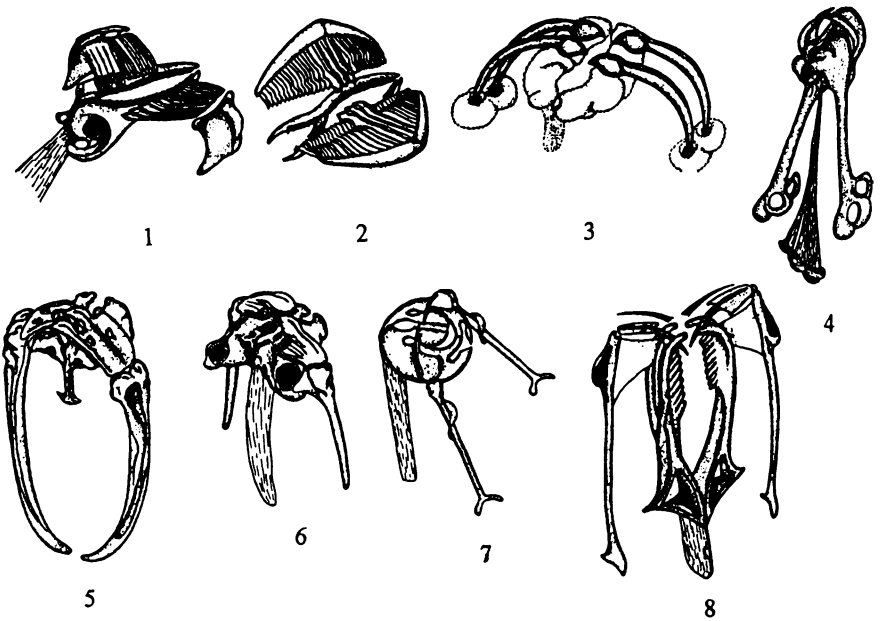


Рис. 34. Схема строения основных типов челюстного аппарата коловраток (Маркевич, 1990):
1 — Flosculariidae; *2* — Bdelloidea; *3* — Paedotrochida; *4* — Seisonida; *5* — *Lecane* spp.; *6* — *Notommata* spp.; *7* — *Cephalodella* spp.; *8* — *Dicranophorus* spp.

му, то есть к разным формам макрофагии (конечно, относительно их чрезвычайно мелких размеров). Полагают, что неизбирательная микрофагия низших коловраток (Bdelloidea) возникла у них независимо от предков. Следовательно, можно предполагать, что само возникновение коловраток как самостоятельного таксона было связано с переходом их предков к микрофагии.

Участок пищеварительного тракта, соединяющий мастакс с желудком, называется пищеводом. Это трубка, отходящая всегда от спинной стороны мастакса. Пищевод может быть или продолжением заднего конца мастакса, или отходить непосредственно от рта у коловраток так называемого виргатного типа. Такой мастакс приспособлен для выполнения сосательной функции. Длина и форма пищевода сильно варьируются. Стенки его синцитиальные. Передняя часть пищевода обычно имеет кутикулярную выстилку, задняя несет реснички. Граница между пищеводом и желудком не всегда ясна. Обычно она отмечена местом впадения желудочных желез.

Желудочными или пищеварительными железами обладают почти все коловратки. Чаще всего их бывает две, хотя у некоторых число желез доходит до шести. Форма желез обычно шаровидная или яйцевидная. Отсутствуют эти железы лишь у коловраток, имеющих внутриклеточное пищеварение или симбиотических зоохлорелл.

У коловраток, относящихся к самым примитивным группам Bdelloidea (Habrotrochidae), наблюдается внутриклеточное пищеварение. Именно поэтому у этих коловраток кишечная полость заполнена губчатой паренхимой (см. рис. 33, *1*). Уже в пределах Bdelloidea, у более эволюционно продвинутых Philodinidae происходит становление полостного пищеварения (развитые кишечная полость и желудочные железы).

У большинства коловраток всасывающий желудочно-кишечный отдел пищеварительного тракта морфологически и гистологически подразделяются на желудок и кишечник. Желудок, сильно расширенная мешковидная толстостенная часть пище-

варительного тракта, как правило, образуется большими ясно различимыми клетками с многочисленными включениями. Эти основные клетки располагаются продольными рядами. Их общее число обычно не превышает 30–45 клеток. На своей внутренней поверхности клетки желудка несут реснички. Следующий за желудком кишечник либо резко отделен от него, либо желудок постепенно переходит в кишечник. Тонкие стенки этого отдела желудочно-кишечного тракта имеют менее выраженные границы, клетки их бедны включениями и нередко сливаются, образуя синцитиальную ткань. Нередко кишечник также несет на своей внутренней поверхности сильно развитые, иногда собранные в пучки, реснички. В двух семействах — Gastropodidae и Asplanchnidae, некоторые пелагические коловратки вообще утратили кишечник вместе с клоакой и анальным отверстием, так что желудок образует сзади слепые мешковидные выросты (рис. 33, *8*).

К последнему отделу пищеварительного тракта относится клоака, в которую впадают также протоки протонефридиев и обычно выводные пути яичников. У многих видов клоака представляет собою пузыревидное расширение. Она более обособлена, когда выполняет функции мочевого пузыря. Анальное отверстие располагается всегда дорсально, и лишь при смещении ноги может оказаться на брюшной стороне, но всегда позади ноги.

Выделительная система коловраток — протонефридий (см. рис. 32, *1, 10, 11, 22*). Два выделительных канала свободно лежат в полости тела, протягиваясь по сторонам туловища. Они часто заходят в область головы и нередко близко примыкают к коловращательному аппарату. Каждый протонефридий состоит из железистого канала, капиллярного канальца и терминальных клеток. Обе ветви протонефридия железистыми каналами впадают в мочевой пузырь.

Железистые каналы протонефридия проходят в мощном синцитии и имеют довольно широкий просвет. Как правило, стенки его лишены ресничек. В своей базальной части он обычно прямой, часто длинный, переходящий в конечные или выводные пути протонефридия, но около желудочных желез они могут образовывать сложные петлевидные изгибы, а иногда большие округлые железистые утолщения.

В железистый канал впадает капиллярный каналец, на котором с помощью коротких, реже длинных стеблевидных протоков, сидят терминальные клетки (циртоциты). Капиллярный канал обычно прямой и имеет узкий просвет, равный примерно половине диаметра железистого канала. Его стенки представляют собой тонкий плазматический слой синцитиального строения. Просвет канальца является интрацеллюлярным (внутриклеточным). В этом синцитии имеется всего 3–5 ядер.

Строение терминальных клеток у коловраток сильно изменчиво от таксона к таксону, что особенно хорошо заметно на уровне их ультраструктурной организации. Форма их в разных группах коловраток варьируется от нежных тонкостенных цилиндрических трубок до широких округлых или листовидных образований. Число их обычно непостоянно и невелико. У большинства видов примерно по 3–5 циртоцитов на каждом протонефридии. Лишь у некоторых *Asplanchna* оно превышает 100. Задние концы железистых каналов впадают в сократимый непарный орган — мочевой пузырь.

Функции протонефридиальной системы коловраток еще не совсем ясны. Не вызывает сомнения ее участие в экскреции. Кроме того, она выполняет осморегуляторную функцию. Существует корреляция между величиной поверхности тела коловраток и общим числом терминальных клеток протонефридиев. Проникающая в тело вода удаляется из него благодаря частому и ритмичному сокращению мочевого пузыря.

Кроме протонефридия в экскреции участвуют амебоидные клетки полости тела, а также, вероятно, ретроцеребральный орган, гиподерма коловращательного аппарата и эпителий желудка.

Нервная система коловраток (рис. 35) характеризуется высокой степенью дифференциации, что, несомненно, связано с особенностями расчленения мускулатуры на отдельные мышечные пучки. Она состоит из объемистого церебрального ганглия, небольших ганглиев мастакса и ноги и ряда других мелких ганглиев, а также из нервов и нервных окончаний.

Церебральный ганглий гомологичен эндонному мозгу плоских червей. Он имеет округлую, овальную или почти треугольную форму и располагается всегда дорсально от кишечника, на мастаксе или несколько впереди, приближаясь к апикальному полю. От мозга отходят главные нервы коловраток.

Из нервов наиболее значителен у коловраток главный нерв, располагающийся вентролатерально. Он совмещает моторную и чувствительную функции. Свое начало берет от боковых сторон мозга. Непосредственно из церебрального ганглия выходят еще ряд нервов, обладающих либо моторной, либо чувствительной функцией. Все нервы коловраток свободно проходят в полости тела, не образуя никаких сплетений под покровами. Это говорит о том, что уже у предков коловраток имелась нервная система, погрузившаяся под кожно-мускульный мешок, то есть эволюционно достаточно продвинутая в своем развитии. Число отдельных стволов, отходящих от церебрального ганглия, а также количество дополнительных ганглиев и нервов у разных форм разное. Полагают, что принципиально нервная система коловраток сходна с таковой специализированных Plathelminthes, развивающейся на основе ортогона.

К органам чувств коловраток относятся глаза и органы, обладающие ресничками и щупальцами. Глаза коловраток могут сильно варьироваться по строению. Среди них есть церебральные, то есть располагающиеся на мозге или на его заднем крае; латеральные, лежащие в боковых частях коловращательного аппарата; апикальные или фронтальные, находящиеся на лобном щупальце или на апикальном поле.

Строение глаз также сильно варьируется. Так, непарный церебральный глаз *Asplanchna brightwelli* состоит из двух клеток: пигментной и рецепторной. У высокоорганизованных глаз коловраток пигмент образует чашевидное или бокаловидное образование, перед которым иногда находится шаровидное светопреломляющее тело — линза. Наиболее часто она встречается у апикальных глаз.

Чрезвычайно разнообразны и многочисленны у коловраток так называемые ресничные органы чувств. Среди них чувствительные мембраны, волоски, ресничные ямки, чувствительные щетки, палочковые поля, пронизанные очень короткими ресничками. Между ними имеются переходные стадии. Многие из них располагаются на шишковидных и щупальцевидных выростах, способных втягиваться. Наиболее многочисленные органы чувств на голове, точнее, на короне, а затем на ноге, то есть на активно действующих мультифункциональных частях тела, ответственных за локомоцию и трофику.

Женская половая система коловраток демонстрирует несколько типов строения. Эти различия служили ранее основой для деления коловраток на два подкласса: Pararotatoria, включающий род *Seisona*, и Eurotatoria, объединяющий надотряды Digononta и Monogononta. Основное различие между подклассами состояло в отсутствии у *Seisona* типичного желточника как составной части гонады.

Женская гонада Monogononta представляет собой одно мешковидное образование (в противоположность двум гонадам Bdelloidea, включавшихся в Digononta). Она состоит из собственно яичника и желточника (см. рис. 32, *12, 19, 20*). Считается, что она гомологична парной гонаде Digononta, так как содержит удвоенное количество желточных ядер. Разделение женской половой системы на яичник и желточник в такой степени, как оно выражено у Plathelminthes, у коловраток нет, поэтому эти названия в значительно мере условны, обозначая функциональные отделы единой гонады. Она расположена вентрально от кишечника и лишь очень редко — дорсаль-

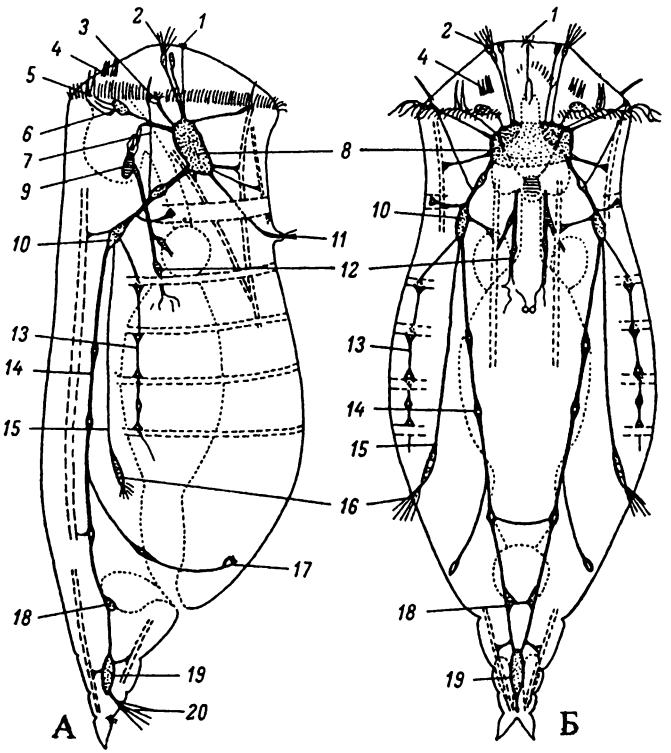


Рис. 35. Схема нервной системы коловраток (Кутикова, 1970):
А – сбоку; Б — с брюшной стороны: *1* — хоботковое щупальце; *2* — внутренние апикальные (лобные) щупальца; *3* — боковые чувствительные органы короны; *4* — оральные (ротовые) щупальца; *5* — вентролатеральные щупальца; *6* — надглоточный ганглий; *7* — глоточный нерв; *8* — церебральный ганглий; *9* — ганглий мастакса; *10* — ганглий гену (шейный); *11* — спинное щупальце; *12* — висцеральный (внутреностный) нерв; *13* — ступенчатый нерв; *14* — главный нерв; *15* — латеральный чувствительный нерв; *16* — боковые щупальца; *17* — супраанальный чувствительный орган; *18* — ганглий мочевого пузыря; *19* — каудальный ганглий; *20* — каудальное щупальце

но. Ее гермарная и вителлярная части заключены в очень тонкую синцитиальную оболочку с мелкими сплющенными ядрами. Она непосредственно переходит в стенку яйцевода, расширяется и образует матку. Гермарная часть гонады («зародышевый стебелек») очень незначительна по объему. Она синцитиальная и содержит плотно прилегающие друг к другу ядра в числе, постоянном для каждого вида.

Вителлярная часть гонады («желточный стебелек»), или питательная часть яичника, также скорее синцитиальна и содержит очень крупные ядра. Чаще всего их восемь. Однако сложное яйцо, столь характерное для Plathelminthes, не образуется. Желточный материал поступает внутрь созревающего яйца через специальный питательный канал. Яйцевод впадает в заднюю часть кишечника или в клоаку всегда перед впадением протонефридия.

В настоящее время считают, что парные гонады Bdelloidea и Seisonidea первичны, а непарная гонада Monogononta — более позднее приобретение, в разных группах моногононтных коловраток, возможно, появлявшееся независимо. Однако и у первых двух групп различия в строении половой системы, а также особенности размножения, так велики, что это заставило отказаться от идеи выделения специальной группы Digononta.

Особенностью коловраток, как выше упоминалось, является то, что нормальные самцы имеются лишь у Seisonidea, у многих Monogononta они сильно редуцированы, а Bdelloidea, как считалось ранее, демонстрируют облигатный партеногенез. Несмотря на очень широкое распространение этого явления в самых разных группах многоклеточных — вплоть до пресмыкающихся, в этом отношении Bdelloidea — крупная группа с космополитическим распространением — является исключением среди всего животного мира. Как установлено, облигатный партеногенез принципиально возможен только при исключительно высокой полиплоидности хромосомных комплексов. Однако бделлоидеи имеют ограниченное количество хромосом. Объяснение этому феномену, вероятно, можно найти в явлении, обнаруженном в самое последнее время при изучении другой партеногенетической группы животных — гастротрихи *Lepidodermella squammata*. У нее в гонаде обнаружили спермии, то есть ранее считавшийся облигатно партеногенетическим вид на самом деле оказался скрытым гермафродитом. Это заставило известного исследователя коловраток Г. И. Маркевича предположить, что Bdelloidea, характеризующиеся наибольшим количеством примитивных признаков во всех системах органов, в том числе главнейших — короне и мастаксе, являются не облигатно партеногенетическими, а скрытыми гермафродитами. Благодаря способности к спонтанному возникновению мужских половых клеток они осуществляют рекомбинацию генома. А раздельнополость Seisonidea и Monogononta — это вторичное явление, возникшее в процессе эволюции коловраток.

САМЦЫ

Самцы, как уже говорилось выше, имеются далеко не у всех видов коловраток. У Bdelloidea они не известны вообще. У большинства остальных коловраток самцы резко отличаются от самок.

Половой диморфизм коловраток прежде всего выражается в размерах самцов. Из-за того что размеры самок иногда в десятки раз превышают размеры самцов, последние получили название «карликовых самцов». Например, у *Conochilus hippocrepis* длина самок 0,65 мм, а самца — 0,05 мм; у *Hexarthra mira* длина самки 0,4, а у самца – 0,027–0,048 мм. Именно самцы некоторых коловраток являются самыми мелкими представителями Metazoa (0,027 мм).

По форме тела самцы могут быть подобны самкам, особенно у видов, лишенных панциря, либо могут иметь самое отдаленное сходство. Последнее характерно для планктонных форм с сильно редуцированными самцами. Форма тела самцов не так разнообразна, как у самок, хотя она изменяется от удлиненной, иногда с кажущейся сегментацией, до шаровидной.

Подобно самкам, тело самца подразделяется на голову, туловище и ногу. На голове самца, отделенной более или менее от туловища, находится коловращательный аппарат. В отличие от самок, он имеет лишь локомоторную функцию. Самцы не вращаются вокруг своей оси, как самки. Они движутся прямолинейно или совершают большие круги. Это адаптация к более быстрому отыскиванию самки. Соответственно этому у самцов изменяется и строение коловращательного аппарата: он расположен терминально и очень редко смещен вентрально. Верхняя его часть, или диск, обычно сводчатая или плоская, покрытая ресничками, которые развиты несколько слабее ресничек венчика. Самцы всегда имеют однородный венчик, представляющий собой циркумапикальный пояс, не разделенный на трохус и цингулюм.

У некоторых самцов на голове имеется специальный выступ, всегда несущий два красных глаза. В голове самца, как и у самок, помещается ретроцеребральный орган.

Все самцы очень подвижны и ни один вид не имеет плотного панциря. У них отсутствуют шиповидные выросты, а скульптура тела, если имеется, очень сильно редуцирована по сравнению с самками.

Нога самца претерпевает значительную редукцию и выполняет одну-единственную функцию: прикрепление к самке во время копуляции, превращаясь при этом у некоторых коловраток в небольшой придаток копулятивного органа. Нога может исчезать вообще и всегда отсутствует у видов, у которых самки лишены ее.

Резкие отличия наблюдаются и в строении внутренних органов. Мускулатура изучена плохо. Известно лишь, что у многих видов отсутствуют наиболее специализированные мышцы, тогда как по строению основных поперечных и продольных мышц оба пола различаются мало.

Полость тела самцов богата включениями. Они или рассеяны по всему телу, или концентрируются в виде иногда довольно крупных шаровидных образований над или под семенником. Пищеварительная система всегда рудиментарна, хотя степень редукции разная даже у особей одного и того же вида. В наиболее далеко зашедших случаях она совсем не функционирует. В виде своеобразных лентовидных образований ее рудименты иногда протягиваются от гиподермальных клеток коловращательного аппарата к семеннику и служат в качестве подвешивающего тяжа.

Протонефридии отмечены у многих самцов, хотя степень их развития варьируется. О нервной системе самцов известно очень мало. У них отмечен лишь мозг, лежащий дорсально.

Половые органы самцов представлены семенником, семяпроводом, так называемыми предстательными железами и копулятивным органом. Семенник — это округлый или удлиненный мешок, лежащий, как и яичник, на брюшной стороне тела. Размер его столь велик, что он часто заполняет всю полость тела. Семенник переходит в короткую прямую трубку — семяпровод, внутри выстланный ресничками. У всех самцов коловраток всегда или только во время копуляции имеется копулятивный аппарат.

Самцы осеменяют самок двояким способом. Большинство самцов вводят свои половые продукты в полость тела самки, протыкая копулятивным органом ее покровы. Ползая по самке, он отыскивает участок покровов наименьшей толщины, затем пробуравливает отверстие, впрыскивает семенную жидкость и покидает самку, иногда после этого сразу погибая.

Другой способ — введение копулятивного органа в клоаку — обнаружен лишь у нескольких видов.

Только у представителей класса Seisonidea, в который входят лишь два вида, самцы практически не отличаются от самок, в лучшем случае слегка уступая им по размерам.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ КОЛОВРАТОК

Для коловраток известны в настоящее время три типа размножения. Первый — нормальный миктический, то есть такой, в котором всегда участвуют оба пола. Он характерен лишь для двух видов, составляющих класс Seisonidea. Второй, наиболее распространенный, встречается у всех представителей класса Bdelloidea — облигатный партеногенез, который, как предполагается, чередуется со скрытым гермафродитизмом. И наконец, третий, наиболее сложный, — с чередованием двуполого и партеногенетического размножения, или гетерогония. Он характерен для коловраток класса Monogononta.

Наиболее известная форма гетерогонии осуществляется двумя типами самок: амиктическими, то есть не способными к оплодотворению, и миктическими, которые могут спариваться с самцами и откладывать оплодотворенные яйца (рис. 36).

Амиктические самки вылупляются весной из так называемых покоящихся яиц и дают начало следующему поколению амиктических самок, которые откладывают амиктические яйца. Этот процесс может идти все лето и позволяет коловраткам

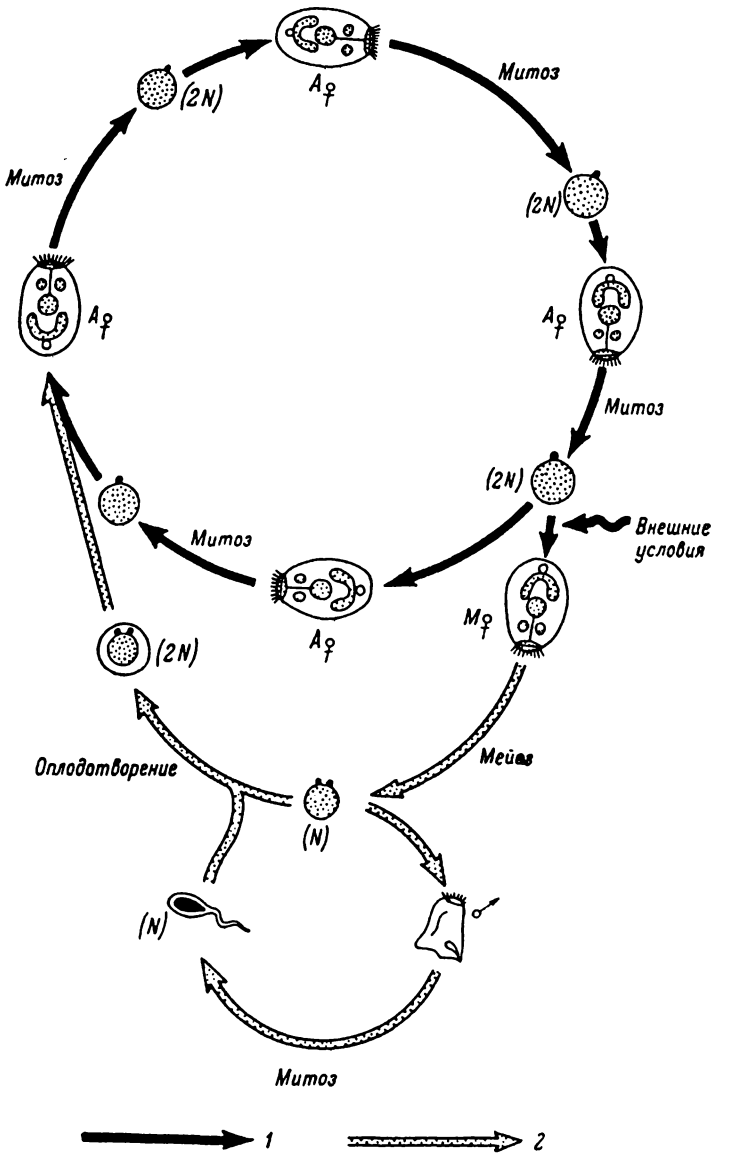


Рис. 36. Жизненный цикл коловраток (Кутикова, 1970):
1 — амиктические поколения (партеногенетические самки — А♀); *2* — миктическое поколение (М♀); *N* – гаплоидный набор хромосом

быстро увеличивать свою численность и биомассу в водоеме. Когда температура снижается или если водоем временный и начинает пересыхать, очередное поколение самок оказывается миктическим и откладывает миктические яйца, из которых, если они не будут оплодотворены, выходят самцы. Если же самцы уже присутствуют в популяции и яйца будут оплодотворены, из них формируются покоящиеся яйца. Они после латентного периода той или иной протяженности дают опять только амиктических самок.

Миктические и амиктические самки отличаются друг от друга и морфологически, и по поведению. В частности, у последних сильнее выражен положительный фототаксис.

Описанный выше сложный жизненный цикл имеет вариации. Обнаружены виды, у которых кроме амиктических и миктических имеются так называемые амфотерные самки, способные откладывать яйца всех трех типов.

Установлено, что у *Asplanchna sieboldi*, например, самки рождаются с уже достаточно хорошо развитыми ооцитами (16–24 ооцита). Если это будущие миктические яйца, то они бипотентны, то есть без оплодотворения они дают гаплоидных самцов, а после оплодотворения — покоящиеся диплоидные яйца. Бипотентная фаза, когда только и может быть оплодотворена самка, длится первые 45 минут после рождения, а через 4 часа наступает абсолютная невозможность самке быть оплодотворенной.

Описанная выше принципиальная схема гетерогонии коловраток реализуется в результате в виде большого количества вариаций, позволяющих коловраткам, вероятно, максимально полно и оперативно использовать и реагировать на изменение условий существований. Это тем более важно, что многие коловратки приспособлены жить в кратковременно существующих водоемах, где такая лабильность форм размножения, видимо, единственная возможность обеспечить преемственность поколений и рекомбинацию наследственных признаков.

Плодовитость коловраток изучена слабо. Так, *Epiphanes senta* при температуре 24 градуса способна откладывать различное количество яиц какого-либо одного типа. Среди них 27 яиц, дающих самцов, 16 амиктических яиц и всего пять покоящихся. Наибольшее число последних достигает 12–16. Самка *Euchlanis dilatata* в течение своей жизни продолжительностью в шесть дней при относительно оптимальных условиях и температуре 20–23 градуса смогла дать 42 амиктических яйца, при этом ее максимальная суточная продуктивность равнялась 15 яйцам.

В общем плодовитость зависит от вида коловратки, длительности ее жизни и температуры воды. Так, *Proales decipiens* в течение 3–8 дней жизни летом откладывает 30, а зимой 20 яиц, *Epiphanes senta* за восемь дней ее жизни откладывает 45–66 яиц, а *E. brachionis* за то же время — около 40 яиц.

Эмбриональное развитие коловраток изучено слабо и сведения о нем очень противоречивы. Большая часть данных получена при исследовании партеногенетических яиц. Однако теперь известно, что развитие амиктических и миктических яиц очень различно. Среди прочих интересных явлений, характерных для развития коловраток, обнаружено, что скорлупа покоящихся яиц, из которых выходит первое поколение партеногенетических самок, формируется из эктодермы эмбриона. Следовательно, выход коловратки из скорлупы покоящегося яйца, по существу, — отторжение собственных склеротизированных покровов. В результате взрослое животное в качестве покровов имеет так называемую неодерму, наподобие цестод, у которых онкосфера отбрасывает эмбриофор, или мирацидий трематод, сбрасывающих свой ресничный эпителий перед проникновением в моллюска.

ЭКОЛОГИЯ КОЛОВРАТОК

В процессе длительной эволюции и усиленной адаптивной радиации коловратки заселили самые разнообразные местообитания. Короткий жизненный цикл и способность быстро наращивать свою численность даже во временных водоемах являются основой их очень высокой продуктивности. Благодаря этому коловратки играют важную роль в функционировании сообществ гидробионтов. Поэтому не случайно коловратки — распространенные обитатели всех континентальных водоемов, а также прибрежных вод морей и океанов. По богатству и разнообразию мест обитания с ними конкурируют лишь немногие водные организмы, такие как инфу-

зории, нематоды и некоторые другие. Они тесно связаны с водой, хотя объем ее может быть предельно мал. Поэтому они могут обитать в дуплах деревьев, влажных почвах, мхах.

Коловратки обитают и на дне (бентосные формы), и в толще воды (планктонные). К типично бентосным относят псаммофильных, населяющих влажные пространства между песчинками прибрежной зоны пресных водоемов и море. Это мелкие, очень подвижные, прозрачные виды с хорошо развитой ногой и клейкими железами.

Пелофильные коловратки обитают в илах и рыхлых донных отложениях. Это медленно ползающие формы с выростами на панцире или же червеобразным многосегментированным телом.

Среди ползающих форм имеется ряд бриофильных видов, обитающих во влажных местах, среди моховых обрастания деревьев, в их дуплах. К ним близок ряд видов, живущих среди опавших листьев и в почве.

Самая крупная группа коловраток — фитофильные. Они широко распространены в прибрежных зонах любого большого водоема и в различных мелких. В эту группу входят сидячие прикрепленные формы, во взрослом состоянии постоянно зависимые от субстрата, и подвижные, более или менее с ним связанные. У большинства из них связь с растениями носит комменсальный характер. Некоторые виды теряют способность к независимой жизни. Есть немногие виды, являющиеся истинными паразитами.

Сидячие коловратки (представители семейств Collothcidae и Flosculariidae) обладают большим коловращательным аппаратом и ногой, обычно заканчивающейся специальной прикрепительной пластинкой. Некоторые из них защищены домиком.

Вторую основную экологическую группу составляют истинные планктонные коловратки, не зависимые от субстрата. Они демонстрируют целый ряд адаптаций к увеличению способности держаться в водной толще. Способность к парению достигается как работой коловращательного аппарата, так и различными выростами тела, увеличивающими его поверхность.

Небольшую группу коловраток составляют формы, использующие в качестве субстрата других животных и растения. Среди них наблюдаются все формы перехода от эпиойкии к паразитизму. *Proales gammari* встречается на ногах и жабрах бокоплавов, а *P. daphnicola* — на дафниях, прикрепляя к ним свои яйца. Другие коловратки используют в качестве субстрата самых разных гидробионтов, в том числе личинок насекомых и инфузорий сувоек. Ряд коловраток перешел к постоянному паразитизму, обитая внутри животных и растений. В яйцах моллюсков-прудовиков паразитирует *Proales gigantea*. Она пробуравливает отверстие в плотной скорлупе яйца моллюска, входит внутрь и поедает его содержимое. Из 7–13 отложенных ею яиц быстро развиваются молодые самки, которые пожирают остатки содержимого и переходят на другие яйцекладки. *Proales parasitica* живет в колониях *Volvox*, *P. latruncuclus* паразитирует внутри солнечника *Acanthocastis*, то есть в данном случае многоклеточное животное паразитирует в простейшем.

Ряд коловраток являются облигатными паразитами. Они обычно прикрепляются с помощью мастакса к хозяину, питаясь его тканями. В связи с паразитизмом они приобретают червеобразную форму тела, его мягкость и прозрачность. У них редуцируется передняя часть тела и корона, а также редуцируется или изменяется нога. Среди этих коловраток *Drilophaga* живут на поверхности тела олигохет и пиявок, *Albertia* — в кишечнике и полости тела дождевых червей и олигохет рода *Nais* или в кишечнике слизней. *Encentrum kozminskii* обнаружен на карпе, а *Limnias ceratophylli* — на амазонском крокодиле *Melanosuchus niger*. Известен случай нахождения большого количества коловраток неопределенного вида в моче больной женщины.

СИСТЕМАТИКА КОЛОВРАТОК

Ранее систематика коловраток, как уже упоминалось, целиком строилась на особенностях морфологии женской половой системы и в зависимости от степени развития половой структуры. Поэтому коловраток из рода *Seisona* выделяли в отдельный крупные таксон Parartotatoria, а остальных — в собственно коловраток (Eurotatoria), которые уже подразделяли на коловраток с парными (Digononta) и непарными (Monogononta) яичниками. В настоящее время Rotatoria подразделяют на три класса: Seisonidea, Bdelloidea и Monogononta с тремя отрядами (Ploima, Flosculariida, Collothecida).

В отношении последнего класса существует предположение, что он — сборный, так как приобретение непарного яичника могло происходить независимо в разных группах коловраток.

☐ Класс Bdelloidea

Представители этого класса несут наибольший набор архаичных признаков, затрагивающих как главные органы (коловращательный аппарат, мастакс), так и сопутствующие им системы (пищеварительная, локомоторная), тип питания и т. п. Это дополняется принципиальной возможностью существования скрытого гермафродитизма, что тоже должно быть примитивным признаком, так как указывает на родство с Plathelminthes.

В общем класс характеризуется тем, что самцы неизвестны. В расправленном состоянии тело веретеновидное или червеобразное, внешне расчлененное на 16 телескопических псевдосегментов. Коловращательный аппарат, как правило, разделен продольной бороздой на два диска. Яичники парные. Чистые вертикаторы (от латинского слова vertex — водоворот), то есть они создают с помощью коловращательного аппарата водоворот, засасывающий пищевые частицы в область ротового отверстия. Приурочены к водной растительности или плавающие. Многие живут во влажных мхах или других влажных наземных биотопах, иногда используют других животных в качестве субстрата (эпизоанты). Очень мало морских видов. Лишь один отряд Bdelloida, подразделяемый в четыре семейства, — из них два наиболее важных.

Семейство Habrotrochidae. Желудок заполнен массой паренхиматозных клеток. Обитатели преимущественно наземных биотопов (моховой, листовой и хвойный подстилок), а также почвенного гумуса. Часто живут в собственных или чужих домиках. Например, *Habrotrocha annulus* использует раковины корненожек.

Семейство Philodinidae. Желудок объемистый, с узким, трубковидным просветом. Живут главным образом среди растительности и во мху. Наиболее характерен род *Philodina* с многочисленными видами 0,1–0,8 мм длиной. *Ph. roseola* до 0,55 мм длиной — космополит, обитающий в солоноватых и термальных водах, а также серных источниках. Представители рода *Roteria* (0,2–1,6 мм длиной) живородящие.

☐ Класс Monogononta

Самцы имеются, но всегда мельче самок, часто карликовые и с редуцированным кишечником. Жизненный цикл с гетерогонией. Тело, как правило, не подразделено на псевдосегменты, в лучшем случае нога состоит из 2–4. Коловращательный аппарат очень разнообразен. Яичники непарные. Главным образом обитают в водной среде, в том числе и в море. Плавающие, полусидячие и сидячие. Класс подразделяется на три отряда.

• Отряд Ploima

Нога, если имеется, с двумя пальцами и двумя клейкими железами, которые могут быть дополнены двумя добавочными железами. Нет облигатно сидячих форм. Отдельные виды являются паразитическими. Примерно 15 семейств.

- Отряд Flosculariacea

Нога без пальцев, у некоторых планктонных форм отсутствует. Ножные железы многочисленны. Коловращательный аппарат образован двойным ресничным венцом, передний конец которого образует окаймленные ресничками лопасти. Сидячие или свободноплавающие формы. Вертикаторы. В состав отряда входят шесть семейств.

- Отряд Collothecacea

Нога без пальцев, но со многими ножными железами. Самки чаще всего сидячие, с воронкообразно расширенным передним концом тела, который несет выступающие щупальцеобразные или лопастные придатки, усаженные по краю длинными ловчими щетинками. Часто в желеобразных домиках. Самцы и молодь самок свободноплавающие, с нормальным коловращательным аппаратом. Живут в пресных, иногда солоноватых водах. Все виды объединены в одно семейство с сомнительным таксономическим статусом, включающим небольшое число аберрантных видов.

□ Класс Seisonidea

Самцы не уступают или уступают очень незначительно самкам в своем развитии. Гонады парные. Яичники без желточников. Морские формы. Лишь один отряд с одним семейством, в состав которого входит единственный род *Seison* с 3 видами (*S. nebaliae* и *S. annulatus* из Атлантического океана и Средиземного моря и *Seison* sp из лагуны Буссе на острове Сахалин). Размеры тела достигают 2,5 мм. Форма тела червеобразная, на заднем конце тела имеется присоска. Коловращательный аппарат редуцирован, глотка (буккальная трубка) редуцирована, в результате чего челюстной аппарат оказывается в начале пищеварительного тракта.

По образу жизни — это эктопаразиты ракообразных рода *Nebalia* (Leptostraca). Желудки их бывают заполнены клетками крови и тканей хозяина, а также его яйцами.

ФИЛОГЕНИЯ

Коловраток, несомненно, можно отнести к тем группам животного мира, которые в настоящее время переживают период биологического прогресса. Об этом говорит видовое разнообразие, космополитическое распространение и, наконец, высокая численность и важнейшая роль, играемая многими из представителей этого типа в сообществах гидробионтов. Среди прочих аналогичных групп напрашивается сравнение коловраток с двумя, сравнимыми с ними только размерами тела и смежными биотопами. Это Gnathostomulida и Nematoda (по отношению к последним имеются в виду, конечно, свободноживущие морские и почвенные нематоды). Все три группы полностью сравнимы лишь в одном: будучи представителями мейофауны, они имеют размеры тела, сравнимые между собой, или различающиеся не более чем на порядок. Если же обратиться к другим признакам, окажется, что с гнатостомулидами коловраток сближает сходство стратегий питания (по крайней мере, исходной): для обеих групп характерно наличие весьма своеобразных челюстных органов, предназначенных для захвата твердых объектов питания. Однако об общности происхождения и тем более о родстве речи быть не может, так как гнатостомулиды сформировались на целентерической морфогенетической основе, причем на целентерической основе низших Plathelminthes. Коловратки же, несмотря на целый ряд признаков, говорящих об их происхождении от плоских червей в широком смысле этого слова (эндонный мозг, ортогон, протонефридии, наличие ресничных участков покровов), с самого начала построены по другому принципу. Следовательно, мы имеем дело с совпадением эволюционных траекторий у этих групп, по крайней мере, на начальном этапе эволюции коловраток.

Количество общих и частных черт, сближающих коловраток и свободноживущих нематод, значительно больше. Не случайно, что до сих пор их сближают между собой в некоторых руководствах по зоологии. Сюда относятся наличие сквозного кишечника, потеря паренхимы и ресничных покровов, постоянство клеточного состава и положения ядер в гиподерме. Однако сегодня ясно, что все эти признаки приобретаются независимо разными группами. Возникновение сквозного кишечника наблюдается во всех группах целентерических животных на определенном этапе усложнения гастроваскулярной системы (Anthozoa из Cnidaria, все Ctenophra, некоторые Polyclada из Turbellariomorpha). Так же независимо появляется в разных группах полостное пищеварение, которое в своей развитой форме невозможно без сквозного кишечника (то есть химического реактора, во входное отверстие которого поступает «сырье», а из выходного — «отходы производства»).

Так же независимо в разных группах так называемых первичнополостных червей исчезает паренхима — как результат перехода в мейофауну и, следовательно, к миниатюризации размеров. Следствием этого же служит постоянство клеточного состава тела.

Сходство между коловратками и нематодами не столько морфологического и анатомического уровней, сколько сходство именно эволюционной «стратегии», которому, как ни странно, обе группы обязаны принципиальным различием своих эволюционных судеб. Это сходство заключается в том, что в основе эволюции обеих групп лежат модульные комплексы органов со сходными функциями: комплексы получения пищи и локомоции. У нематод это фаринкс и кутикулярно-мышечный аппараты, а у коловраток мастакс и коловращательный аппарат.

Модульный принцип строения пронизывает все уровни организации живого — от биохимических функциональных единиц до надорганизменных систем (колониальные индивидуумы, состоящие из отдельных модулей — групп организмов, низведенных до функционального уровня органа, как кормидии у сифонофор). К модулям относят и системы органов, обособленных в функциональные субъединицы. Для них, как и для модулей всех уровней организации, характерна высокая внутренняя целостность, определенный уровень автономизации по отношению к другим системам органов и способность к эволюционным изменениям только внутри модуля.

Последнее означает, что эволюционные изменения модуля (у коловраток это мастакс или ресничная корона) базируются только на тех элементах, которые его составляют. Новообразования в такой системе исключены. Единственная возможность — это перенос функциональной нагрузки с более специализированных элементов модуля на менее специализированные (субституция органов).

С одной стороны, это открывает широчайшее поле деятельности для идиоадаптационных процессов, а с другой, — ограничивает прогрессивные эволюционные изменения внутримодульными комбинациями. В целом же эволюционные возможности модуля предопределены исходной сложностью возникающей системы.

Предки нематод и коловраток начинали как обитатели мейофауны, но нематоды адаптировались к питанию жидкой пищей, то есть к потреблению ресурса, не ограниченного только капиллярными растворами, но и к питанию любыми другими растворами, в том числе и тканевыми. Это и обусловило широту их радиации и масштаб биологического прогресса группы. Коловратки же, начавшие свой эволюционный путь как микрофаги и перешедшие затем в процессе эволюции к относительной макрофагии, на «стратегический простор» выйти не смогли, так как доступность пищевых ресурсов была однозначно задана их исходно малыми размерами.

О происхождении коловраток также существуют разные мнения. Наиболее широко распространено представление о том, что предками Rotatoria являлись какие-то плоские черви, близкие к турбелляриям из Rhabdocoela. В качестве доводов служили примитивное строение протонефридиев, присутствие в теле обеих этих групп коль-

цевых мышц, вентральное положение рта, эндонный мозг и нервная система с признаками ортогона. Сюда же относили и такой признак, как наличие участков тела с ресничными покровами.

В настоящее время появилась другая концепция, предложенная известным исследователем коловраток Г. И. Маркевичем. На основе сравнительного анализа систем органов коловраток он создал совсем иную конструкцию архетипа (то есть исходного гипотетического плана строения) коловраток. Среди главных черт архетипа следующие:

1. Покровы тела с кутикулой, формирующейся не на поверхности гиподермы, а внутри нее (интрацеллюлярно).
2. Мастакс и ресничная корона сложные, состоящие из специализированных элементов (например, трохус и околоротовое ресничное поле). Их локализация не связана с ротовым отверстием. Трофически мастакс и ресничная корона не специализированы.
3. Пищеварительная система с протяженным буккальным отделом, глубоко расположенным мастаксом и кишечником, заполненном пищеварительной паренхимой.
4. Мускулатура хорошо развита, как продольная, так и кольцевая. Движение мышечное, пиявкоподобного типа. Имеются передняя и задняя присоски.
5. Половая система исходно сложная, гермафродитная. Гонада парная.

Вся совокупность перечисленных признаков говорит об исходно более высокой организации, чем у современных Rhabdocoela. Это привело Г. И. Маркевича к мысли, что только высоко специализированные и утратившие ресничный покров Plathelminthes могли быть предками Rotatoria. Это подтверждается и образованием оболочки покоящегося яйца коловраток из эктодермы зародыша (см. выше). Аналогичное явление наблюдается у мирацидий Trematoda и онкосфер Cestoda.

На основании всей этой совокупности данных Г. И. Маркевич гомологизирует склериты мастакса с эмбриональными крючьями цепкомерных червей и предполагает, что коловратки происходят от древних морских Monogenea, которых он считает родоначальником всех других паразитических классов Plathelminthes. Регулярный перенос таких древних эктокомменсальных червей своими активно мигрирующими хозяевами (рыбами, ракообразными) в пресные воды, переход личинок к питанию в планктоне, а взрослых — к микрофагии с последующей утратой личиночных стадий, по мнению Г. И. Маркевича, — вероятный путь возникновения необычного плана строения коловраток, совмещающего в себе черты, как взрослого червя, так и исчезающей из цикла развития личинки, подобной онкомирацидию предков.

≡Тип Acanthocephales≡

К типу Acanthocephales, или скребней, относятся около 1000 видов облигатно паразитических первичнополостных червей. Все они характеризуются сложным жизненным циклом, в котором промежуточными хозяевами служат водные или наземные членистоногие, а окончательными — позвоночные животные.

Форма тела живых скребней обычно удлиненная, иногда несколько уплощенная (рис. 37). У мелких видов тело бывает коническим. Для многих скребней характерны на теле своеобразные перехваты, создающие впечатление сегментации. Чаще всего тело скребня изогнуто в одну сторону. Имеются формы со спирально закрученным телом (паразит гаги *Polymorphus pupa* — рис. 37, *9*).

Величина скребней колеблется от 1,5 мм до нескольких десятков сантиметров. Наиболее крупных размеров достигают скребни, паразитирующие у млекопитающих. Например, скребень-великан *Macracanthorhynchus hirudinaceus* из свиньи достигает в длину 65 см. Размеры скребней одного и того же вида изменяются в зависимости от хозяина. У большинства видов скребней самцы меньше самок.

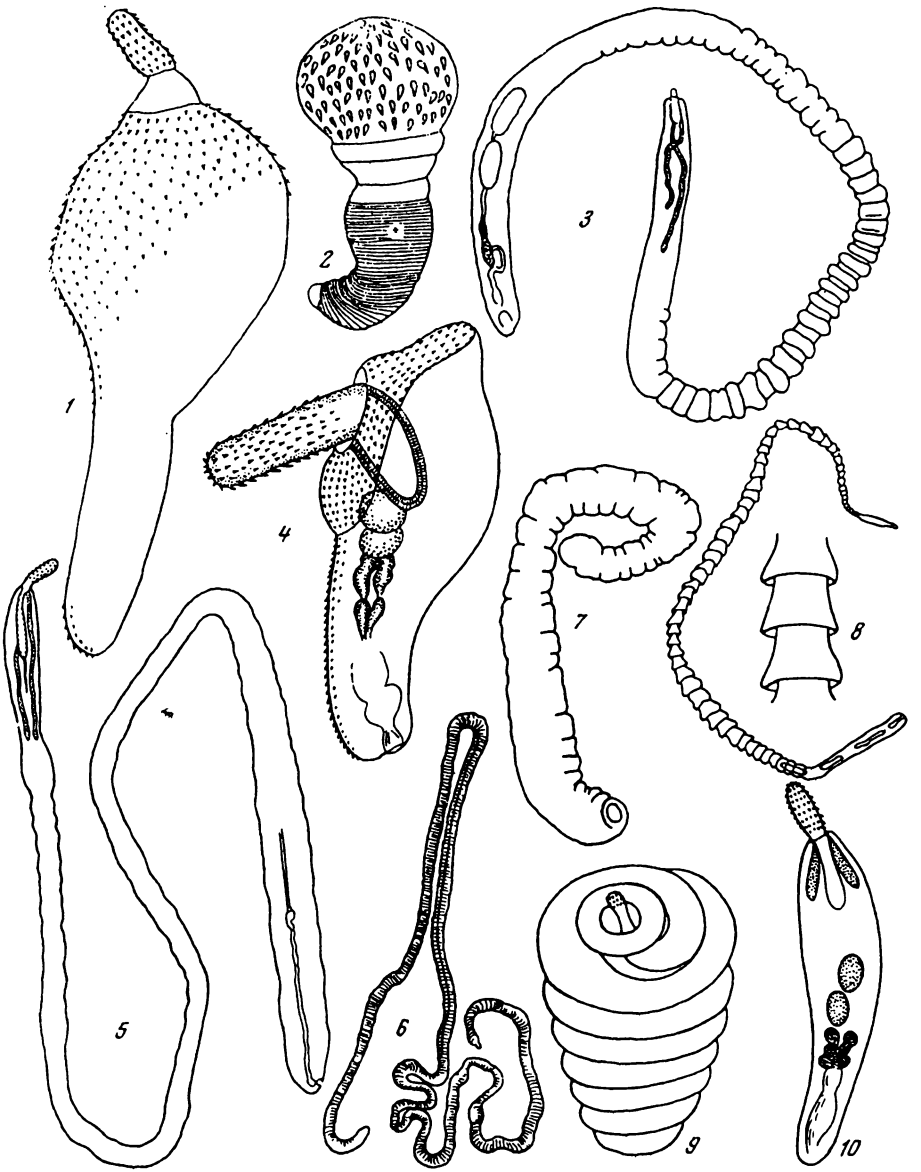


Рис. 37. Класс Acanthocephala (скребни): общий вид (Шульц, Гвоздев, 1970):
1 – Corynosoma strumosus; 2 – Apororhynchus hemignathus; 3 – Moniliformis moniliformis, ♂; 4 – Corynosoma semerme; 5 – Arhythmomorpha frassoni, ♂; 6 – Prostorhynchus spiralis; 7 – Acanthocephalus lutzi, ♂; 8 – Empodius taeniatus, ♂; 9 – Polymorphus pupa; 10 – Pseudoechinorhynchus cinctulus, ♂

В живом состоянии скребни обычно белого, грязно-белого, желтоватого или оранжевого цвета, редко красновато-оранжевого или коричневого. Полагают, что окраска взрослых скребней зависит от тех веществ, которые паразит избирательно всасывает из кишечника хозяина.

Тело скребня разделяется на два отдела: передний, называемый пресомой, и задний, собственно тело, или метасому. Пресома включает в себя хоботок, хоботковое

влагалище, шейку и лемниски, и отделена от метасомы перегородкой, проходящей на уровне задней границы шейки. Эти отделы между собой не сообщаются.

Хоботок представляет собой удлиненно цилиндри,ческое, яйцевидное, шаровидное или конусовидное образование на переднем конце тела скребней и служит для прикрепления паразита к стенке кишечника (рис. 38). Он вооружен хитинизированными крючьями. Его длина колеблется от долей миллиметра до 2,5 мм.

Крючья, которыми вооружен хоботок, имеют определенную форму и размеры. Каждый крючок состоит из корня и острия. Последнее выдается над кутикулой хоботка и направлено назад. Корень крючка погружен в ткань хоботка. Размеры крючков, как правило, убывают по направлению к задней части хоботка. На вершине хоботка крючки обычно отсутствуют, и здесь находится чувствительный сосочек.

Количество крючков и их расположение на хоботке имеют важное таксономическое значение. Различают два типа расположения крючков: квинкунциальное, когда при взгляде со стороны терминального конца хоботка можно видеть продольные ряды крючков, образующих радиальный рисунок, и спиралевидное, когда ряды крючков по спирали обвивают поверхность хоботка (рис. 38 Е, Ж). Размеры крючков большей частью постоянны для каждого вида, из-за чего этот признак также используется в систематике скребней.

Хоботковое влагалище скребней — мускулистый цилиндрический мешок, передним концом прикрепляющийся к стенкам хоботка, а задним — простирающийся в область шейки и корпуса. Размеры хоботкового влагалища весьма различны и зависят от размеров хоботка, который может втягиваться внутрь. В полость влагалища проходят мышцы-ретракторы. Они одним концом прикрепляются к передней и боковым стенкам хоботка, а другим — к стенке тела скребня, проходя для этого через заднюю стенку влагалища. С помощью этих мышц хоботок втягивается в полость хоботкового влагалища. В полости же влагалища расположен головной, или хоботковый ганглий, от которого отходят нервные волокна. Считают, что хоботковое влагалище выполняет защитную функцию по отношению к хоботку и головному нервному ганглию.

Шейка, расположенная между хоботком и метасомой, не имеет вооружения (рис. 39). В области шейки начинаются своеобразные парные органы скребней – лемниски. Они образуются благодаря впячиванию гиподермы стенки шейки в полость тела скребней, где располагаются по бокам хоботкового влагалища в виде двух лент жгутов. Функция лемнисков до настоящего времени не ясна. Одни авторы приписывают им секреторную функцию, другие — пищеварительную. Есть мнение, что лемниски способствуют втягиванию и выпячиванию хоботка, благодаря принятию жидкости или выталкивания ее.

Собственно тело скребней, метасома, покрыто бесструктурной кутикулой (рис. 40). Снаружи она несет очень тонкий добавочный слой (не более 1 мкм толщиной) эпикутикулы, состоящий из кислых мукополисахаридов. Считается, что они защищают скребня от энзимов хозяина. Под кутикулой располагается синцитиальный слой, состоящий из двух слоев: субкутикулярного и гиподермального. Субкутикула образована двумя слоями: параллельным и войлочным. Непосредственно примыкающий к кутикуле параллельный слой образован волокнами, поставленными перпендикулярно к поверхности тела. В войлочном слое имеются продольные и кольцевые волокна, местами взаимно пересекающиеся. Функционально субкутикула и есть настоящая кутикула, только, как у коловраток, интрацеллюлярная.

В гиподермальном, или радиально-фибриллярном, слое находятся многочисленные лакуны. Лакуны не имеют собственных стенок. Пространственно лакуны образуют сложную сеть из двух наиболее крупных продольных лакун, у разных таксономических групп лежащих латерально, или же одна из них тянется дорсально, а вторая вентрально. С ними многочисленными анастомозами связаны многочисленные мел-

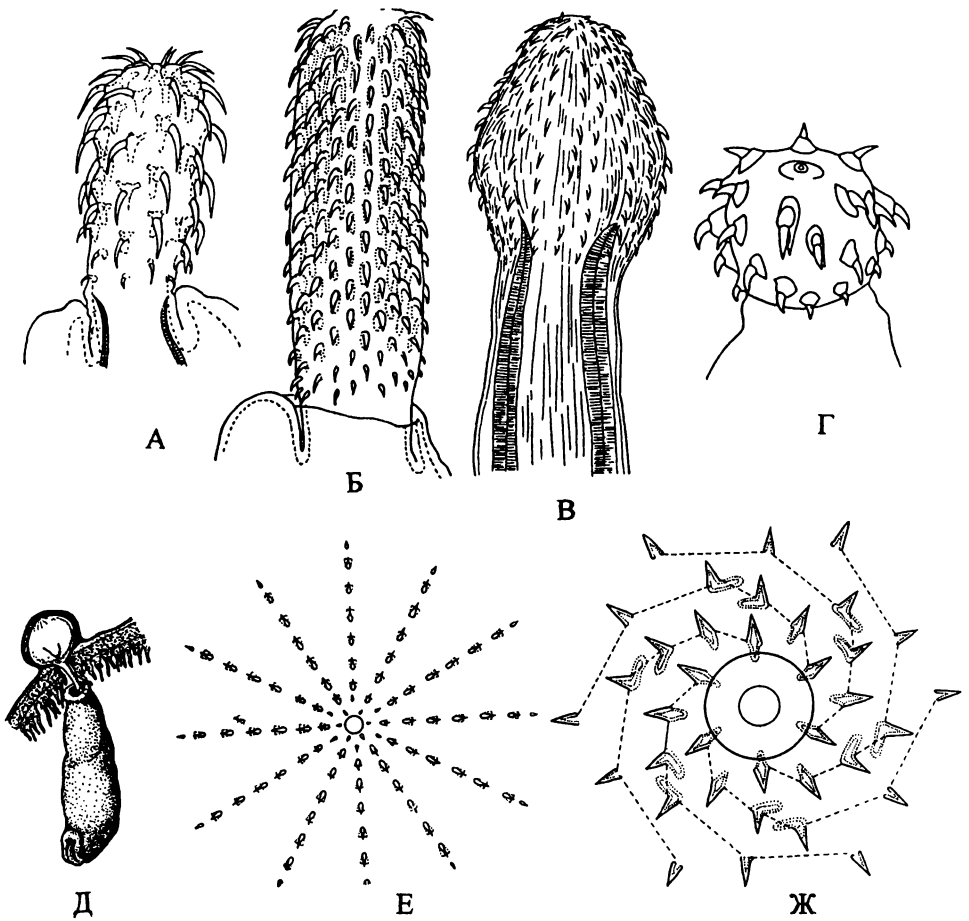


Рис. 38. Хоботки скребней (Шульц, Гвоздев, 1970: А–В, Е, Ж; Hartwich, 1993: Г, Д):
А – *Acanthocephala anguillae*; Б – *Echinorhynchus gadii*; В – *Filicolis anatis*; Г – *Macracanthorhynchus hirudinaceus*; Д – *Fillicolis anatis* в стенке кишечника; Е – квинкунциальное расположение крючьев; Ж – спиральное расположение крючьев

кие лакуны. Под гиподермой располагается тонкая базальная мембрана и два слоя мышечных волокон: кольцевой и внутренний продольный.

Залегающие в гиподерме гигантские округлые, овальные или иногда амебоидные ядра постоянны в своем числе и расположении. У широко распространенного среди рыб *Neoechinirhynchus rutili* обычно имеется 4–5 ядер на дорсальной стороне и одно-два — на вентральной. Вероятно, это дериват предкового состояния, свидетельствующий о том, что предки скребней были очень мелкими животными, наподобие коловраток.

Хоботок — фиксаторный аппарат скребней — предназначен для прикрепления паразита к стенке кишечника. Степень его развития зависит от характера пищи и морфо-физиологических свойств кишечника хозяина, а также от половой принадлежности паразита. Как правило, скребни морских млекопитающих, находящиеся в условиях энергичной перистальтики кишечника, имеют и более мощный фиксаторный аппарат, чем, например, скребни наземных млекопитающих. Самки скребней

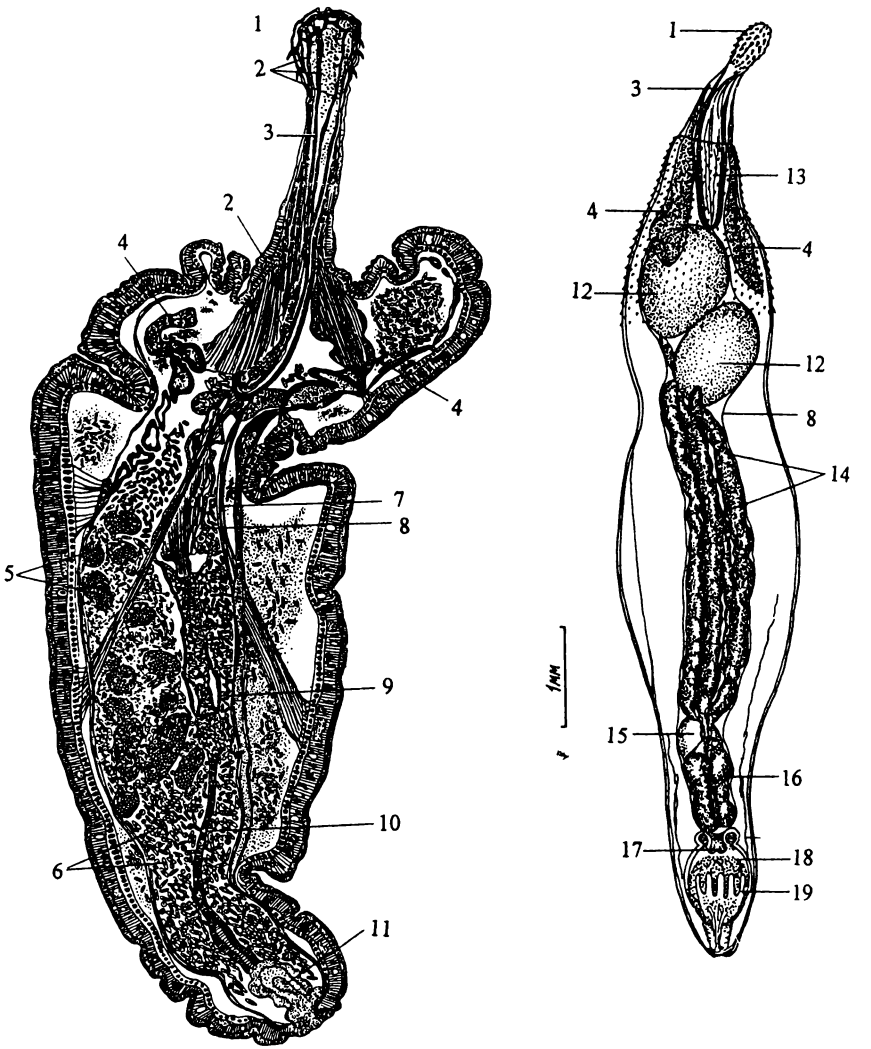


Рис. 39. Схема строения тела скребней (Шульц, Гвоздев, 1970):
А — самка *Polymorphus minutus*; Б — самец *Polymorphus magnus*: *1* — хоботок; *2* — мускулы, втягивающ хоботок; *3* — шейка; *4* — лемниск; *5* — яйцевые шары; *6* — яйца; *7* — мускул хоботкового влагалища; лигамент; *9* — маточный колокол; *10* — матка; *11* — вагина; *12* — семенники; *13* — хоботковое влагали *14* — цементные железы; *15* — мускульный мешок; *16* — протоки цементных желез; *17* — пенис; *18* — ко лятивная бурса; *19* — пальцевидные бурсальные лопасти

обычно имеют более развитый хоботок, чем самцы. Это связано с тем, что роль сам сводится лишь к акту спаривания, тогда как самка должна еще сформировать и от жить огромное количество яиц.

Нервная система скребней состоит из центрального, или головного ганг расположенного внутри хоботкового влагалища, двух нервных стволов, напр ляющихся к хоботку, и парных задних нервов. Последние направляются к мус лам-ретракторам хоботка и боковым мышечным лентам лигамента. У самца в ласти пениса нервные волокна образуют два симметричных половых ганглия,

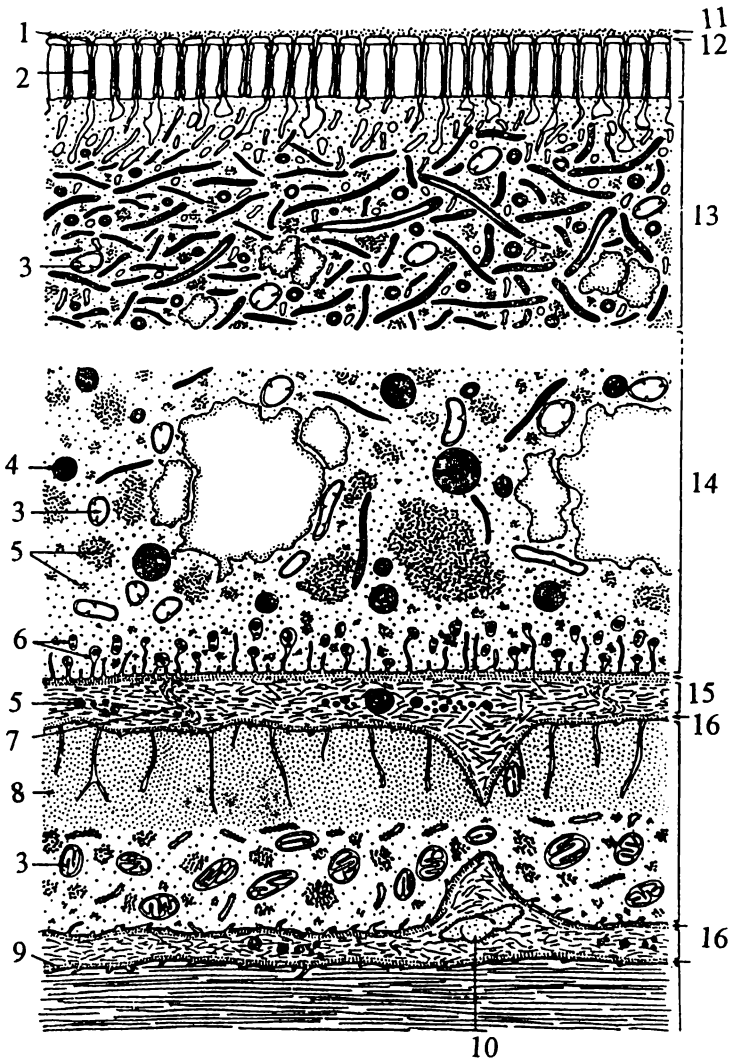


Рис. 40. Схема поперечного среза стенки тела скребня *Polymorphus minutus* (Шульц, Гвоздев, 1970): *1* – пора; *2* – полосатый слой; *3* – митохондрии; *4* – липидные глобулы; *5* – скопление гликогена; *6* – складчатая плазматическая мембрана; *7* – фиброзные тяжи; *8* – мышечные волокна; *9* – сарколемма; *10* – странствующие клетки; *11* – эпикутикула; *12* – кутикула; *13* – войлочный слой; *14* – радиальный слой; *15* – соединительная ткань; *16* – основная мембрана

самок имеются группы нервных клеток около полового отверстия. Органы чувств у скребней развиты очень слабо. Они представлены чувствительными сосочками на вершине хоботка, боковыми сосочками в его основании и сосочками у полового отверстия.

Лигамент, упоминавшийся выше, представляет собой тонкостенный мешок, внутри которого располагаются половые железы. У некоторых скребней этот мешок разделен продольной перегородкой на два мешка, соединяющиеся с колоколом матки, у других образуется лишь один лигаментный мешок, который у самки по мере ее

созревания разрывается, и только тогда яйца попадают в колокол матки, не сообщавшийся с ним раньше.

Специальные экскреторные органы имеются лишь у скребней из семейства Oligacanthrhynchidae (отряд Archiacanthcephala). У представителя другого семейства этого отряда, *Moniliformis dubius*, во взрослом состоянии не имеющего экскреторных органов, на ранних этапах онтогенеза (стадия акантеллы — см. ниже) рядом с генитальной закладкой имеется группа ядер, которая позднее маркирует положение редуцированных протонефридиев. У взрослых самок близкого рода *Gigantorhynchus* на колоколе матки в качестве рудимента протонефридиальной системы имеются так называемые «экскреторные клетки».

У тех скребней, у которых имеется развитая экскреторная система, она построена по протонефридиальному типу. У большинства видов имеются две их разновидности: либо древовидно разветвленные, либо капсулообразные. Первые представляют собой колбочки циртоцитов в количестве до 300 экземпляров, сидящих на разветвлениях коротких выводных протоках так плотно, что весь протонефридий напоминает головку цветной капусты. Отдельные экскреторные каналы открываются в общий проток протонефридия. Вторые, капсулообразные, отличаются тем, что циртоциты открываются непосредственно в общую полость — нефридиальную капсулу, из которой выходит экскреторный проток.

У самцов протонефридии открываются в полость семяпроводов, а у самок они лежат впереди маточного колокола. Нефридиальные каналы объединяются, образуя экскреторный пузырь, открывающийся выводным протоком в половые пути самки. Обращает на себя внимание, что тесная связь экскреторных органов с половой системой обязательны у скребней. Это позволяет говорить о существовании у них урогенитальной системы, как у коловраток.

Скребни — раздельнополые животные. Половая система самок состоит из яичников, находящихся в лигаментных мешках, и яйцевыводящих путей. Еще на ранней стадии развития яичники распадаются на отдельные группы яйцевых клеток, плавающих свободно в лигаментных мешках или же (если последние разрываются) в полости тела.

К яйцевыводящему аппарату самки относятся маточный колокол, яйцеводы, матка и влагалище. Полость маточного колокола, стенки которого имеют мышечное строение, сообщаются или с полостью тела, или с полостью лигаментного мешка. Полагают, что маточный колокол служит для сортировки зрелых яиц, которые только и пропускают через него в яйцеводы. Незрелые яйца через специальное вентральное отверстие в стенке колокола выбрасываются обратно в полость тела или вентральный лигаментный мешок.

От маточного колокола отходят два коротких яйцевода, открывающиеся в трубчатую матку. Из матки яйца попадают во влагалище, канал которого окружен железистыми клетками. Снаружи влагалище одето мышечными стенками с двумя сфинктерами. Влагалище на заднем конце открывается женским половым отверстием, расположенным обычно почти на заднем конце тела (субтерминально).

Половой аппарат самца состоит из семенников с выводящими протоками, цементных желез, половой бурсы и совокупительного органа. Семенники парные, представляют собой округлые или яйцевидные образования. Они располагаются, как правило, один за другим. От семенников отходят семяпроводы, которые, соединяясь, образуют семявыносящий проток. Перед впадением в пенис этот проток расширяется, образуя семенной пузырек.

Около семенника лежат так называемые цементные железы, представляющие собой довольно крупные почковидные, грушевидные или палочковидные образования. Число их колеблется от трех до восьми у разных видов. Цементные железы имеют

выводные протоки, открывающиеся обычно в канал пениса. Они выделяют клейкий секрет, который заклеивает половое отверстие самки после совокупления.

Рядом с протоками цементных желез и семенным пузырьком располагается так называемый мускульный мешок, имеющий колбовидную форму и примыкающий суженным концом к бурсе. Протоки цементных желез, семенной пузырек и мускулистый мешок помещаются в «мужском влагалище», имеющем мускулистые стенки.

Копулятивная бурса обычно втянута в полость тела. В нее слегка выступает мускулистый пенис. Перед совокуплением в результате сокращения мускулистого мешка и выдавливания из него жидкости в камеры бурсальной стенки происходит выпячивание этого органа наружу. В выпяченном состоянии бурса имеет вид колокола, нижний край которого образует пальцевидные лопасти, охватывающие задний конец самки во время копуляции. После извержения семени в приемные пути самки, начинает выделяться секрет цементных желез. Он попадает в вагину, образуя темно-коричневую пробочку, плотно закрывающую половое отверстие самки.

Яйца скребней имеют вытянуто-овальную, иногда почти веретеновидную форму. Они обладают очень сложно устроенной «скорлупой», состоящей из четырех оболочек. Зрелые яйца, выметываемые самкой, содержат внутри уже сформированную эмбриональную личинку.

Эмбриональное развитие протекает следующим образом. В начале дробления яйцеклетки, лежащей в полости тела, примерно до образования 16 бластомеров, наблюдается определенная правильность и последовательность. Первая борозда дробления проходит перпендикулярно продольной оси яйца. Затем делится бластомер у вегетативного полюса. В дальнейшем прохождение борозд дробления происходит беспорядочно. Дробление заканчивается интенсивным размножением микромеров у апикального полюса с иммиграцией их внутрь зародыша. Вскоре границы между отдельными бластомерами исчезают и образуется синцитий с двумя слоями: внутренним уплотненным и наружным, более прозрачным. Появляется двуслойная гаструла. В это время вокруг личинки образуются яйцевые оболочки.

Характернейшей особенностью эмбриогенеза скребней является то, что в определенный период их эмбрионального развития границы между отдельными клетками исчезают и образуется синцитий, в котором остаются крупные ядра. Из определенных групп ядер формируются закладки различных органов скребней.

К моменту выхода яйца во внешнюю среду в нем заключена вполне сформированная личинка. Дальнейшее развитие становится возможным только после попадания в организм промежуточного хозяина. Это могут быть моллюски, ракообразные или наземные членистоногие, прежде всего насекомые. В кишечнике промежуточного хозяина проглоченная личинка, которая до этого времени называлась акантором (рис. 41, *1*), выходит из яйца и внедряется в толщу кишечной стенки. Здесь она держится в течение нескольких дней (иногда до двух недель), после чего прорывает стенку кишечника и попадает в полость тела хозяина. С этого момента начинается сложный метаморфоз. Личинка теряет крючочки и шипики, которые до этого несла на своих покровах, тело ее округляется, сильно увеличиваясь в размерах. Начинается закладка внутренних органов: прежде всего хоботкового влагалища, затем хоботка, лигамента, нервной системы. Последними появляются зачатки нервной системы. Эта личиночная стадия получила название преакантелла (рис. 41, *3, 4*).

Формирование преакантеллы длится 20–30 дней и более, после чего она переходит на следующую личиночную стадию — акантеллу (рис. 41, *5*). Переход сопровождается инцистированием. Передний и задний концы впячиваются в полость тела личинки и она приобретает округлую или яйцевидную форму. Снаружи развивается плотная оболочка, и личинка переходит в покоящееся состояние, сохраняя жизнеспособность в течение длительного времени.

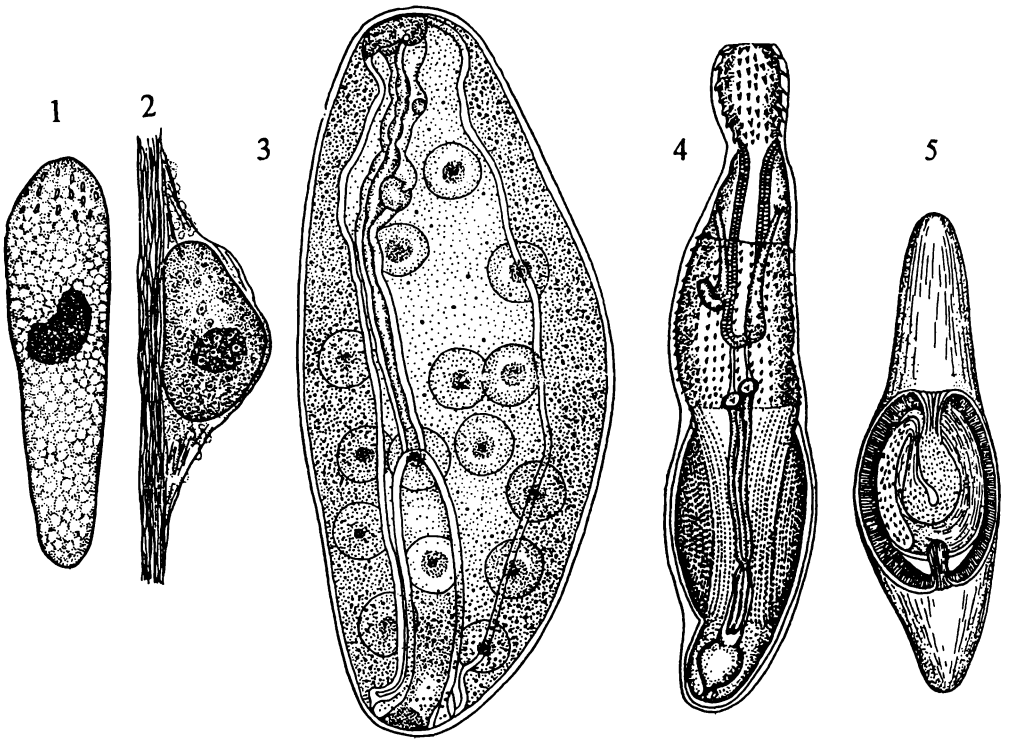


Рис. 41. Личиночное развитие скребней (Шульц, Гвоздев, 1970):
1 — акантор *Polymorphus magnus* на второй день развития; *2* — на 14-й день развития (у стенки тела рачка промежуточного хозяина); *3* — преакантелла на 25-й день развития; *4* — акантелла на 53-й день развития; *5* — инцистированная акантелла на 60-й день развития

Заражение окончательного хозяина происходит при поедании промежуточных хозяев с акантеллами. В кишечнике окончательного хозяина акантелла освобождается из цисты, хоботок ее выворачивается, и она прикрепляется к стенке кишечника. Сразу начинается быстрый рост паразита и развитие его половой системы. Сроки достижения половозрелости у разных видов скребней различны. Так, у утиного скребня (*Polymorphus magnus*) выделение яиц начинается через 25–30 дней после попадания акантеллы в кишечник хозяина. У паразита свиней — гигантского скребня (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*) этот срок затягивается до 80 дней и более (рис. 42).

Типичным примером жизненного цикла скребней может служить жизненный цикл рода *Polymorphus*. Для его представителей промежуточным хозяином являются рачки-бокоплавы, а окончательными утиные птицы. Однако у многих скребней жизненный цикл может вторично усложняться за счет включения еще одного хозяина, который не обязателен и называется резервуарным. Таков жизненный цикл скребней рода *Corynosoma*, паразитирующих в кишечнике тюленей. Промежуточным хозяином *Corynosoma* служат бокоплавы (*Pontoporeia*). Их поедают рыбы. Акантеллы, попав в кишечник рыб, там не задерживаются, а переходят в полость тела или мускулатуру. В организме рыбы акантеллы не развиваются, зато могут накапливаться в количестве до 80–100 экземпляров. Тюлени могут заражаться двояким способом: случайно заглатывая рачков, или же вместе со своей основной пищей — рыбой. В данном случае роль

резервуарного хозяина чрезвычайно важна, так как он не только обеспечивает высокую степень вероятности заражения окончательного хозяина — тюленя, но и высокую степень интенсивности заражения.

Скребни — паразиты пищеварительного тракта. С помощью своего вооруженного крючьями хоботка они могут глубоко внедряться в толщу стенки кишечника, доходя при этом до наружной границы мускульного слоя. Вокруг внедрившегося хоботка начинается некроз тканей и образуется плотная соединительно-тканная капсула, которая отчетливо выдается с наружной стороны кишечника. Обычно заражение скребнем приводит к локальным повреждениям, однако в случаях нерационального ведения хозяйства, например, утиный скребень (*Polymorphus magnus*) может вызывать эпизоотии с массовой гибелью птицы.

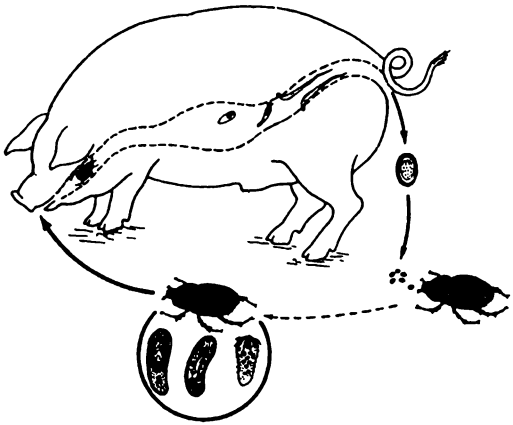


Рис. 42. Схема жизненного цикла *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Шульц, Гвоздев, 1972)

Из паразитов млекопитающих особого упоминания заслуживает паразитирующий в кишечнике свиней скребень-великан (*Macracantharhynchus hirudinaceus* — рис. 42). Это очень крупный червь, достигающий 65 см длины. Промежуточным хозяином его служат личинки майского жука (*Melontha melontha*) и других хрущей. В некоторых районах Белоруссии отмечалось до 60 % зараженности личинок старших возрастов при интенсивности инвазии до 130 акантелл на одну личинку жука. Акантеллы не погибают во время их метаморфоза, так что не только личинки, но и куколки и взрослые особи могут быть источником заражения свиней. Последние заражаются, выкапывая и поедая личинок и другие стадия развития хрущей. Скребни достигают половозрелости через 70–110 дней, а продолжительность их жизни составляет 10–23 месяцев. Макраканторинхоз свиней может приносить свиноводству серьезный ущерб. Это заболевание распространено в разных странах (особенно в Югославии и Италии, а также на Украине, Белоруссии и на Дальнем Востоке).

У человека скребни паразитируют в исключительных случаях. Тем не менее потенциально человек может быть хозяином этих червей. Это доказано экспериментально еще в конце XIX века. Итальянский ученый Каландруччо проглотил около 50 личинок скребня *Moniliformis moniliformis* (паразиты грызунов), извлеченных из жуков-чернотелок. Спустя 19 дней исследователь почувствовал признаки заболевания. Начались сильные боли в животе, кишечные расстройства, слабость, головокружение, звон в ушах. Все эти симптомы исчезли после изгнания паразитов с помощью экстракта мужского папоротника.

СИСТЕМАТИКА

Тип скребней (Acanthocephales) состоит из одного класса Acanthocephala с тремя отрядами.

• Отряд Eoacanthocephala

Мелкие черви, паразитирующие у рыб и, в виде исключения, у черепах. Крючья на хоботке располагаются радиально или спирально. Продольные каналы лакунарной системы покровов лежат дорсально и вентрально. Покровы с небольшим коли-

чеством крупных овальных ядер. Протонефридии отсутствуют. Мешок лигамента сохраняется у самок в течение всей жизни. Яйца тонкостенные. Цементные железы самцов синцитиальные.

В отряде два подотряда с пятью семействами, содержащими около 130 видов.

- **Отряд Palaeacanthcephala**

Размеры паразитов колеблются от мелких до средних. Паразитируют у рыб, амфибий, птиц и морских млекопитающих. Крючки на хоботке расположены радиальными рядами. Продольные каналы лакунарной системы, как правило, расположены латерально. Ядра покровов амебоидные или распались на много мелких ядер. Нет протонефридиев. Мешок лигамента разрывается на ранних этапах онтогенеза. Яйца тонкостенные. Самцы чаще всего имеют шесть, редко две, четыре или восемь многоядерных цементных желез.

В отряде примерно 15 семейств, в которых около 470 видов.

- **Отряд Archiacanthocephala**

Средне- и крупноразмерные паразиты тонких кишок теплокровных наземных позвоночных. Крючки на хоботке расположены спиральными рядами. Продольные каналы лакунарной системы лежат дорсально и вентрально. Покровы с небольшим количеством ядер, иногда амебоидной формы или удлиненных. Протонефридии имеются у представителей одного семейства (см. выше). Мешок лигамента остается целым в течение всей жизни паразита. Яйца толстостенные. Самцы всегда имеют восемь одноядерных цементных желез. Шесть семейств примерно со 150 видами.

ФИЛОГЕНИЯ

Скребни относятся к тем группам животных, которые постоянно становятся причиной дискуссии, когда речь заходит об их происхождении. Далеко зашедшая специализация к эндопаразитизму, которая привела к исчезновению рта и кишечника; укороченное эмбриональное развитие с установкой на рождение инвазионной эмбриоличинки; появление специфических признаков, заставляющих выделять скребней в таксон высокого ранга (лемниски, лигамент и своеобразная лакунарная система покровов) и поставили скребней особняком среди других червеобразных. С другой стороны, по общему уровню организации они явно относятся к первично-полостным. Именно среди животных, относимых к последним, и ищут место для скребней.

Одно время их сближали с приапулидами, киноринхами и волосатиками, то есть с теми первично-полостными червями, которые ныне объединены в тип Cephalorhyncha. В свете современных представлений можно с уверенностью утверждать, что это неверно. Слишком различны ранние стадии индивидуального развития. Отсутствуют какие-либо гомологии и в строении взрослых животных. Все имеющиеся черты сходства (хоботок, первичная полость тела, урогенитальная система) могут возникать в разных группах совершенно независимо. Значительно больше черт сходства между скребнями и коловратками. Для обеих групп характерны высокий уровень синцитиальности, у скребней возникающий на очень ранних стадиях онтогенеза, и своеобразная интрацеллюлярная кутикула. Нервная система у них представлена мозговым ганглием и парой латеральных стволов. Еще одной общей чертой их строения является постоянство клеточного состава и малоклеточность ряда органов. Это также является признаком того, что свободноживущие предки скребней имели исходно очень мелкие размеры. Возможно, скребни ведут свое происхождение от каких-то коловраткообразных предков, и, следовательно, также генеалогически связаны с паразитическими церкомерными Plathelminthes.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ К РАЗДЕЛУ О ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫХ ЧЕРВЯХ

Описание морфологии, анатомии, отчасти эмбрионального развития, а также экологии червей, объединенных в надтип Aschelminthes, показало, что они достаточно хорошо отличаются друг от друга, чтобы разделить их на четыре типа, каждый из которых характеризуется специфическими особенностями строения. Эти особенности затрагивают самые главные системы органов и реализуются в совершенно разных стратегиях питания и способах локомоции. Все эти типы переживают период биологического прогресса и освоили широчайших круг биотопов. На современном уровне изученности этих групп животных, видимо, уже не остается сомнения в том, что они происходят от разных групп плоских червей, отщепившись от них в разное время. Но несомненным остается и сходство между ними, которое выражается, прежде всего, в общности уровня организации. Это подчеркивается, в первую очередь, наличием сквозного кишечника, а значит, наличием полостного пищеварения (у свободноживущих форм, как минимум), отсутствия паренхимы, типичной для Plathelminthes, и в наличии кутикулы.

Сквозной кишечник сначала возникает независимо в разных группах, как следствие усложнения гастроваскулярной системы целентерических животных. Вероятно, также независимо в разных группах возникло и полостное пищеварение, которое отчасти также появляется еще у разных Coelenterata, но в своем законченном виде в принципе невозможно без наличия анального отверстия. Оно позволяет удалять шлаки процесса пищеварения из зоны реакции энзимов с пищей, не отравляя ее. Собственно, этим первичнополостные ничем не отличаются от более эволюционно продвинутых червей (см. ниже).

Что касается образования схизоцеля в связи с исчезновением паренхимы и наличием кутикулярных покровов тела, то они оказываются связанными с одним общим для всех первичнополостных животных обстоятельством. Во всех трех группах (мы объединяем коловраток и скребней в одну группу, памятуя об их сходстве большем, чем между ними и двумя другими типами) имеется значительно количество представителей мейофауны. Более того, есть достаточно много свидетельств того, что все четыре типа возникли в мейофуане. Nemathelminthes и Cephalorhyncha сложились в интерстициали, а Rotatoria, видимо, на поверхности субстрата. Именно поэтому у первых двух типов имеется кутикула-броня, образующаяся внеклеточно, а у Rotatoria и Acanthocephales — внутриклеточная по происхождению растяжимая кутикула, служащая не защитой от механического повреждения, а опорой телу. И схизоцель возникает во всех группах вторично, так как сначала исчезает паренхима в связи с миниатюризацией размеров тела. И лишь у групп, ушедших по тем или иным причинам из мейофауны (в первую очередь — паразитизм), возникает полость, заполненная жидкостью.

Следовательно, именно та общность эволюционных траекторий, возникшая в результате вытеснения разных групп Plathelminthes в интерстициаль или в другие биотопы, требующие миниатюризации размеров тела, и вызвало появление совокупности конвергентных признаков. Они и заставляли объединять вместе таких различных животных. В группе первичнополостных как бы законсервирован один из этапов эволюции фауны на планете, когда закономерно, раз за разом пресс хищников вытеснял группы организмов на периферию основных адаптивных зон. Возможно, первыми были Acoela и Gnathostomulida, так и оставшиеся в интерстициали, а за ними и Cephalorhyncha, Nemathelminthes и Rotatoria. Этот процесс наблюдается и в других группах, более продвинутых эволюционно. Поскольку для всех первичнополостных, несмотря на их различие, характерна общая морфогенетическая база целентерических животных, они и демонстрируют значительно больше конвергенций между собой, нежели по отношению к другим представителям мейофауны, пришедших туда позднее и сформировавшихся на другой морфогенетической основе.

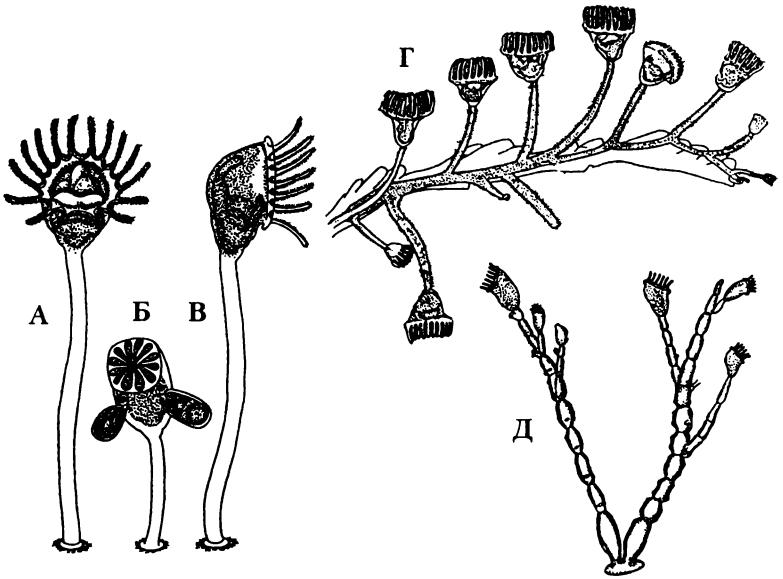


Рис. 43. Представители типа Entoprocta (Абрикосов, 1937, Hartwich, 1993):
А–В – *Loxosomatella phascolosomata* (А – взрослая особь с вентральной стороны; Б – молодая особь; В – взрослая особь, вид сбоку); Г – часть колонии *Pedicellina cernua*; Д – взрослая колония *Urnatella gracilis*

Тип Entoprocta (= Camptozoa)

В типе Entoprocta объединены всего около 100 видов мелких животных, ведущих сидячий образ жизни, который наложил отпечаток на все строение представителей этой группы. В тип входят как одиночные, так и колониальные животные, обитающие в морских и пресных водах. Длина тела их колеблется от 0,2 до 5,8 мм. Самый крупный представитель типа — *Barentsia gracilis.*

Отдельная особь Entoprocta рюмкообразна и состоит из стебля различной длины и туловища бокаловидной формы, содержащих вегетативные и генеративные органы (рис. 43). Стебель, служащий для прикрепления к субстрату, в месте перехода в бокал отграничен от него кольцевой бороздкой. Иногда стебель имеет подошву и может подразделяться на отдельные членики благодаря более или менее равномерным перешнуровываниям или узлообразным утолщениям. Бокал, или каликс, имеет блюдцеобразную апикальную поверхность, которая является вентральной стороной животного. Она окружена венчиком из 6–30 щупалец, совершающих ритмичные биения в направлении внутренней части «блюдца». Внутренняя поверхность щупалец слегка расширена и несет ряды ресничек. На поверхности бокала бортами образуется атриум, представляющий собой борозду, проходящую у основания щупалец. Дно борозды также усажено ресничками. Внутри кольца щупалец расположены все отверстия тела: рот, нефропоры (отверстия экскреторных органов), половые отверстия и порошица. Все они расположены на одной линии.

Форма тела Entoprocta настолько напоминает гидроидных полипов, что только своеобразные кивающие движения, которыми все представители Entoprocta отвечают на внешние воздействия, помогает их сразу узнать. С другой стороны, несмотря на наличие анального отверстия, они очень сильно отличаются от тех червей, которых называют обычно первичнополостными. И не только формой тела, но и тем, что Entoprocta — типичные паренхиматозные животные, то есть полость их тела

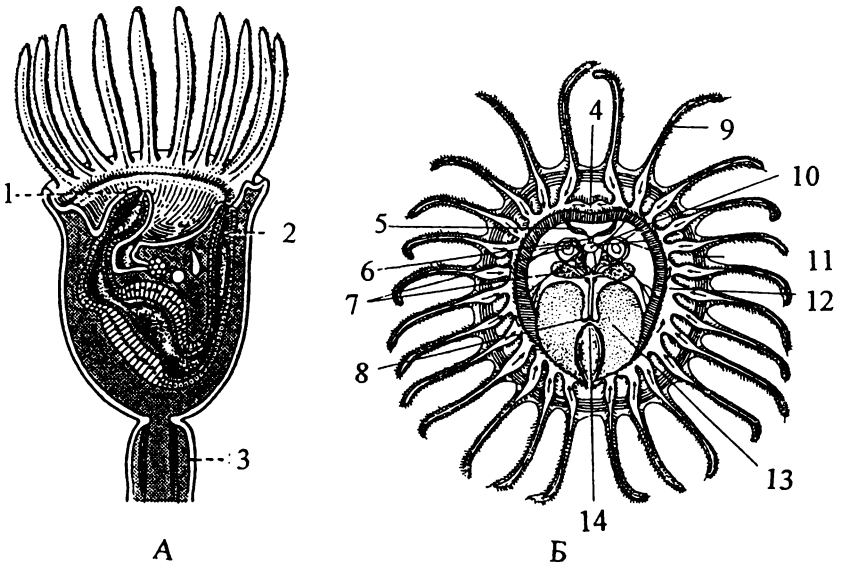


Рис. 44. Схема строения тела у Entoprocta (Абрикосов, 1937, Hartwich, 1993):
А – разрез тела; Б – вид на чашечку сверху; *1* – задняя кишка; *2* – фаринкс; *3* – стебелек; *4* – ротовое отверстие; *5* – нервный узел с отходящими стволами; *6* – выделительное отверстие; *7* – гонады; *8* – половое отверстие; *9* – щупальце; *10* – нервный узел с отходящими стволами; *11* – перепонка щупалец; *12* – желобок при основании щупалец; *13* – выводковая камера; *14* – анальное отверстие, расположенное на анальном конусе

заполнена паренхимой. Но не менее сильно они отличаются и от паренхиматозных Plathelminthes.

Покровы Entoprocta — интегумент — представлены однослойным эпителием, который на стенках бокала и стебле одет кутикулой. Верхняя поверхность бокала, напротив, лишь местами покрыта ресничным железистым эпителием. Полость тела выполнена рыхлой паренхимой, в которой имеются щели, заполненные гемолимфой. Этим она напоминает схизоцель некоторых плоских червей. Мускулатура бокала и щупалец развита слабо, в виде отдельных продольных мышц у основания щупалец. В стебле, напротив, она образует сплошной слой, сложенный, правда, только из продольных мышечных волокон.

Нервная система состоит из одного ганглия, расположенного вентрально от кишечника, вблизи от желудка. От ганглия отходят три пары нервов, иннервирующих щупальца, еще одна пара иннервирует бокал, в первую очередь просто устроенные органы чувств его стенки, внутренние органы и стебелек (рис. 44).

Кишечный тракт имеет U-образную форму. Он начинается от ротового отверстия, погруженного несколько ниже уровня поверхности блюдца и расположенного между двумя лопастями в толще паренхимы бокала, затем опускается вниз, и поднимается к расположенному на противоположной стороне дна атриума анальному отверстию. Последнее открывается на специальной папилле внутри венца щупалец. Средняя часть кишечника расширена, образуя желудок, сложенный высокими клетками. Внутри изгиба кишечника лежат остальные органы полости тела: протонефридии и пара мешковидных гонад (см. рис. 43).

Все морские Entoprocta имеют лишь пару очень просто устроенных протонефридиев. Они лежат между передней кишкой и ганглием и открываются у некоторых форм общим, а у других — двумя отдельными отверстиями, лежащими рядом со ртом.

Их терминальные органы очень сходны с циртоцитами плоских червей. У пресноводной *Urnatella gracilis* экскреторная система устроена значительно сложнее. Здесь в бокале имеются 28 терминальных клеток с ресничным пламенем, каналы которых впадают в два колена Y-образного выводного протока вместе с задней кишкой и гонадами открывающегося в специальном кармане атриума. У этих пресноводных форм в каждом членике стебелька также развиваются до 10 протонефридиев, сообщающихся с внешней средой посредством специальной латеральной поры, по отдельности на каждом членике. Как установлено, протонефридии служат для осморегуляции, тогда как экскреты выделяются клетками, локализованными в определенных местах желудка. У большинства колониеобразующих видов в полости тела между бокалом и стеблем обнаруживается своеобразный комплекс из 15–18 дисковидных, лежащих стопочкой, плоских мускульных клеток, верхняя из которых в спокойном состоянии выгнута кверху. Этот клеточный комплекс ритмично сокращается, благодаря чему возникает ток жидкости, несущей питательные вещества из бокала в стебель. Его можно рассматривать в качестве простейшего пропульсаторного органа, обеспечивающего круговорот полостной жидкости в теле.

Дыхательные органы отсутствуют.

Считают, что среди Entoprocta имеются как раздельнополые, так и гермафродитные формы. Парные гонады открываются короткими ови- или спермиедуктами, которые объединяются в непарный гонодукт. Это отверстие лежит между нефропором и анусом. У целиком протандрических гермафродитов каждая гонада подразделена на семенник и яичник. Возможно, все Entoprocta гермафродитны, так как вероятно, что отдельные индивидуумы, ранее описанные как особи вполне определенного пола на самом деле находились на одном из этапов полового цикла протандрического гермафродитизма.

У Entoprocta всегда обнаруживается перекрестное оплодотворение. Спермии, благодаря сильному сокращению бокала, выбрасываются в воду и попадают через половые отверстия в овидукты соседней особи. Ко времени откладки яиц железистые клетки, расположенные на границе между овидуктом и гонодуктом, набухают и окружают каждое оплодотворенное яйцо выделяемым секретом. Он образует вторичную капсулу и вытягивается в стебелек, которым яйцо крепится в углублении атриума вблизи полового отверстия. Здесь оно развивается вплоть до выхода из яйца планктонной личинки.

У пресноводной *Urnatella gracilis* в каждом яичнике созревает обычно по единственному яйцу, из которого после оплодотворения развивается личинка примерно 0,15 мм. У *Pedicellaria* личинка на такой же конечной стадии достигает таких размеров, что заполняет весь объем материнского бокала, вытесняя кишечник.

Яйцо *Pedicellaria* дробится спирально, образуя пять квартетов микромеров, из которых три первые образуют эктодерму, из остальных вместе с мелкими микромерами развивается энтодерма. Бластомер, обозначаемый как 4d, дает две трехклеточные мезодермальные полоски, из которых развивается паренхима. Сформированная личинка имеет выпуклую переднюю часть (эписферу) и уплощенную заднюю (гипосферу), на вентральной поверхности которой образуется толстая ползательная подошва. Перед ртом имеется венчик ресничек — прототрох. Второй венчик, располагающийся позади рта, называется метатрох. На эписфере имеется теменное (апикальное) скопление чувствительных и нервных клеток. В ротовой области располагаются также преоральные или фронтальные органы чувств. На вентральной стороне тела лежит подглоточный нервный ганглий. В паренхиме, заполняющей тело, имеются отдельные мускульные волокна, U-образный кишечник, выгнутый в сторону эписферы, и пара протонефридиев.

Личинка (рис. 45) довольно долго остается на дне материнского атриума и после того, как яйцевая оболочка лопается. Она подхватывает из водоворота, образуемого

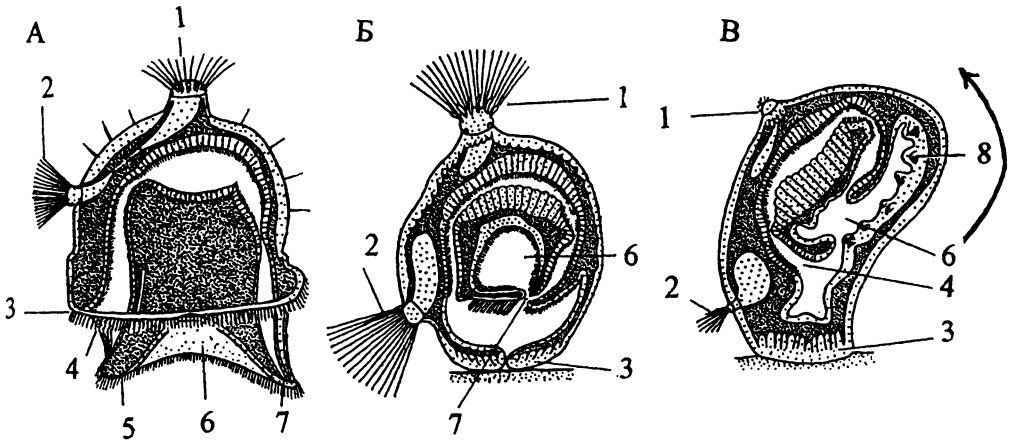


Рис. 45. Метаморфоз Entoprocta (Hartwich, 1993):
А – плавающая личинка; Б — только что осевшая на субстрат личинка; В — начало образования стебелька и поворот пищеварительной системы: *1* — теменной орган; *2* — преоральный (околоротовой) орган; *3* – протрох; *4* — ротовое отверстие; *5* — метатрох; *6* — атриум, то есть вогнутая часть гипосферы личинки; *7* — анальное отверстие; *8* — почки, из которых развиваются щупальца

щупальцами материнского организма, пищевые частицы. Отделившись, наконец, от стебелька и проплавав несколько часов в толще воды, личинка садится на грунт и переходит к ползанию до тех пор, пока не находит подходящее место. Прикрепляется личинка нижней стороной, так что ротовое и анальное отверстие обращены вниз (рис. 45 А). Метаморфоз начинается с того, что личинка резко сокращается и втягивает в себя свою нижнюю половину (рис. 45 Б). Края втянувшейся части срастаются и вместе с открывающимися в образовавшуюся полость ртом и анальным отверстием обособляются в виде совершенно замкнутого внутреннего мешочка. После этого следует неравномерный рост разных частей тела личинки и происходит перемещение ее вентральной поверхности от субстрата вверх с образованием апикальной поверхности бокала. На кайме вентральной поверхности в виде почек образуются щупальца, прикрывающий ее сверху эпидермис резорбируется (рис. 45 В), и перевернувшаяся вверх вентральная поверхность вновь вступает в контакт с внешней средой.

Теменной орган полностью исчезает, а подглоточный ганглий становится надглоточным.

У Entoprocta большую роль играет и бесполое размножение. Оно происходит с помощью почкования. У одиночных видов почки всегда располагаются на оральной стороне стенки бокала. У колониальных форм почки образуются или на самом стебле (*Urnatella*), или на его основании. В последнем случае сохраняется связь с материнской особью посредством специального столона. Благодаря ему дочерние особи образуют плоскую, древовидную или кустарникоподобную колонию. На столонах отдельных видов рода *Barentsia* образуются, кроме почек, так называемые зародышевые тела, которые, отделившись от материнской колонии, способны воспроизвести новую колонию. У *Urnatella* зародышевыми телами могут служить отдельные членики стебля, отделяющиеся от колонии. У некоторых представителей семейства Loxosomatidae может наблюдаться почкование на стадии личинки. Последняя может отделять одну-две маленькие жизнеспособные особи, но сама после этого погибает, не завершив метаморфоза.

Все Entoprocta характеризуются способностью к регенерации. У колониальных форм бокалы могут отбрасываться по достижении определенного возраста и позднее образовываться вновь на этом же месте.

За исключением пресноводной *Urnatella* все Entoprocta — обитатели морского дна. Они известны на глубинах от уреза воды до 300 м. Это всегда обитатели жестких субстратов, водорослей, но нередко входят в состав эпифауны, то есть поселяются на сидячих или медленно передвигающихся беспозвоночных, среди которых имеются представители губок, книдарий, а также двустворчатые моллюски или крабы.

Положение Entoprocta в системе животного мира неясно. Анатомия взрослых животных, особенно наличие паренхимы в полости тела, свидетельствует об их родстве с Plathelminthes. Об этом же говорит и спиральное дробления яйца. Но это же может сближать их с моллюсками. Тело взрослого животного вторично. Существует даже предположение, что первоначальные подвижные предки Entoprocta уже не существуют, и что их личинка, возникшая когда-то в процессе филогенеза, приобрела способность к формированию половых продуктов на личиночной стадии (неотения). После этого она перешла к сидячему образу жизни и впоследствии была так сильно видоизменена этим, что едва ли имеет теперь что-то общее с первичными взрослыми. Весьма возможно, что они имели ресничную ползательную вентральную поверхность (как турбеллярии), сохранившуюся в форме вентральной поверхности личинки.

СИСТЕМАТИКА

Entoprocta делятся на четыре семейства, которые входят в два отряда.

- **Отряд Solitaria**

Всегда одиночно живущие формы. Бокал после некоторого сужения переходит в стебель, часто образующий подошву. Почкообразование на оральной стенке бокала. Лишь одно семейство Loxosomatidae, в состав которого входят исключительно виды, живущие на других беспозвоночных и образующие на них иногда довольно плотные поселения (рис. 43 А—В).

- **Отряд Coloniales**

Колониальные виды. Бокал чаще всего резко отделен от стебля благодаря сужению или врезающейся диафрагмоподобной борозде из кутикулы. Три семейства: Pedicellidae, Barentsiidae и Loxocapodidae. Селятся преимущественно на неживом субстрате или водорослях и морской траве. Некоторые виды входят в состав обрастания других животных (см. рис. 43 Г, Д).

≡Тип Cycliophora Funch≡

В состав типа Cycliophora в настоящее время входит единственный класс Eucycliophora с единственным отрядом Symbiida, единственным семейством Symbiidae и с единственными родом и видом *Symbion pandora* (рис. 46).

Symbion pandora обитает на щетинках ротовых придатков норвежского омара (*Nephrops norvegicus*), который служит важным объектом промысла в водах северо-западной Атлантики от Исландии до Марокко. Его вылов в последние годы колеблется около 50 тысяч тонн в год.

Тем более неожиданно открытие лишь только сейчас этого удивительного животного с присущим ему сложным жизненным циклом, в котором сменяют друг друга сидячие трофические стадии с обитающими на них карликовыми самцами, сидячие самки, производящие на свет расселительных личинок.

Трофическая стадия имеет в длину около 0,35 мм и ширину около 0,1 мм. Тело состоит из буккальной воронки, туловища и стебелька с базальным диском, с помощью которого симбион крепится к щетинке хозяина. Колоколообразная буккальная воронка наклонена в сторону щетинки омара, на которой сидит симбион. Она сужается к

своему основанию и открывается впереди круглым ротовым отверстием, усаженным по краю кольцом ресничек. В состав ротового кольца, кроме клеток, снабженных объединенными в несколько пучков щетинками, входят также эпителиально-мускульные клетки. Последние образуют два сфинктера — периферический и центральный. Они участвуют в замыкании ротового отверстия. У живых экземпляров реснички создают нисходящий поток воды, из которого отбираются пищевые частицы. В нормальном положении готовности к питанию эти реснички развернуты. Щелевидное анальное отверстие расположено на туловище со стороны щетинки хозяина недалеко от основания буккальной воронки и как бы прикрыто ею сверху. Яйцевидное туловище сидит на коротком стебельке длиною примерно 0,06 мм, который переходит в прикрепительный диск диаметром около 0,075 мм. Воронка, туловище, стебелек и прикрепительный диск покрыты кутикулой, скульптурированной характерным рисунком из пяти- и шестиугольников. Стебелек и прикрепительный диск состоят целиком из кутикулярного материала.

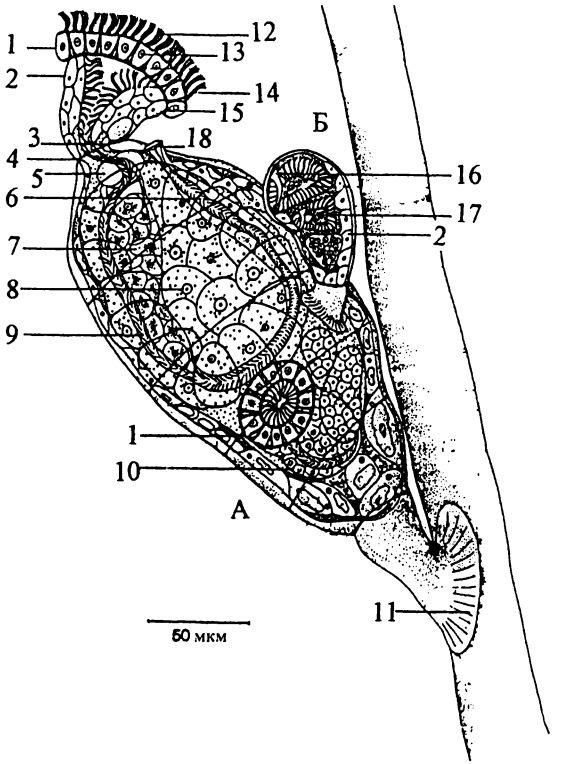


Рис. 46. Symbion pandora (тип Cycliophora), сидящая на щетинке челюстных придатков норвежского омара: схема организации (Funch, Kristensen, 1995):
А — неполовая питающаяся стадия; Б — зрелый карликовый самец: *1* — околоротовое кольцо; *2* — эпидермис; *3* — нерв; *4* — шейный перехват (или «ожерелье»); *5* — ганглий; *6* — восходящая ветвь пищеварительной системы; *7* — клетки желудка; *8* — клетки выстилки кишечника; *9* — нисходящая ветвь пищеварительной системы; *10* — внутренняя почка; *11* — прикрепительный диск; *12* — сложные реснички; *13* — эпителиально-мускульные клетки; *14* — первый сфинктер; *15* — второй сфинктер; *16* — первый пенис; *17* — второй пенис; *18* — анус

Буккальная воронка, также состоящая из клеток, снабженных ресничными комплексами, переходит в узкий и короткий S-образный пищевод (эзофагус), продолжающийся в U-образный пищеварительный тракт. Его нисходящая часть расширяется, превращаясь в желудок. Стенки последнего сложены из крупных ресничных клеток. Желудок заполнен гроздьями железистых клеток, лишенных ресничек, сокращающих просвет желудка до лакунарных промежутков. Восходящая часть пищеварительного тракта содержит ресничные клетки и короткую прямую кишку. В туловище пространство между кишечником и покровами занято крупными вакуоляризованными мезенхимными клетками. Они не имеют отношения к целому. Две длинных миофибриллы связывают основание буккальной воронки с анальной стороны туловища и его противоположную сторону. Они, видимо, отвечают лишь за движение воронки. Часть их поперечно-полосатые, а часть — косоисчерченные.

Ганглий («мозг») располагается между эзофагусом и прямой кишкой в туловищной части тела. Его положение свидетельствует о том, что буккальная воронка не гомологична собственно головному отделу животного.

В полости тела трофонта содержатся почки других стадий жизненного цикла на разных стадиях развития. Когда внутри трофонта они еще полностью отсутствуют, его пищеварительный тракт достигает практически до стебелька. По мере формирования самой старшей почки он начинает деформировать пищеварительную систему материнской особи. На конечном этапе старый пищеварительный тракт разрушается полностью, а буккальная воронка отбрасывается. Новые воронка и кишечник формируются из внутренней почки, последовательно подымаясь и приступая к функционированию по завершении развития. Внутреннее почкование повторяется некоторое время в течение жизни данного индивидуума.

Зрелый самец обитает, прикрепившись к туловищу трофической стадии. Длина его тела составляет около 0,08 мм, а максимальная ширина 0,04 мм. Туловище самца длиной около 0,07 мм сидит на коротком стебельке с крупным прикрепительным диском. Буккальная воронка и анус у самца отсутствуют. Кутикула покрыта таким же, как у трофической стадии, но более тонким полигональным рисунком.

Пищеварительный тракт отсутствует. В полости тела, дистально от прикрепительного диска, лежат два комплекса клеток, отграниченных очень тонкой кутикулой. Каждый содержит дифференцирующиеся клетки, окруженные тонкой кутикулой, исключая две V-образных зоны с ресничным эпителием. Они содержат дифференцирующиеся сперматиды или сперматозоиды и трубчатое кутикулярное образование, которое можно интерпретировать как пенис. Каждая такая клеточная отдельность окружена кольцом мускулатуры, лежащей под эпидермисом. Другие поперечно-полосатые мышечные волокна крепятся к основанию пениса. Внутри каждой клеточной совокупности имеется относительно крупный двулопастной ганглий. Вероятно, каждое такое образование представляет собой выводковую камеру предельно редуцированного вторичного самца. Гроздья недифференцирующихся клеток располагаются вблизи стебелька. Остальная часть внутренней полости заполнена вакуализированной мезенхимой.

Жизненный цикл *Symbion pandora* нельзя считать изученным полностью, но по предварительным данным он выглядит следующим образом (рис. 47). Свободноплавающая хордоидная личинка с внутренними почками садится на щетинку ротовых придатков ракообразного. После этого тело личинки дегенерирует. Начинается бесполая часть жизненного цикла в результате развития внутренней почки, которая имеется в личинке, в маленькую трофическую стадию. Ее самостоятельное питание начинается после завершения формирования буккальной воронки. Далее следует рост трофической стадии с последовательным внутренним почкованием, регенерацией буккальной воронки, пищеварительной и нервной систем. Достигнув определенных размеров (зрелости), трофическая стадия отрождает бесполую личинку в своей выводковой камере. Последняя, покинув материнскую особь, садится на щетинку той же особи хозяина, и из нее развивается следующая маленькая трофическая стадия. Так происходит наращивание численности трофических стадий на ротовых придатках неполовозрелых омаров и в начале линочного цикла половозрелых особей. Плотность посадки симбионов на щетинках ротовых придатков омара может быть очень высокой.

Половая часть жизненного цикла начинается у циклиофор, находящихся на ротовых придатках половозрелых омаров в конце линочного цикла последнего. Это говорит о согласованности жизненного цикла *Symbion pandora* с линочным и нерестовым циклом омара. Такая адаптация позволяет *Symbion*, колонии которого обречены на гибель после сбрасывания панциря данной особью омара, заселить новое место обитания.

Некоторые трофические особи отрождают карликового самца, напоминающего по внешнему облику пандорную личинку. Карликовый самец, заполненный зрелым семенем, садится на трофическую особь с развивающейся внутри женской особью. Самка содержит крупный ооцит. Оплодотворенная самка, покидая трофическую

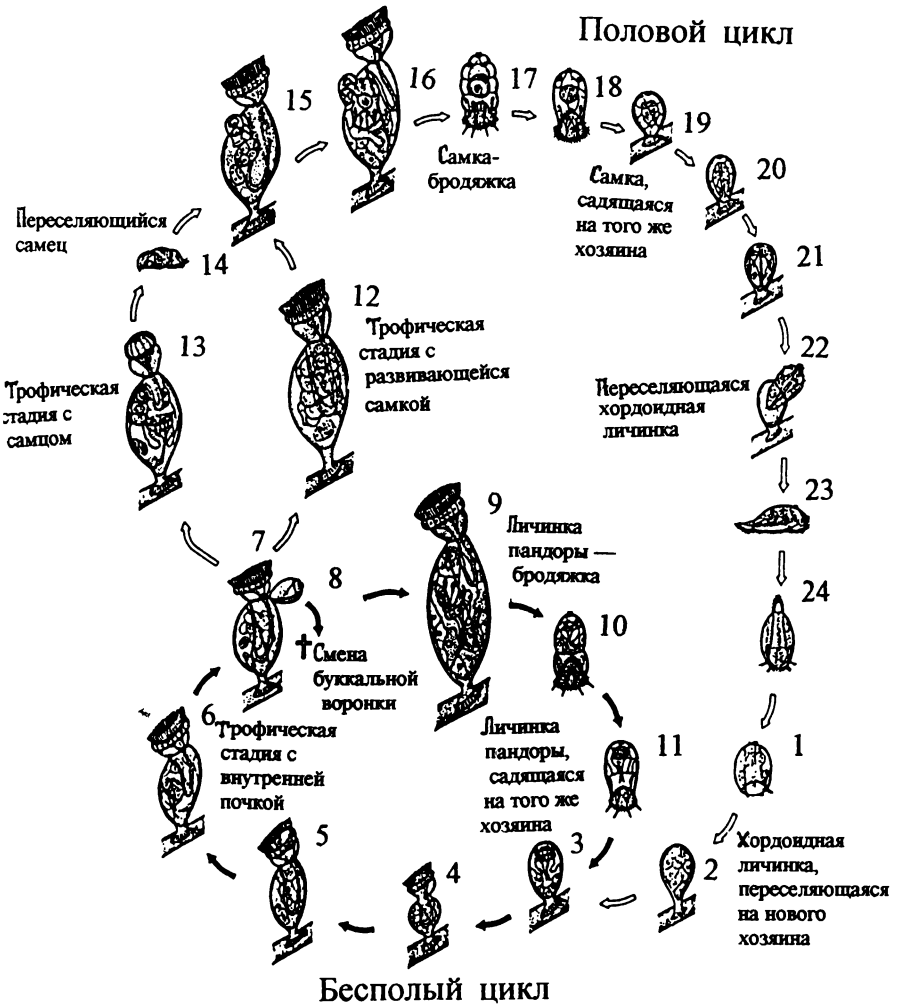


Рис. 47. Жизненный цикл *Symbion pandora* (Funch, Kristensen, 1995)

особь, садится на щетинку этого же хозяина, прикрепляясь передними вентрально ориентированными ресничками и выделяя секрет многочисленных прикрепительных клеток. Реснички после этого дегенерируют. Внутри самки из зиготы начинает развиваться эмбрион, а самка при этом погибает, превращаясь лишь в его оболочку. Из эмбриона формируется так называемая хордоидная личинка: билатерально симметричная, с мезодермальной опорной структурой, благодаря которой она получила свое название, и парой протонефридиев. После вылупления лецитотрофная, то есть питающаяся за счет внутренних запасов, личинка несет хорошо развитый ресничный локомоторный аппарат, пару дорсальных ресничных органов и многочисленные железы различного типа. Через некоторое время она садится на щетинки ротовых придатков другой особи омара и в результате метаморфоза превращается в сидячую трофическую стадию, начинающую следующий виток бесполого цикла.

Таксономическое положение Cycliophora пока не ясно. В строении *Symbion pandora* обнаруживаются черты, сближающие его с коловратками и некоторыми дру-

гими, совершенно не родственными коловраткам, группами. Однако эти черты сходства могут быть конвергенциями, появление которых обусловлено сидячим образом жизни. Наличие ресничек, протонефридий у хордоидных личинок и эпителиально-мускульных клеток в ротовом кольце трофической стадии говорит о связях с плоскими червями. Кутикула и хордоноидный орган, состоящий из сильно вакуолизированных мезодермальных клеток, позволяют проводить параллели с Nemathelminthes (класс Gastrotrichia). Несомненно, что общий уровень организации, несмотря на упрощение строения тела симбиона под воздействием комменсализма и сидячего образа жизни, приближается к таковому первично полостных червей.

Явно прослеживаемая согласованность жизненного цикла *Symbion* с линочным циклом омара говорит о чрезвычайно давнем сожительстве этих двух форм. И это предположение неожиданно подтвердилось замечательной находкой, сделанной при исследовании кембрийского членистоногого *Hesslandona*, обнаруженного совсем недавно в известняках Швеции. Новый метод препарирования фосфатизированных фоссилий (окаменелостей) позволил в процессе исследования ротовых придатков этого животного, жившего 510 млн лет тому назад, обнаружить на их щетинках микроскопические существа, очень напоминающие современную *Symbion pandora*.

≡Тип Nemertini≡

Немертины — сравнительно небольшая группа червей, насчитывающая около 850 видов. Они представляют собой другое направление эволюции Plathelminthes, нежели первичнополостные. Немертины сложились под знаком приспособления в первую очередь к активному хищничеству на дне и у дна. Следовательно, это в какой-то степени продолжение эволюционной траектории таких активных хищников, как турбеллярии. Однако, как будет показано ниже, немертины демонстрируют совершенно иной способ охоты на свою добычу, нежели большинство турбеллярий. Это и наложило отпечаток на все стороны организации данной группы.

Для немертин характерно наличие довольно длинного цилиндрического тела (рис. 48). Изредка встречаются формы с нитевидно удлиненным телом (*Cephalotrix*), так же, как и формы относительно короткие — 1–2 мм (*Prostoma* и др.). Наиболее обычно, когда при толщине тела 1–5 мм длина составляет 10–200 мм, изредка до 1 метра. Крупнейший вид — *Lineus longissimus* — достигает длины 30 м при диаметре тела 9 мм. Очень редко среди немертин встречаются формы с дорсовентрально сплющенным телом (ряд пелагических форм и особенно *Malacobdella* — рис. 49 В).

Тело обычно однообразно красное, оранжевое, коричневое, розовое, желтое, зеленое или серое. Некоторые пелагические немертины окрашены в ярко-оранжевый цвет. Изредка встречаются формы, окрашенные разноцветным узором. Пример – *Lineus atrocaeruleus* из центрального Чили. Окраска червя голубовато- или коричнево-черная с многочисленными желтыми поперечными полосами (кольцами). Окраска вырабатывается пигментными клетками эпидермиса и подстилающей его соединительной ткани.

У большинства немертин передний конец тела (головная лопасть) отделен от остального туловища небольшим перехватом. Он не образует шейного отдела. В этом месте располагаются церебральные (затылочные) органы, которые входят в головной комплекс органов, в который входят органы чувств (см. ниже), фронтальный орган, ротовое отверстие и ринходеум (рис. 50).

Тело немертин покрыто высоким однослойным ресничным эпителием (рис. 51, 52). Его клетки иногда становятся нитевидными. Дистальные концы клеток расширены, почти цилиндрические; базальная часть сужена и пространства между суженными частями мерцательных клеток заняты сенсорными и железистыми клетками, одни из которых вырабатывают слизистый, а другие — белковый секрет. У гетеронемертин



Рис. 48. Тип Nemertini. Некоторые представители типа (Яшнов, 1948, Hartwich, 1967):
1 – *Cephalotrix linearis* с выброшенным хоботом в слизи; *2* — его передняя часть тела со втянутым хоботом; *3* – то же при большем увеличении; *4* — *Lineus gesserensis*; *5* — то же, передний конец тела сбоку; *6* — *Micrura fasciola*; *7* — *Cerebratulus barentsi*; *8* — *Amphiporus lactifloreus*; *9* — *Lineus geniculatus*

они погружаются в нижележащий слой ткани основного вещества. Наконец, у основания эпителиальных клеток можно обнаружить клетки с относительно небольшим количеством цитоплазмы вокруг ядра. Это базальные замещающие клетки (аналог интерстициальных клеток книдарий, то есть камбиальные клетки). Такой тип эпителия так и называется — немертоидный.

Некоторые виды немертин имеют и настоящие многоклеточные железы, образующие иногда целые пакеты, открывающиеся наружу общим протоком. К таким железам относится и фронтальный орган.

У *Lineus rubber* (отряд Palaeonemertini) в покровной ткани встречаются клетки с рабдитами, по строению напоминающими рабдиты клеток хоботка (см. ниже).

У представителей отряда Heteronemertini покровы образуют сложную систему, представляющую собой сочетание элементов разного происхождения. Такие покровы, образованные разнородными элементами, называются кожей (cutis). Это более или менее утолщенный слой, пронизанный гроздьями сложных желез, волокнами кольцевых и продольных мышц. Они образуют плотную сеть, нижние слои которой практически не отграничены от кожно-мускульного мешка.

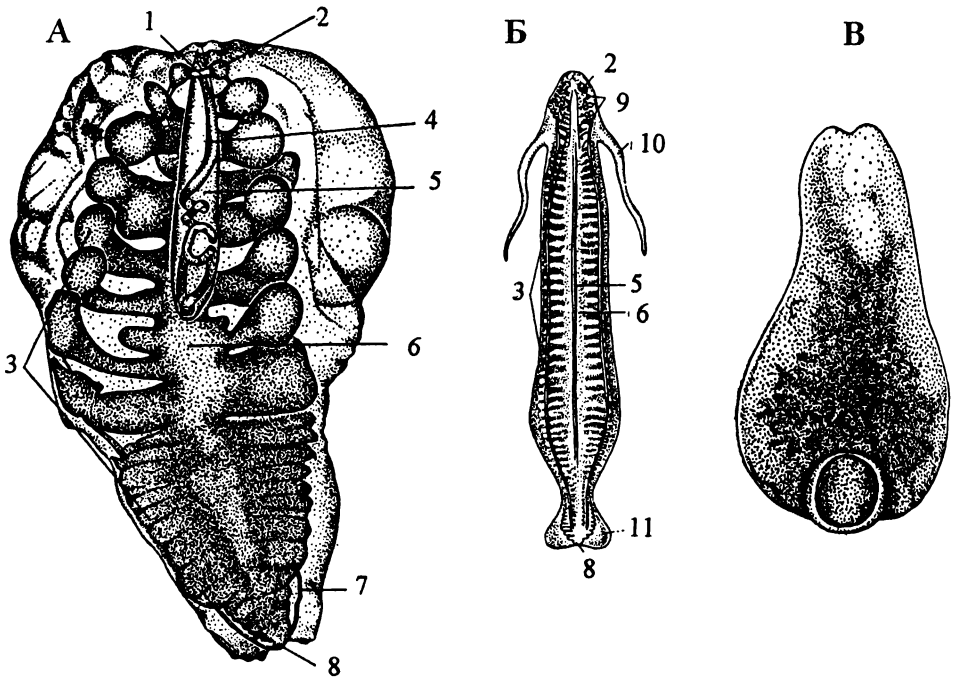


Рис. 49. Тип Nemertini. Некоторые представители типа (Короткевич, 1955, Hartwich, 1993): А — *Mesarmaueri laticeps*, пелагическая немертина; Б — *Nectonemertes major*, пелагическая немертина; В — *Malacobdella grossa*, комменсал двустворчатых моллюсков (с присоской на заднем конце тела); *1* — спинная комиссура мозга; *2* — мозг; *3* — боковые карманы (дивертикулы) кишечника; *4* — хоботок; *5* — влагалище хоботка; *6* — средняя кишка; *7* — боковые нервные стволы; *8* — прямая кишка; *9* — семенники; *10* — «усы»; *11* — хвостовой плавник

Слизистый секрет часто покрывает тело немертины сплошным слоем, образуя чехлик. Мелкие виды сохраняют способность к передвижению с помощью мерцательного эпителия в своеобразном туннеле из слизи, вырабатываемой железистыми клетками.

Мерцательный эпителий подстелен тканью основного вещества (неклеточный матрикс — рис. 52, *12, 37*), которая представляет собой тонкую пограничную пластинку (базальную мембрану) или довольно мощный студенистый слой, местами совершенно не содержащий клеток и кажущийся гомогенным. У гетеронемертин эта ткань с одной стороны проникает между базальных концов эпителиальных клеток покрова, с другой — среди мышц стенки тела, разбивая их на отдельные пучки и переходя непосредственно в паренхиму, заполняющую тело червя.

Образ жизни свободноживущего хищника и относительно крупные размеры послужили причиной формирования мощной и сложно устроенной мускулатуры. При общем сходстве в строении кожно-мускульного мешка немертин с таковым турбеллярий бросается в глаза значительно большая мощность и усложнение его строения у немертин. Это обусловлено тем, что, в отличие от турбеллярий, использующих для передвижения преимущественно мерцательные покровы, значительно более крупные немертины передвигаются с помощью мускулатуры кожно-мускульного мешка. Она опирается на паренхиму полости тела, которая в данном случае выполняет функцию своеобразного гидроскелета, состоящего из очень большого числа маленьких емкостей (клеток), заполненных несжимаемой жидкостью (цитоплазмой). Из-за расчлененно-

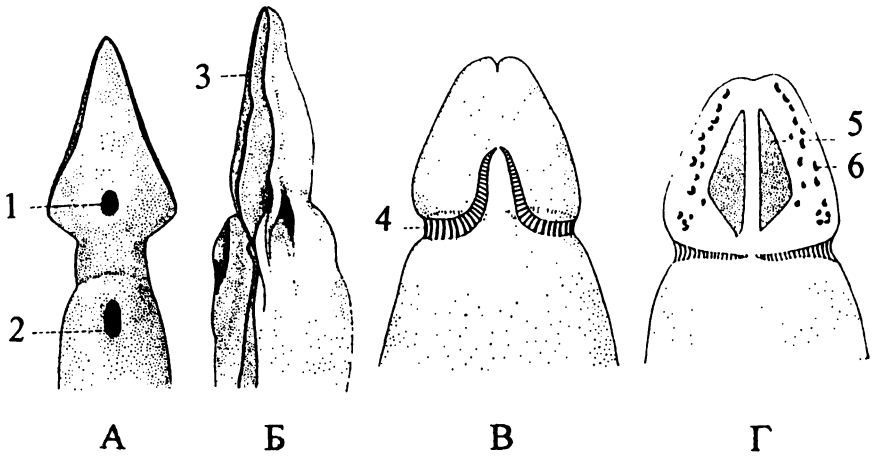


Рис. 50. Строение головной лопасти у некоторых немертин (Gontcharoff, 1961):
А – *Joubinia longirostris*; Б — *Cerebratulus marginatus*; В — *Amphiporus bimaculatus*, с вентральной стороны; Г – *Amphiporus bimaculatus*, с дорсальной стороны; *1* — ринходеум; *2* — ротовое отверстие; *3* — головные бороздy; *4* — головные складки; *5* — пигментированные участки головы; *6* — глаза

сти гидроскелета немертинам для выполнения достаточно сложных движений необходим мышечный аппарат, также расчлененный соответственно особенностям строения тела и локомоции данной группы немертин. Поэтому у немертин, у которых все же сохраняется настоящий кожно-мускульный мешок, его строение заметно варьирует от класса к классу, отряда к отряду, по семействам, и даже от вида к виду. Это затрудняет общую характеристику всего типа в этом отношении.

В наиболее обычном случае под покровами сначала располагается хорошо развитый слой кольцевых мышечных волокон, а затем мощный слой продольных. В разных группах немертин наблюдается дальнейшее усложнение и дифференцировка мышечного аппарата. У палеонемертин часто имеется еще один слой кольцевых мышц под слоем продольных, у гетеронемертин, напротив, кнаружи от кольцевых развивается еще один слой продольных мышц мощнее основного. Часто между двумя основными слоями мышц появляется прослойка диагональной мускулатуры.

Кроме мускулатуры кожно-мышечного мешка у немертин имеются мышцы собственно тела. Во-первых, все мышечные слои пронизывают радиальные мышечные волокна; во-вторых, имеются дорсовентральные мышечные пучки; в-третьих, у некоторых немертин развиваются внутренние продольные мышечные волокна, заполняющие (у палеонемертин) всю внутреннюю паренхиму. В некоторых случаях благодаря этому на поперечном срезе кажется, что, за исключением кишечника и хобота, все заполнено мышцами.

Мышцы немертин представлены гладкими волокнами, богатыми фибриллами. Ядра мускульных клеток

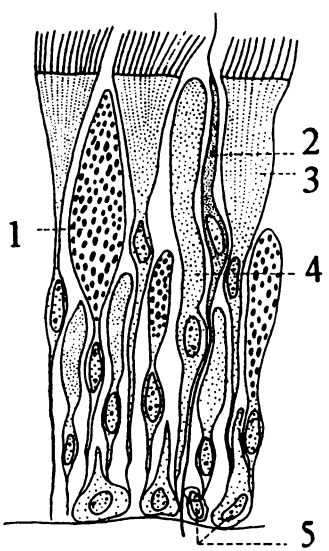


Рис. 51. Строение тегумента немертин (Gontcharoff, 1961):
1 — слизистая железистая клетка; *2* — чувствительная клетка; ресничная клетка; *3* — железистая клетка; *4* — базальная замещающая клетка

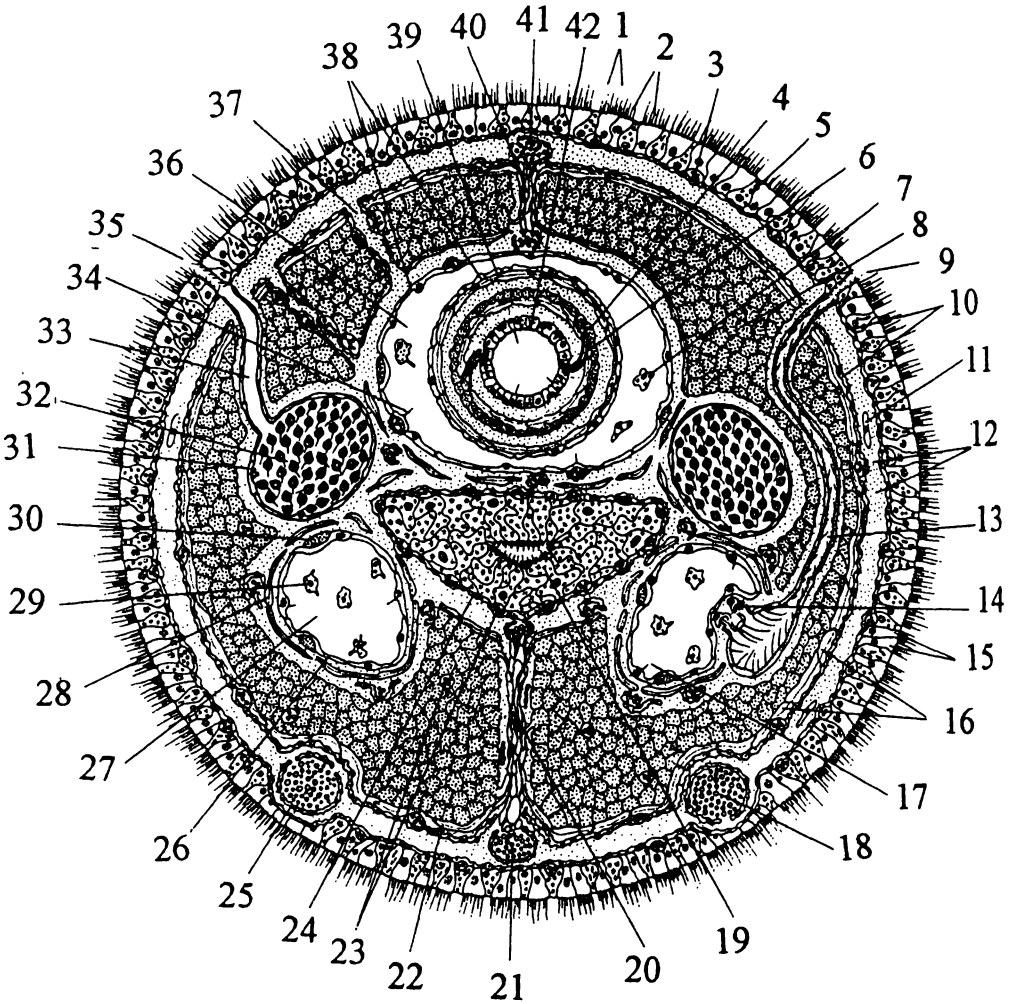


Рис. 52. Схема поперечного среза через тело немертины (Turbeville, Ruppert, 1985):
1 — реснички эпителиальных клеток; *2* — микровилли эпителиальных клеток; *3* — нервы; *4* — продольная мускулатура хоботка; *5* — железистые клетки покровов; *6* — отростки мускульных клеток хоботка; *7* — амебоидные клетки ринхоцеля; *8* — продольная мускулатура кожно-мускульного мешка; *9* — выводное отверстие нефридия (нефридиопор); *10* — базальные гранулярные клетки; *11* — фибробласты; *12* — базальная мембрана, состоящая из ткани основного вещества, или неклеточный матрикс; *13* — выводной проток протонефридия; *14* — терминальная клетка протонефридия; *15* — мерцательные клетки покровного эпителия; *16* — кольцевая мускулатура кожно-мускульного мешка; *17* — рудиментарные реснички клеток, выстилающих сосуды; *18* — латеральный нервный ствол; *19* — кишечник; *20* — отростки мускульных клеток, идущие к вентральному нервному стволу; *21* — вентральный нервный ствол; *22* — кольцевая мускулатура; *23* — нервы полости тела; *24* — гранулярные клетки обкладки кишечника; *25* — клетки нейроглии нервных стволов; *26* — внутренняя выстилка кровеносных сосудов (интима); *27* — латеральный кровеносный сосуд; *28* — кольцевая мускулатура кровеносных сосудов; *29* — амебоциты крови; *30* — продольная мускулатура кровеносных сосудов; *31* — эпителий гонады; *32* — гонада; *33* — гонодукт; *34* — реснички клеток выстилки ринхоцеля; *35* — выводное отверстие гонады (гонопор); *36* — ринхоцель; *37* — прослойка неклеточного матрикса; *38* — эпителиоподобная выстилка ринхоцеля; *39* — кольцевая мускулатура хоботка; *40* — отростки мускульных клеток, идущие к дорсальному нервному стволу; *41* — дорсальный нервный ствол; *42* — железистый эпителий хоботка

маленькие, окружены очень незначительным слоем саркоплазмы. Это так называемые косо исчерченные мышечные клетки, которые известны и у других беспозвоночных (например, нематод). При ультрамикроскопическом исследовании обнаружено, что от мышечных клеток отходят отростки, объединяющиеся в пучки и контактирующие с дорсальным и вентральным нервными стволами (рис. 52, *21, 40*). С другой стороны, между мышечными клетками обнаруживаются нервные клетки, чьи отростки контактируют с мышечными.

Немертины очень сильно растяжимы. Длина их тела может при растяжении в 10 раз превышать длину тела в покое. Полагают, что такая растяжимость зависит от угла между лежащими перекрестно-спиральными рядами волокнами в экстрацеллюлярном матриксе немертин.

Полость тела как таковая у немертин отсутствует. Она заполнена мезенхимой, представляющей собой гомогенное основное вещество с содержащимися в нем клеточными элементами. Кроме мышечных клеток, это отростчатые клетки постоянной формы, своеобразные паренхимные клетки округлой формы с эксцентрически расположенным ядром, подвижные амебоциты. В некоторых клетках имеются включения. Среди них наиболее характерны «известковые тела». Они состоят из органической массы с неорганическими включениями, в первую очередь карбоната кальция. С возрастом их количество нарастает. Можно полагать, что это почки накопления экскретов.

В полости тела встречаются также своеобразные фиброзные клетки, которые входят в состав кожи, заполняют в большей или меньшей степени промежутки внутри полости тела между различными анатомическими структурами (пищеварительный тракт, чехол хоботка и тому подобное). Их называют также соединительной тканью.

Среди прочих немертин, у которых имеется на теле единственное сужение, отделяющее голову от длинного туловища, выделяются два вида — *Annulonemertes minusculus* и *Arenonemertes minutus* (Hoplonemertini), тело которых подразделено на несколько члеников. Это мелкие интерстициальные черви (не более 3–4 мм длиной). Тело *A. minusculus*, например, встречающейся у северного побережья Норвегии и в Белом море, подразделено на семь сегментов. В связи с этим ринхоцель с находящемся внутри его хоботом не превышает одной трети длины тела, достигая лишь до заднего края первого после головы сегмента тела. Сегменты тела отделены друг от друга соединительно-тканными мембранами, места которых снаружи выглядят как кольцевые перетяжки. Возможно, это адаптация к жизни в интерстициали, между относительно крупных частиц ракуши и гравия, служащих биотопом для червя. Это требует перистальтических (синусоидальных) сокращений тела. Подразделение его на отдельные компартаменты облегчает этот процесс.

У немертин имеется сквозная пищеварительная система (рис. 49, 53, 54). Рот лежит на переднем конце тела, снизу, практически терминально. Кишечный канал состоит из трех отделов. Передний отдел, эктодермальный, сравнительно короток. Средняя энтодермальная кишка тянется почти на протяжении всего тела немертины в виде широкой трубки. Сверху она несколько уплощена или вдавлена, так как там располагается хобот (см. ниже). Обычно просвет кишки несколько сужен из-за продольных складок кишечного эпителия, увеличивающих внутреннюю поверхность кишечника. Кишечный эпителий образован клеточными элементами двух сортов: мерцательными клетками, обычно удлиненными, с ресничками и микровиллями, и расположенными между ними железистыми клетками. В подстилающей ткани основного вещества располагается слой довольно слабых кольцевых мышечных волокон стенки кишки.

У некоторых видов средняя кишка тянется в виде ровной трубки. Обычно же имеются боковые мешкообразные расширения (дивертикулы), располагающиеся друг против друга и правильно повторяющиеся вдоль всей длины средней кишки, создавая

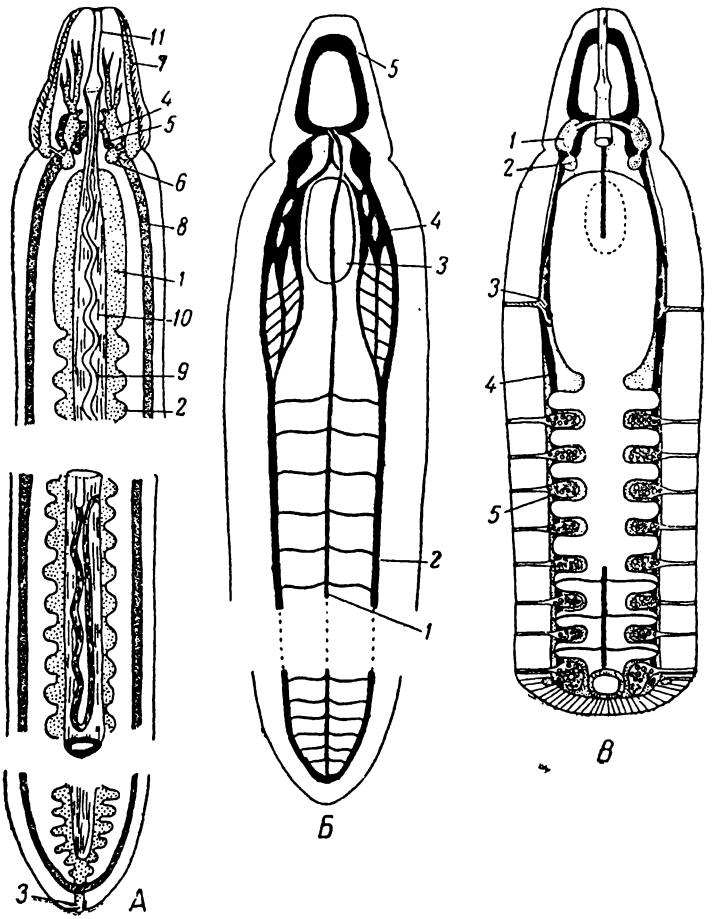


Рис. 53. Схема организации немертины *Cerebratulus* (Ливанов, 1955):
А — видны нервная система и кишечник: *1* — глотка; *2* — средняя кишка; *3* — анальное отверстие; далее нервная система; *4* — дорсальные и *5* — вентральные ганглии головного мозга; *6* — церебральный орган; *7* — головные щели; *8* — боковой ствол нервной системы; *9* — аппарат хобота; *10* — хоботковое влагалище; *11* — ринходеум; Б — кровеносная система: *1* — спинной сосуд; *2* — боковые сосуды; *3* — ротовое отверстие; *4* — окологлоточные сосуды и синусы; *5* — апикальный аностомоз и головные сосуды; В — удалены спинная сторона и хобот, видны отношения головного мозга (*1*) и церебральных органов (*2*) к кровеносным синусам головы, нефридиев (*3*) к боковым сосудам (*4*), расположение гонад (*5*), кишечника и кровеносных сосудов сзади в поперечном разрезе

впечатления метамерности. Количество дивертикулов подвержено сильной индивидуальной изменчивости.

Пищеварение, которое лучше всего изучено у *Lineus*, происходит следующим образом. Добыча в считанные минуты скользит через переднюю кишку, отдельные клетки которой выделяют слизь и фермент карбоангидразу. Добыча умерщвляется, становится скользкой и приобретает кислую реакцию. В средней кишке идет процесс расщепления белков с помощью фермента катопсина-С. Через 15 минут тело добычи близко к распаду. Куски ее растаскиваются ресничками в дивертикулы. У глубоководных пелагических немертин дивертикулы могут ветвиться, а у *Malacobdella*, напротив, лишенная выступов трубка кишечника образует извивы в теле. В дивертику-

лах пищевая кашица фагоцитируется. Одновременно происходит и внеклеточное, пристеночное пищеварение с помощью набора пищеварительных ферментов.

Небольшой участок средней кишки перед анальным отверстием, лишенный дивертикулов, называется задней кишкой.

Передний, глоточный отдел кишечника, у Anopla образует короткую трубку, продолжающуюся далее в среднюю кишку. У гоплонемертин передняя кишка впадает не в передний конец средней кишки, а далее назад, из-за чего образуется слепой вырост средней кишки, лежащий под глоткой. У некоторых из них кишечник и хобот открываются одним общим отверстием, а иногда передний отдел кишечника открывается в начальную часть хобота. У *Malacobdella*, наоборот, хобот открывается в обширную глотку.

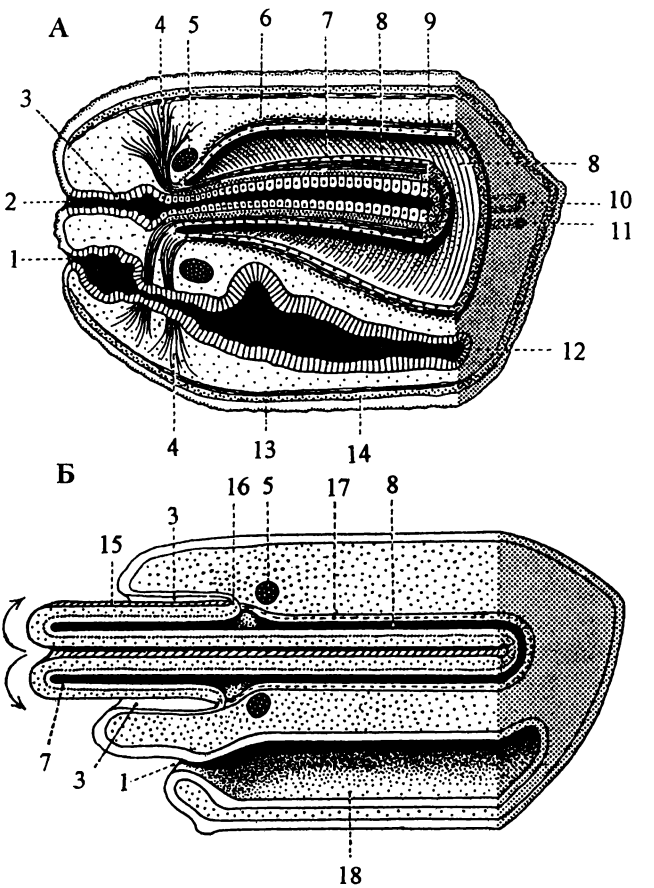


Рис. 54. Продольный срез через передний конец тела немертины с ввернутым и начинающим выворачиваться хоботком (Hartwich, 1993):

А — *Pelagonemertes* sp. Хобот в состоянии покоя; Б — схема начала выворачивания хоботка; *1* — ротовое отверстие; *2* — отверстие ринходеума; *3* — ринходеум; *4* — мышцы-фиксаторы основания хобота; *5* — головной мозг; *6* — кольцевая мускулатура хоботкового влагалища; *7* — мезодермальная выстилка хоботка; *8* — полость хоботкового влагалища; *9* — мезодермальный эпителий хоботкового влагалища; *10* — латеральный нервный ствол; *11* — латеральный кровеносный ствол; *12* — кишечник; *13* — продольная мускулатура кожно-мышечного мешка; *14* — кольцевая мускулатура кожно-мышечного мешка; *15* — хоботок; *16* — основание хоботка; *17* — граница хоботка; *18* — передняя кишка

Хоботковый аппарат — характернейшая черта организации немертин, свойственная лишь представителям этой группы. Он состоит из ринходеума или вестибюля хоботка, хобота как такового и чехла или ножен хобота, называемого также ринхоцелем.

Ринходеум (рис. 54, *3*) — это канал, очень короткий у батипелагических немертин и совершенно отсутствующий у *Malacobdella*. Он выстлан ресничным эпителием как и покровы, продолжением которых он является; обеднен железистыми клетками и мускульными элементами. Ринходеум тянется от передней оконечности тела до основания мозга или начала прикрепления ринхоцеля и хоботка. Он открывается наружу отверстием — ринхостомом, направленным обычно вперед или несколько вентрально. У гоплонемертин ринхостом играет роль рта, так как глотка открывается в полость хобота с брюшной стороны. У основания ринходеума часто имеется мускульный сфинктор, образованный кольцевыми волокнами.

Как продолжение вестибюля, назад тянутся хоботок и ринхоцель, представляющие собой два цилиндра, вставленные один в другой и разделенные жидким содержимым ринхоцеля.

Хобот — орган нападения и защиты — это трубкообразное впячивание покровов апикальной части головы (рис. 49 А, 53, 54). Задний конец трубки хобота не висит свободно в ринхоцеле, а продолжается в более или менее хорошо развитый мышечный пучок, прикрепленный к стенке ринхоцеля. Это ретрактор хобота. Его мышечные волокна продолжаются в продольные мышцы хобота. Стенка хобота является непосредственным продолжением покровов тела, поэтому ее внутренний слой образован эктодермальным эпителием. Под ним идет слой основного вещества; далее расположены слои кольцевых и продольных мышц. Наконец, снаружи — тонкий эпителий, выстилающий полость ринхоцеля.

В передней части хобота выстилающий его эпителий образован главным образом железистыми клетками. Их секрет используется при нападении и защите. У палеонемертин в эпителии выворачивающегося участка хобота находят рабдоиды, подобные тем, что имеются у турбеллярий. Хобот обычно не выворачивается на всю длину.

Среди прочих немертин выделяются гоплонемертины. У них хобот дифференцирован не только в длинный передний и задний отделы, но между ними расположен еще короткий обособленный участок — средний отдел (рис. 55 Б). Здесь особенно мощный слой продольных мышц, образующих специальные пучки. Просвет трубки хобота сужен этими пучками так, что получаются как бы два мускульных пояса, между которыми находится расширенная часть — так называемый резервуар. Из заднего отдела в него ведет короткий канал, переходящий в виде более длинного и тонкого протока в передний отдел. Мускулистый участок перед резервуаром образует диафрагму, в стенке которой имеются специальные железистые клетки, вырабатывающие ядовитый секрет. Здесь же формируются известковые иглы, так называемые стилеты, сидящие на основании из секрета желез диафрагмы. При выбрасывании хобота стилет оказывается на его верхушке и вонзается в добычу. В ранку попадает ядовитый секрет. Время от времени происходит замена старого стилета новым, так как с боков от этого аппарата открывается пара или более пузырьковидных образований, содержащих запасные стилеты. У немертин из группы Polystilifera может быть до 20 мелких конических стилетов, образующих в этом случае что-то вроде круговой пилы, а не рапиры.

Трубка хобота окружена особой полостью, носящей название ринхоцеля (рис. 52, *36*). Ринхоцель ограничен мускульной стенкой чехла хобота, выстланной мезенхимными клетками. Он начинается в области головного мозга, как правило, после того, как трубка хобота, пройдя между вентральной и дорсальной комиссарами через головной мозг, вступает во внутреннюю паренхиму. Назад ринхоцель заходит на различное расстояние. У палеонемертин он относительно короток, не достигает половины длины тела; среди гетеро- и гоплонемертин у некоторых видов он едва достигает одной трети длины или заходит чуть дальше (*Lineus*). У большинства, однако, ринхоцель достигает до заднего конца тела (*Amphiporus*, *Prostoma* и др.)

Промежуток между хоботом и стенкой ринхоцеля заполнен бесцветной жидкостью. Сокращение мускулистых стенок ринхоцеля, передаваясь на хобот, заставляет его выворачиваться (рис. 54 Б).

Совершенно новой системой по сравнению с уже изученными многоклеточными животными является кровеносная система (рис. 53 Б). Ее появление связано с увеличением размеров тела и наличием кишечника в виде трубки. У немертин с их, как правило, длинным телом невозможно развитие гастроваскулярной системы, благодаря которой у Coelenterata питательные вещества доставляются во все уголки тела. Это потребовало появления специального переносчика для них. У крупных первичнополостных в качестве такового выступала полостная жидкость, омывающая внут-

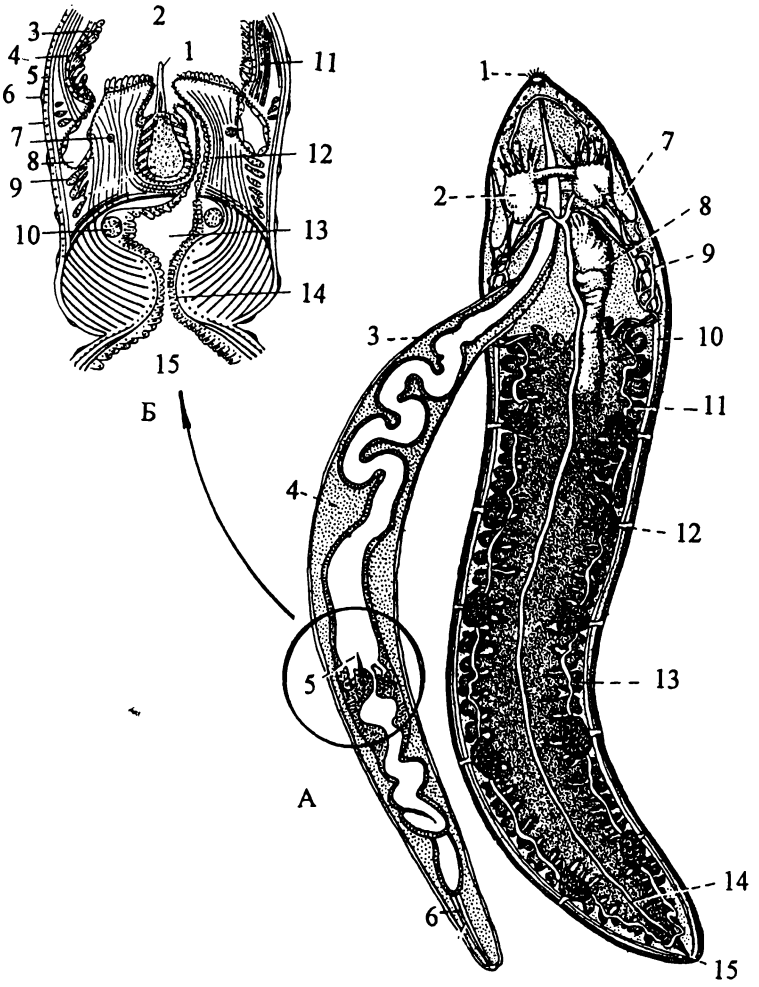


Рис. 55. Amphiporus pulcher, схема строения:
А – вид со спинной стороны (Hartwich, 1993): *1* — фронтальный орган чувств; *2* — мозг; *3* — хобот; *4* — ринхоцель; *5* — стилет; *6* — мускул-ретрактор хоботка; *7* — церебральный орган; *8* — кишечник; *9* — сеть каналов протонефридия; *10* — латеральный нервный ствол; *11* — латеральный кровеносный сосуд; *12* — половое отверстие; *13* — дивертикулы кишечника; *14* — дорсальный кровеносный сосуд; *15* — анальное отверстие; Б — строение стилетной части хобота (Ливанов, 1937): *1* — стилет; *2* — передняя часть хобота; *3* – эпителий, выстилающий хобот; *4* — наружный кольцевой слой мускулатуры; *5* — мезодерма, выстилающая хобот со стороны ринхоцеля; *6* — наружный кольцевой слой мускулатуры; *7* — переднее нервное кольцо в среднем отделе хобота; *8* — мешочек, содержащий новые стилеты; *9* — железистые клетки; *10* — заднее нервное кольцо в среднем отделе хобота; *11* — нерв в стенке хобота; *12*–канал, ведущий из переднего отдела хобота в резервуар; *13* — резервуар; *14* — канал, ведущий из резервуара в задний отдел отдела хобота; *15* — задняя часть хобота

ренние органы. У немертин возникает аналогичное приспособление, но, в отличие от первичнополостных, у них эта жидкость заключена внутри специальной проводящей системы — кровеносной. Следовательно, у немертин исходной и основной функцией кровеносной системы является трофическая.

Для кровеносной системы немертин характерна сильная вариабельность строения, что служит признаком ее примитивности. У палеонемертин она образована дву-

мя боковыми сосудами, проходящими во внутренней мезенхиме тела под продольной мускулатурой с боков от кишечника, спереди расширяющимися в лакунообразные пространства, или дающие сосудистые сплетения, расположенные в передней части тела и головной лопасти.

У других групп появляется дорсальный сосуд, который соединяется с боковыми благодаря кольцевым сосудам, часто равномерно удаленным друг от друга. Некоторые виды имеют красную или зеленую кровь. Это говорит о том, что она может выполнять и функцию переноса кислорода, хотя специальные органы дыхания у немертин не развиты.

Существует несколько версий происхождения кровеносной системы. По мнению Н. А. Ливанова, сосуды кровеносной системы представляют собой участки студенистого основного вещества мезенхимы тела, в которых основное вещество разжижено. Стенки этих каналов с жидким содержимым образованы пограничной пластинкой ткани основного вещества. У палеонемертин стенки сосудов могут иметь эпителиальную выстилку, но лишены мускулатуры, исключая отдельные кольцевые волокна на боковых сосудах. У остальных немертин, как норма, имеется собственная мускулатура сосудов, образованная тонким слоем кольцевых волокон (рис. 56 В, *8*).

Экскреторная система немертин также чрезвычайно вариабельна. Она топографически и функционально тесно связана с кровеносной (рис. 53 В, 56). Чаще всего экскреторная система образована парой протонефридиев, локализованных в передней трети тела, от мозга до средней кишки, и располагающихся во внутренней мезенхиме с боков от нее. Правый и левый протонефридии не соединяются между собой.

Тончайшие трубочки протонефридиев заканчиваются клетками с мерцательным пламенем, собранными по несколько в одну группу (рис. 56 Г, Е). Эти концевые утолщения вдаются в просвет кровеносных сосудов (рис. 56 А) или непосредственно прилегают к их стенкам. Выводной проток нефридия тянется параллельно боковому сосуду. Он бывает выстлан эпителием и в крупных каналах может нести одиночные длинные реснички; может давать ответвления, заканчивающиеся клетками с мерцательным пламенем и открываться экскреторной порой, лежащей с боков или вентрально.

В зависимости от размеров тела и условий обитания (у пресноводных немертин) эта схема может усложняться. Часто исчезает главный сосуд. Так, у *Geonemertes* с каждой стороны тела тянутся 35 000 протонефридиальных каналов, каждый с 6–10 конечными клетками. У *Cephalotrix* внутриклеточный канал протонефридия не замыкается одной конечной клеткой, а образует воронкообразное расширение, охватывающее 10–20 конечных клеток, чьи реснички смотрят не в канал, а окаймляют его устье. Полость воронки прикрыта мембраной. Не менее 300 таких ресничных воронок с выводящими протоками располагаются с каждой стороны тела самки *C. major* длиной в 1 м (рис. 56 Д).

Нервная система немертин образована головным мозгом и парой продольных нервных стволов, составляющих ее центральные отделы, и периферическими отделами, представленными нервными сплетениями, расположенными субэпителиально и между мышцами, а также развитыми в той или иной степени продольными и поперечными нервами (см. рис. 53 А, В). У большинства Paleonemertini боковые стволы лежат в основании эпителия, как у примитивных турбеллярий. У остальных групп они демонстрируют погружение сначала внутрь кожно-мышечного мешка, где лежат между мышечных волокон, и, наконец, под кожно-мышечный мешок.

Головной мозг обычно располагается в задней части головной лопасти впереди ротового отверстия. Он состоит из двух ганглиозных скоплений с каждой стороны: дорсального и вентрального (см. рис. 53 А, В). Дорсальный ганглий правой стороны

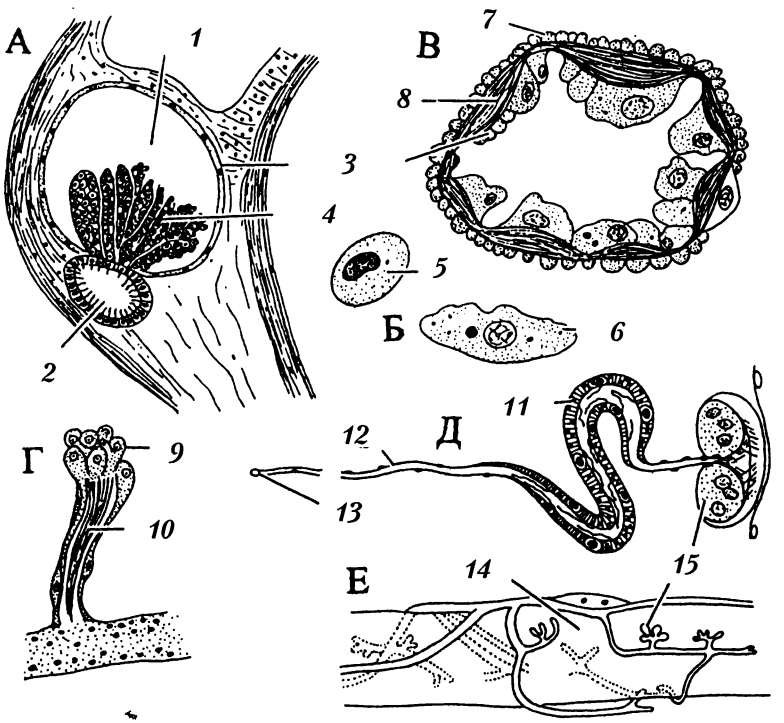


Рис. 56. Экскреторная и кровеносная системы (Meglitsch, Schram, 1991):
А – срез через кровеносный сосуд у *Prostoma*; Б — клетки крови; В — срез через сократившийся кровеносный сосуд; Г — многоклеточная система ресничного пламени у *Drepanoporus*; Д — одиночный нефридий у *Cephalopthrix*; Е — трубочки нефридия, оплетающие кровеносный сосуд у *Amphiporus*; *1* — просвет кровеносного сосуда; *2* — нефридиальная трубка; *3* — выстилка сосуда (эндотелий, или интима); *4* — так называемая нефридиальная железа; *5* — красная клетка; *6* — лимфоцит; *7* — наружный безъядерный слой; *8* – кольцевая мускулатура; *9* — слившиеся терминальные клетки; *10* — ресничное пламя; *11* — извитая трубочка; *12* — прямая трубочка; *13* — нефропор; *14* — латеральный кровеносный сосуд; *15* — терминальные клетки

соединяется с аналогичным ганглием левой стороны посредством дорсальной комиссуры. Он располагается над хоботом, а непосредственно под ним находятся поперечные пучки нервных волокон, соединяющие правый и левый вентральные ганглии, так называемая вентральная комиссура. В результате оказывается, что мозг немертин пронизан хоботом. Это характернейшая черта их анатомии.

К ганглиям мозга подходят многочисленные нервные пучки головной лопасти: от так называемого фронтального органа, представляющего собой ямку, выстланную хеморецепторами; от глаз, устроенных примерно так же, как у турбеллярий, имеющихся у гопло- и гетеронемертин, и расположенных на головной лопасти дорсально; наконец, от церебральных органов. Это также хеморецепторы, располагающиеся вблизи задней границы головной лопасти. У немертин *Ototyphlonemertes* имеются статоцисты, которые, как у турбеллярий, погружены в массу вентральных ганглиев головного мозга.

Вентральные ганглии иннервируют двумя мощными нервами глоточный отдел кишечника и позади него хобот. Глаза немертин инвертированного типа. Они лежат субэпителиально вблизи надглоточного ганглия. Их число колеблется от 2 до 200. В последнем случае они образуют продольные ряды вдоль боковых нервных стволов.

Преобладание хеморецепторов среди органов чувств немертин, видимо, обусловлено их стратегией питания. По способу добывания пищи они хищники, в первую очередь хищники-засадчики, нападающие на жертв из укрытия с помощью хобота. Для этого надо безошибочно распознать еще невидимую добычу, оценить ее пригодность и доступность, и нанести прицельный удар. Это требует высокого совершенства ориентации в пространстве без применения зрения.

Большинство немертин раздельнополы, хотя среди них есть и гермафродиты (например, *Cryptonemertes actinophila*, живущие под подошвой актиний). Оплодотворение яйца обычно наружное, но нередко и внутреннее, несмотря на отсутствие копулятивных органов. В таких случаях спаривающиеся особи лежат вместе, иногда в общей слизистой трубке. В эти трубки позднее откладываются яйца, как в коконы, хотя многие виды откладывают яйца в специальные коконы или в виде лентовидных тяжей, одетых слизью. Есть живородящие формы. Половой аппарат очень прост по строению. Он состоит, как правило, из двух рядов мешков, которые заполнены половыми продуктами. Ко времени созревания они образуют открывающиеся наружу тонкие каналы гонодуктов. Ряды гонад лежат дорсолатерально. Стенка каждого мешка образована однослойным плоским эпителием, продолжающимся в воронкообразные протоки, пронизывающие кожно-мускульный мешок. У многих гопло- и гетеронемертин в яичниках, кроме яйцеклеток на разных стадиях развития, имеются питательные желточные клетки, представляющие собой видоизмененные ооциты. У форм, обладающих хорошо выраженными дивертикулами кишечника, гонады обычно располагаются между ними (см. рис. 49 В). Вариации в степени развития гонад очень велики и связаны с образом жизни. У *Carcinonemertes*, пожирающих яйца различных десятиногих раков и ведущих полупаразитический образ жизни, расположенные в четыре ряда мешочки гонад тянутся вперед почти до мозга (например, у *C. coeli*). У *C. mitsucuri* на поперечном срезе обнаруживается более 30 мешочков с ооцитами, окружающими кишечник. У *C. epialthi* каждый яичник содержит 12–30 развивающихся яиц, а у одного из видов рода длиной около 1 см функционировали одновременно 175 яйцевых мешков с 14 000 эмбрионами. В то же время свободноживущие *Prostoma* сравнимых размеров продуцируют лишь 210 яиц.

Дробление яиц у немертин всегда полное и представляет почти идеальную иллюстрацию спирального типа. Оно довольно детерминировано. Энто- и мезодерма у разных групп закладывается очень различно, но всегда как паренхима. Дальнейшее развитие протекает в разных группах довольно различно. У некоторых гоплонемертин имеется прямое развитие. У большинства палеонемертин развитие идет с личиночными стадиями, которые представляют собой немертинку, обладающую хоботком, кишечником, ртом, головным мозгом. Но одновременно на ее апикальном полюсе имеется провизорный орган чувств в виде теменной пластинки с пучком длинных ресничек. После нескольких дней пелагической жизни животное опускается на дно и теменной орган редуцируется. У гетеронемертин имеется пелагическая личинка, претерпевающая в процессе своего развития так называемый некробиотический метаморфоз.

В этом случае зародыш покидает яйцевую оболочку на стадии гаструлы, развитой в виде своеобразной личинки, впервые описанной И. Мюллером в 1847 году и названной им «пилидий» (рис. 57). У нее по бокам бластопора образуются два эктодермальных выступа в виде свешивающихся книзу лопастей, так что все тело напоминает шапку с наушниками. На апикальном полюсе имеется углубление эктодермы с султаном склеенных друг с другом ресничек. Вся поверхность тела личинки покрыта короткими ресничками, а по нижнему краю тела и боковых выростов проходит утолщенная полоса эктодермы с длинными ресничками, подостланная идущими вдоль нее мышечными волокнами и нервом.

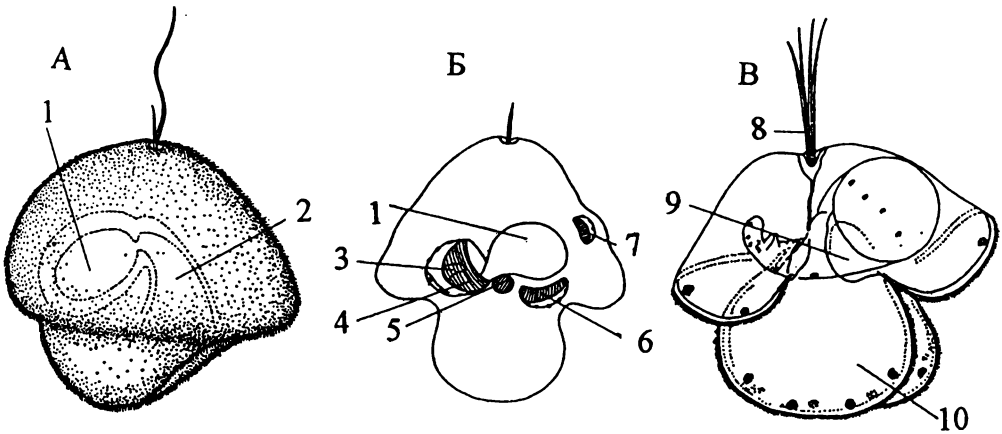


Рис. 57. Личиночное развитие немертин (Hartwich, 1993):
А – ранняя стадия пилидия; Б — схема расположения эпидермальных впячиваний; В — поздний пилидий с молодым червем внутри: *1* — средняя кишка; *2* — стомодеум (ротовая полость); *3* — впячивание хоботка; *4* – «головная» почка; *5* — закладка церебрального ганглия; *6* — вентральная почка; *7* — дорсальная почка; *8* – апикальный орган чувств; *9* — ювенильный червь; *10* — околоротовые лопасти, «ушные клапаны»

Пилидий — чисто пелагическая форма. Он плавает в толще воды 2–4 недели, питаясь мельчайшими планктонными животными. Под слоем тонкого эктодермального эпителия располагается студенистая масса основного вещества с погруженными в нее паренхимными клетками. Центр тела занят мешковидным целентерическим кишечником.

Метаморфоз начинается с появления многочисленных эктодермальных впячиваний. Они разрастаются вокруг кишечника, стремясь отгородить от него паренхиму. Затем они сливаются, образуя окружающую кишечник оболочку и эпидермис молодого червя. Когда он полностью отделяется от личиночной эктодермы, внутри пилидия оказывается заключенный в тонкостенный мешок с жидким содержимым, так называемый амнион, молодой червь, который разрушает личиночное тело и переходит к самостоятельному существованию. Во взрослую немертину, в результате, переходит только кишечник и часть мезенхимных клеток личинки, а весь ее покров и студенистая масса, имевшие столь важное значение для личинки, отбрасываются.

Большинство немертин обитают на дне, главным образом, в прибрежной части умеренно-теплых и холодных морей. Лишь немногие достигают глубин 1500 м. Около 70 видов образуют своеобразную группу пелагических немертин, обитающих в толще воды на глубинах 200–3000 м. Они имеют уплощенное прозрачное тело, иногда стреловидной формы, с приобретающей студенистую консистенцию паренхимой. Отдельные виды, как, например, *Prostoma*, проникли в пресные воды. В тропиках встречаются наземные формы, обитающие во влажных биотопах. К ним относятся *Geonemertes*. Имеется небольшая группа комменсалов, наиболее яркими представителями которых могут служить 4–5 видов *Malacobdella*. Они живут в мантийной полости представителей 14 семейств двустворчатых моллюсков. Тело их сплющено дорсовентрально. На его заднем конце образуется большая куполовидная присоска, как у пиявок. *Malacobdella* питается отфильтровываемым моллюском из воды планктоном. К своеобразным «яйцевым хищникам» относятся упоминавшиеся уже *Carcinonemertes* и *Pseudocarcinonemertes*, живущие на жабрах и яйцах десятиногих раков (крабов, лангустов, омаров), которые те вынашивают под брюшком. Молодь немертин живет на их панцирях и конечностях, взрослые строят при этом кожистые трубки. Хобот у них недоразвит, короткий. Они демонстрируют некоторые другие

адаптации, которые свидетельствуют о том, что между ними и ракообразными, которых они «грабят», существует достаточно прочная связь.

Два вида *Gononemertes* (*G. parasitica* из вод Скандинавии и *G. australiensis* из Австралии) паразитируют в асцидиях, куда очень рано проникают их личинки и где они проводят год, вплоть до гибели хозяина, погибая вместе с ним. К настоящим паразитам относится и *Uchidana parasitica* из гетеронемертин, обитающая в мантийной полости двустворчатого моллюска Mactra sulcatoris и питающаяся жаберной тканью моллюска.

Среди прочих немертин выделяется маленькая группа интерстициальных немертин, в которую входят около 30 видов, из которых четыре относятся к четырем родам архинемертин, один — представитель палеонемертин и 23 вида из пяти родов оплонемертин. Это очень мелкие животные (проходят через сети с ячеей 0,5 мм) и реснички служат главным движителем их локомоторного аппарата. оригинальным приспособлением у двух видов явилось появление метамерии (подразделения тела на отдельны членики — см. выше).

Между типично морскими и наземными немертинами существует как бы непрерывная цепочка переходных форм. Среди первых есть малоподвижные, обитающие в укрытиях, под камнями (*Lineus*). Недавно описанная из Новой Зеландии гоплонемертина *Notogeonemertes folzae* обитает на супралиторали, то есть выше уреза воды во время прилива, но они живут в своеобразном «органическом супе» — слизистой смеси из гниющих водорослей, фекалий амфипод и личинок мух. Они гермафродиты, яйцеживородящи и малоподвижны.

Собственно наземные немертины живут в тех же биотопах, что и наземные турбеллярии: во влажной лесной подстилке, насыщенных водой мхах и т. п.

СИСТЕМАТИКА

Некоторые авторы считают, что в составе типа имеется единственный класс Nemertini с двумя подклассами. По мнению других, статус этих подклассов необходимо повысить. Мы присоединяемся к точке зрения последних. Планы строения основных групп — рис. 58.

☐ Класс Anopla

Хобот без стилета, не делится на участки, но иногда дихотомически раздваивается. Несет большое количество эпидермальных рабдоидов того же типа, что и у турбеллярий. Ринхоцель открывается совершенно изолированным от рта отверстием. Нервная система располагается субэпителиально или внутри кожно-мышечного мешка.

Большинство представителей этого класса — морские донные животные, но несколько видов обитают в солоноватых водах, а еще три — пресноводные. Heteronemertini — единственная группа немертин, у которой есть пелагическая стадия.

• Отряд Palaeonemertini (рис. 58 А)

Кожно-мускульный мешок из двух слоев (наружный — кольцевой, внутренний — продольный) или из трех (появляется дополнительный внутренний кольцевой слой мышц). Боковые нервы лежат субэпителиально или внутри кожно-мускульного мешка. Задний и кольцевые сосуды чаще всего отсутствуют так же, как глаза и церебральный орган. Четыре семейства.

• Отряд Heteronemertini (рис. 58 Б)

Кожно-мускульный мешок из трех слоев (наружный и внутренний — продольные, между ними — кольцевой). Боковые нервы внутри кожно-мускульного мешка, в среднем слое кольцевой мускулатуры. Задний сосуд всегда имеется, часто есть коль-

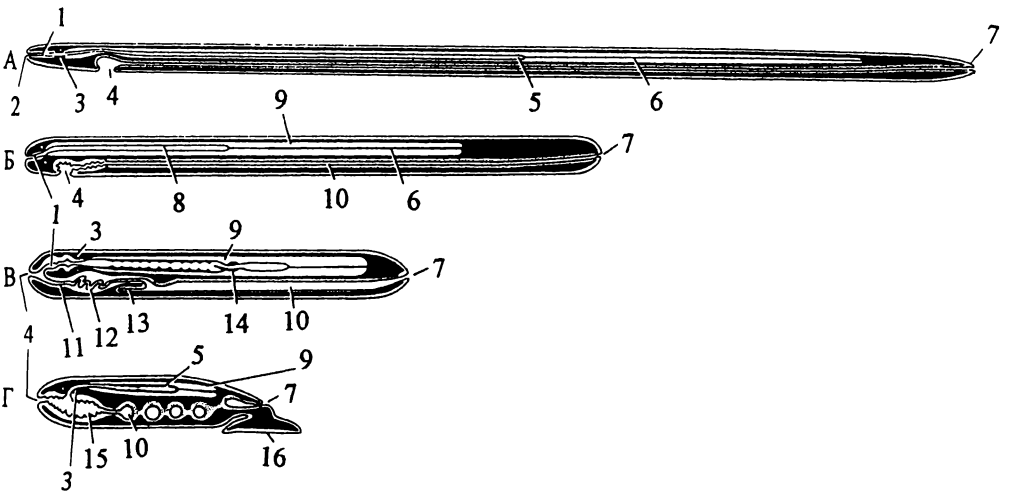


Рис. 58. План строения основных таксономических групп немертин (Brusca, Brusca, Haver, 1990): А – отряд Palaeonemertini; Б – отряд Heteronemertini; В – отряд Hoplonemertini; Г – отряд Bdellonemertini; *1* – ринходеум; *2* – хоботковая пора; *3* – ганглий; *4* – ротовое отверстие; *5* – хоботок; *6* – мускул-ретрактор хоботка; *7* – анальное отверстие; *8* – канал внутри хоботка; *9* – ринхоцель; *10* – пищеварительный тракт; *11* – пищевод; *12* – желудок; *13* – слепой отросток кишечника (цекум); *14* – стилетный отдел хоботка; *15* – глотка; *16* – присоска

цевые сосуды, а также глаза и церебральный орган. Гонады обычно равномерно чередуются с дивертикулами кишечника. Развитие с пилидием. Пять семейств.

☐ Класс Enopla

Хобот дифференцирован на три отдела. Центральный из них представляет собой короткую мышечную луковицу, несущую один или более стилетов (за исключением аберрантного комменсального *Malacobdella*, представители которого питаются путем фильтрации и выделены в отдельный отряд). Боковые нервные стволы располагаются в паренхиме изнутри относительно мускулатуры стенки тела. Кожно-мускульный мешок двухслойный. Передняя кишка открывается в ринхоцеле или общим с ним отверстием. Рот впереди или позади мозга. У большинства (отряд Hoplonemertea) кишечник с многочисленными дивертикулами.

Большинство эноплид — морские донные формы, есть группа своеобразных пелагических немертин, а также ряд пресноводных и наземных. Известны комменсалы ракообразных и актиний, а также паразиты моллюсков и асцидий.

• Отряд Hoplonemertini (рис. 58 В)

Хобот с ядовитым стилетом. Кишка прямая, с дивертикулами. Развитие прямое. Около 100 родов.

• Отряд Bdellomorpha (рис. 58 Г)

Хобот без стилета, открывается вместе с передней кишкой в очень обширную глотку. Ее внутренняя поверхность усажена многочисленными ресничными сосочками, улавливающими пищевые частички. Средняя кишка без дивертикул. Задний конец тела с мощной железистой присоской. Один род *Malacobdella* с 4–5 видами.

ФИЛОГЕНИЯ

На данном уровне изученности немертин, вероятно, можно не сомневаться і их происхождении от турбеллярноподобных плоских червей, более близких і Archoophora (Turbellariomorpha). Об этом говорят примитивный мерцательны покров, хорошо развитая ткань основного вещества, главным образом в виде внут ренней мезенхимы тела; экскреторный аппарат в форме протонефридиев; просты мешкообразные гонады с очень слабыми признаками появления аналогов вител лярия (желточников). Об этом же говорит субэпителиальное положение нервно системы у Palaeonemertini. Сохраняется у некоторых низших немертин и турбел лярный тип локомоции с помощью ресничек и даже остатки рабдоидного защитно го аппарата.

Однако адаптация к своеобразному хищничеству, увеличение в связи с этим размеров тела в сочетании с мелко раздробленным гидроскелетом, представлен ным паренхимой тела, и макрофагия привели к тому, что у немертин прогрессивно и характерно эволюционируют, во-первых, локомоторные органы, что выразилось в выработке удлиненно-червеобразного тела и мощной усложненной мускулатуры кожно-мускульного мешка. Во-вторых, адаптации, связанные с захватом добычи и питанием: стабилизация рта у переднего конца тела и образование головной лопас ти. С этими двумя факторами, вероятно, оказалась связана выработка трубчатого кишечника с образованием анального отверстия и появлением, хоть и частичного, полостного пищеварения.

Также закономерно с первыми двумя чертами прогрессивного строения немертин стоит в связи и развитие органов чувств, в первую очередь церебральных органов, и мощных отделов центральной нервной системы в виде мозга и боковых моторных нервных стволов.

Наконец, важнейшее прогрессивное приобретение немертин — принципиально новая распределительная система — кровеносная. Она возникает для обеспечения питательными веществами и кислородом главных систем передней части тела, особенно мозга и церебральных органов, удаленных от всасывающих отделов кишечника. Но в ней оказался настолько велик потенциал мультифункциональности, что уже у немертин она начинает играть важнейшую роль в обеспечении функционирования экскреторных органов.

Благодаря возникновению кровеносной системы немертины стали первой группой животных, имеющих все системы органов. Именно поэтому можно считать, что немертины по уровню организации поднялись на следующую ступень не только выше плоских, но и первичнополостных червей. Видимо, не случайно, что именно у немертин с их очень длинным телом наблюдается полимеризация и регулярное распределение вдоль его оси ответвлений кишечника (дивертикулов), гонад, экскреторных органов, а также первые признаки возникновения метамерии — расчленения тела на отдельные членики, сегменты, имеющие примерно одинаковое строение, так характерной для возникших на следующем этапе прогрессивной эволюции целомических животных.

У немертин она играет очень незначительную роль, давая, видимо, возможность мелким интерстициальным видам двигаться, используя перистальтическое синусоидальное) изгибание тела (как и у Kinorhyncha) при движении между частицами грунта. К ароморфозу метамерия приводит огромную группу членистых животных в сочетании с целомом — вторичной полостью тела (см. ниже).

Но становление немертин происходило под знаком выработки характернейшего органа нападения и защиты — хобота, присущего всем представителям типа. Наличие такого способа добычи пищи подчинило себе все основные черты плана строения

немертин и наложило свои ограничения на возможные изменения внутри их важнейших модулей — локомоторного и трофического. Это и ограничило возможности эволюции группы.

Поскольку эволюционные возможности группы ограничены субституциями внутри важнейших модулей, немертины оказались сдвинуты с широкого пути повышения организации, перейдя, как писал Н. А. Ливанов, (1955): «на рельсы частных приспособлений все более и более односторонних. Этим был завершен этап развития немертинообразных форм».

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрикосов Г. Г. Добавление к низшим червям. Класс Kamtozoa // Руководство по зоологии. М.; Л.: Наркомздрав СССР, 1937. С. 765–775.
2. Адрианов А. В., Малахов В. В. Киноринхи. М.: Наука, 1994. 258 с.
3. Адрианов А. В., Малахов В. В. Приапулиды (Priapulida): строение, развитие, филогения и система. KMK Scientific Press Ltd. M., 1996. 266 с.
4. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
5. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. 7-е изд. М.: Высшая школа, 1981. 605 с.
6. Зенкевич Л. А. Тип Nemathelminthes // Руководство по зоологии. М.; Л.: Наркомздрав, 1937. Т. 1. С. 556–627
7. Кауфман З. С. Первичнополостные черви (приапулиды, киноринхи, гастротрихи и волосатики). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1991 211 с.
8. Короткевич В. С. Пелагические немертины дальневосточных морей СССР // Определители по фауне СССР. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1955. Т. 58. 129 с.
9. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria // Определители по фауне СССР. ЗИН СССР. Л.: Наука, 1970. Т. 104. 742 с.
10. Ливанов Н. А. Тип немертин (Nemertini) // Руководство по зоологии. М.; Л.: Наркомздрав СССР, 1937. Т. 1. С. 656–705.
11. Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М.: Советская наука, 1955. 396 с.
12. Малахов В. В. Cephalorhyncha — новый тип животного царства, объединяющий Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, и система первичнополостных червей // Зоол. ж. 1980. Т. 59, вып. 4. С. 485–499
13. Малахов В. В. Нематоды. М.: Наука, 1986. 215 с.
14. Малахов В. В., Адрианов А. В. Головохоботные (Cephalorhyncha) — новый тип животного царства // KMK Scientific Press Ltd. M., 1995. 199 с.
15. Маркевич Г. И. Закономерности морфологической эволюции сложных склеритно-мышечных систем коловраток // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 81–82.
16. Маркевич Г. И. Редкие и новые коловратки в фауне СССР // Коловратки. Мат. III Всесоюзного симпозиума. Л.: ЗИН АН СССР, 1990. С. 123–126.
17. Маркевич Г. И. Исторические реконструкции филогенеза коловраток как основа построения их макросистемы // Коловратки. Мат. III Всесоюзного симпозиума. Л.: ЗИН АН СССР, 1990. С. 140–156.
18. Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Конструктивная технология и кинематика склеритных систем // Фауна, морфология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. водоемов АН СССР, 1990. С. 8–40.
19. Маркевич Г. И. Филогения коловраток и эволюция их таксономической системы // Фауна, морфология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. водоемов АН СССР, 1990. С. 74–93.
20. Маркевич Г. И. Эволюция коловраток и проблема положения их в системе Metazoa // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. Тр. Ин-та биологии внутр. водоемов АН СССР. 1993. Т. 68 (71). С. 3–52.

21. Муравейский С. Д. Добавление к низшим червям. Класс коловраток (Rotatoria, Rotifera) // Руководство по зоологии. М.; Л.: Наркомздрав СССР, 1937. Т. 1. С. 706–749.
22. Павловский Е. Н. Класс Kinorhyncha (Echinoderes) // Руководство по зоологии. М.; Л.: Наркомздрав СССР, 1937. Т. 1. С. 758–764.
23. Парамонов А. А. Тип Немательминты (Nemathelminthes) // Жизнь животных. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 1. С. 389–458.
24. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. I. Морфология, систематика, филогения гельминтов. М.: Наука, 1970. 492 с.
25. Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. II. Биология гельминтов. М.: Наука, 1972. 512 с.
26. Balsamo M., Todaro M. A. Ermafrodotismo nei gastrotrichi: un fenomeno che si rivela sempre piu diffuso // Boll. zool. 1988. T. 15. P. 41.
27. Berg G. 13. *Annulonemertes* gen. nov., a new segmented hoplonemertean // The origin and relationships of lower invertebrates. Systematic Assoc., 1985. Spec. Vol. № 28. Clarendon Press. Oxford. P. 200–209.
28. Brusca R. C., Brusca G. J., Haver N. J. Invertebrates // Sinauer Associated, Inc. 1990. Sunderland, Massachusets.
29. Funch P., Kristensen R. M. Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta // Nature. 1995. Vol. 378 (6558). P. 711–714.
30. Gontcharoff M. Embranchement des Némeretiens (Nemertini G. Cuvier 1817; Rhynchocoela M. Schulze 1851) // Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. T. IV. 1961. P. 783–886.
31. Hartwich G. 9. Stamm Entoprocta. 10. Stamm Nemathelminthes. 11. Stamm Priapulida / Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 2. Teil: Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelmimnthes, Nemertini, Entoprocta, Nemathelminthes, Priapulida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 455–548.
32. Hummon W. D., Hummon M. R. Marine gastrotricha of Israel: preliminary report // Abstr. Annu. Meet. Soc. Zool. Crustacean Soc. Int. Assoc. Astacol. 1992. Vol. 32, № 5. Vancouver. P. 10.
33. Iodaro M. A., Balsamo M. Osservazioni sul ciclo biologico di due gastrotrichi dulciacquicoli (Gastrotricha, Chaetonotida) // Boll. Zool. 1988. T. 55. P. 92.
34. Kozloff E. N. *Malacobdella siliquae* sp. nov. and *Malacobdella macomae* sp. nov., commensal nemerteans from bivalve molluscs on the Pacific coast of North America // Can. J. Zool. 1991. Vol. 69, № 6. P. 1612–1618.
35. May L. Epizoic and parasitic rotifers // Hydrobiologia. 1989. P. 186–187.
36. Meglitsch P. A., Schram F. R. Invertebrate Zoology // Oxford University Press. 1991.
37. Moretto H. J. A., Sanchez M., Vernet G. The colour pattern of *Lineus atrocaeruleus* (Nemertea) // Hydrobiologia. 1988. Vol. 156. P. 183–189.
38. Morris S. M. A new phylum from the lobster lips // Nature. 1995. V. 378 (6558). P. 661–662.
39. Nehring S. Die Vegetarier unter den freiliebenden Nematoden. 1. Die Aufwuchsfresser // Mikrokosmos. 1992. Bd. 81, № 5. S. 135–140.
40. Nicholas W. L. The Ashelmimnths // Invertebrate zoology. Ed. D. T. Anderson. 1998. Melbourn. Oxford Univ. Press. P. 86–115.
41. Norenburg J. L. Remarks on marine intersticial nemertines and key to the species // Hydrobiologia. 1988. 156. P. 87–92
42. Odening K. 8. Stamm Nemertini // Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 2. Teil: Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelmimnthes, Nemertini, Entoprocta, Nemathelminthes, Priapulida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 443–454.
43. Riser N. W. *Notoageanemertes folzae* gen. nov., sp. n., an additional ecologically restricted hoplonemertean from New Zealand // Hydrobiologia. 1988. Vol. 156. P. 125–133.
44. Roe P. Ecological implications of the reproductive biology of symbiotic nemerteans // Hydrobiologia. 1988. Vol. 156. P. 13–22.
45. Turbeville J. M., Ruppert E. E. Comparative Ultrastructure and the Evolution of Nemertines // Amer. Zool. 1985. Vol. 25. P. 53–71.
46. Turon X. *Loxocalyx leptoclini* (Entoprocta), epibionte de ascidias en el litoral NE Espanol // Misc. zool. 1989. T. 13. P. 194–197.
47. Wickham D. E., Kuris A. M. Diversity among nemertean egg predators of decapod crustaceans // Hydrobiologia. 1988. Vol. 156. P. 23–30.

Раздел Coelomata

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Животные, которых мы объединяем под названием «целомические» или «целомата», чрезвычайно разнообразны. Это не только беспозвоночные, но и хордовые или, как их чаще называют, позвоночные животные. Среди целомат есть донные, пелагические, подвижные, сидячие, зарывающиеся и даже летающие. Как правило, это одиночные животные, но есть и образующие сложнейшие колониальные индивидуумы. Диапазон разнообразия их огромен. Несмотря на это, целомат объединяют некоторые особенности развития и строения мезодермы, которые никогда не встречаются у многоклеточных животных, не относимых к этому разделу.

Формы, в которых выражены эти особенности, очень различны. У многих целомических животных мы находим лишь дериваты целома, то есть те или иные морфоанатомические структуры, возникшие в результате изменений целома в процессе эволюции. У многих форм такие дериваты остались лишь как эмбриональные (или провизорные, то есть временные, появляющиеся лишь на ранних этапах онтогенеза) проявления органов целомической природы.

В своем наиболее законченном виде эти особенности строения мезодермы представляют собой систему полостей в теле животных, как правило, выстланных эпителием мезодермального происхождения. Последний часто называется эндотелием или целотелием. Эта система полостей заполнена жидкостью, которая вследствие своей несжимаемости служит опорой для кожно-мускульного мешка и других локомоторных органов. Поэтому первично целом выполняет функцию опоры тела, то есть скелетную функцию, из-за чего и называется гидравлическим скелетом или просто гидроскелетом. Возникновение гидроскелета в той форме, в какой он развит у целомат, дало огромный толчок к их эволюционному развитию, в том числе и в тех двух направлениях, которые можно назвать главными путями прогрессивной эволюции животных.

Само наличие гидроскелета — несжимаемой жидкости внутри тела, служащей опорой его мускулатуре — еще не является непременным признаком целомических животных. Он встречается не только у целомат. Так же, как и многие другие ароморфные признаки, гидроскелет возникал неоднократно в виде идиоадаптаций в разных эволюционных ветвях животного мира, но по разным причинам он не смог дать его обладателям таких преимуществ, которые могли бы послужить основой для мощного эволюционного рывка.

Примеров неоднократного возникновения тех или иных важнейших морфоанатомических структур много. Так, многоклеточность неоднократно возникает среди простейших, не становясь ароморфозом, выводящим обладателя за пределы Protozoa. Лишь в сочетании вполне определенного — метазойного — типа жизненного цикла с гаметической редукцией, оогамией и связанным с нею палинтомическим дроблением и переход к активному хищничеству (макрофагии) в придонных слоях воды возникла новая — метазойная — индивидуальность.

Неоднократно в разных группах целентерических животных встречаются соединения слепого кишечного тракта с внешней средой («анальные» отверстия), но лишь благодаря появлению полостного пищеварения возникает системное единство — сквозной пищеварительный тракт.

Что касается непосредственно гидравлического скелета, он, как факультативное образование, впервые появляется у Cnidaria, а именно у бесскелетных Anthozoa

(Actiniaria). Его функцию выполняет вода, заполняющая гастральную полость актинии. Когда актиния замыкает ротовую щель, эта вода, несжимаемая в замкнутом объеме, начинает служить опорой мускулатуре тела актинии.

Затем в качестве замены исчезнувшей у мелких свободноживущих предков паренхимы полостная жидкость появляется у крупных паразитических Nematoda. Она принимает участие в поддержании тургора тела нематоды, компенсируя недостаток упругости у кутикулы.

Это же является одной из функций полостной жидкости у крупных Priapulida, у Acanthocephala.

Общим для всех этих групп оказывается то, что *жидкость внутри животного начинает играть роль опоры тела при увеличении его размеров до таких, при которых перестают действовать прежние опорные механизмы* (например, кутикула). Одновременно проявляется мультифункциональность, присущая гидроскелету. Она определяется самой природой жидкости, которая, во-первых, служит естественным распределителем растворенных или взвешенных в ней веществ, газов или форменных элементов. Во-вторых, благодаря тому, что она омывает все внутренние органы, полостная жидкость становится посредником, как бы объединяющим их. Наконец, в ней могут накапливаться и выводиться наружу целый ряд продуктов: половых, экскреции. Благодаря этому свойству гидроскелет, в любом случае становящийся центром опорно-локомоторного модуля со всеми свойствами, характерными для модуля, приобретает и другие степени свободы. А это, в свою очередь, расширяет сферу появления новых адаптаций различного уровня.

Несмотря на это, в перечисленных выше группах не реализовались все имманентные (то есть внутренне присущие) для этого модуля возможности гидроскелета, поскольку он появляется в достаточно узко специализированных группах (сидячие – Cnidaria, паразитические — Nematoda, Acanthocephala, зарывающиеся или тоже сидячие — Priapulida) и априорно имеет слишком мало степеней свободы.

Именно гидроскелет стал одной из причин ароморфоза у группы, которая перешла к активно подвижной жизни на дне и в придонных слоях воды. У этой группы — предков современных эррантных Polychaeta, а затем у других Coelomata, были вместе или по отдельности реализованы все функции, доступные такому модулю, как гидроскелет в виде целомических полостей, заполненных жидкостью.

У тех групп целомических животных, которые затем заселили другие адаптивные зоны, целом стал частью других модулей, позволивших сформироваться как минимум крупным таксонам ранга классов и даже типов. Некоторые из этих таксонов демонстрируют огромное видовое разнообразие и высокий уровень биологического прогресса (см. ниже).

Как было сказано выше, для целома характерна мультифункциональность, выражающаяся в том, что он, кроме опорной, принимает участие в осуществлении таких важных функций, как экскреторная, репродуктивная, трофическая и локомоторная. Благодаря этому, когда возник вопрос о происхождении системы целома, различными учеными он решался по-разному.

Так, еще в 1874 году Рэй Ланкастер рассматривал протонефридии плоских червей, как зачаточный целом, а Х. Циглер в 1898 году развил эту идею в форме так называемой «нефроцельной теории». Он утверждал, что целомические мешки представляют собой расширенные и видоизмененные внутренние концы протонефридиев.

Против этой гипотезы свидетельствует различное происхождение протонефридиев (они, кстати, имеются и у ряда целомических животных, что тоже говорит против нефроцельной гипотезы) и целомических мешков. Первые имеют эктодермальное, а вторые — мезодермальное происхождение.

Примерно в то же время появляется и «гоноцельная теория» Р. Берга и Э. Мера, по которой полость целома соответствует своеобразно измененной полости гонад

низших червей, например, немертин. Каждый целомический мешок при этом соответствует половому фолликулу этих червей, а мускулатура первоначально якобы служила для их опорожнения. Однако часто в онтогенезе половой зачаток закладывается совершенно независимо от зачатка целома и лишь позднее они сближаются. Известно также, что превращение половых клеток в соматические невозможно, и, следовательно, невозможно развитие стенок целома из клеток полового зачатка.

Самой популярной среди других гипотез происхождения целома долгое время служила «энтероцельная теория», которую выдвинули в 1882 году братья О. и Р. Гертвиги. Они высказывались за происхождение целома путем его дифференцировки от кишечника. Более поздние сторонники этой теории (А. Седжвик, В. Н. Беклемишев и др.) пошли дальше. Они предложили выводить метамерию кольчатых червей из радиальной симметрии – цикломерии — Cnidaria. При этом предполагалось, что актиниеподобный предок кольчецов переходил к ползанию на ротовом диске, щелевидный рот зарастал на всем протяжении, кроме сифоноглифов, превращающихся соответственно в рот и анус. Септы после этого преобразовывались в диссепименты — перегородки между сегментами тела.

Существует достаточно много серьезных возражений против этой гипотезы, хотя до сих пор имеются и ее сторонники.

Сравнительно недавно (в 1976 году) Я. И. Старобогатов предложил еще одну теорию целома — «брахицельную». В соответствии с нею целом возник в качестве гидроскелета щупальцевого аппарата у некоторых сидячих животных. Признавая за целомом примат опорной функции, эта гипотеза ведущую роль в его возникновении отводит узко специализированным животным, ведущим пассивный образ жизни. Все известные группы таких животных, даже переживающих ту или иную степень биологического прогресса, находятся в эволюционном тупике, а главное направление морфофункционального прогресса всегда начинается в группах, представленных активными донными или придонными хищниками.

Эта последняя гипотеза, вероятно, может служить дополнением к наиболее общепринятой, так называемой «миоцель-теории». Она была впервые сформулирована в 1933 году и в наиболее полной форме изложена в 1955 году Н. А. Ливановым.

За основу она берет ту функцию целома, которую мы уже упоминали в этом качестве – опорную. Сам факт доминирования этой функции подкрепляется также очень важным фактом эмбрионального развития: целомическая мезодерма дает не только выстилку полости целома, но всегда также и ту или иную часть прилежащей мускулатуры. Во взрослом состоянии эта связь сохраняется, поскольку с анатомической точки зрения целомические мешки с прилежащими к ним мышечными образованиями неразделимы.

В соответствии с «миоцель-теорией» вторичная полость тела представляет собой полость в мускульной закладке, развившуюся у немертинообразных предков целомических животных; она заполнена жидкостью, изотоничной морской воде, и служит опорным образованием окружающей ее мускулатуре. Единство целома и прилежащей мускулатуры является исходным моментом в понимании его происхождения.

Во всем разнообразии целомических животных выделяются две крупные группы форм, которые соответствуют двум главнейшим направлениям эволюции целомических животных. У целомат, эволюционирующих в одном направлении, и называемых иногда моллюскообразными, общей особенностью является слабая расчлененность или не расчлененность целома. Этих животных можно объединить в надтипе Molluscoidea (или Amera). Вторые, напротив, характеризуются очень хорошо расчлененным целомом, состоящим из некоторого, иногда очень большого, количества парных целомических полостей соответственно расчленению тела. Их можно выделить в надтип Polymera (или Articulata).

Даже у эволюционно более продвинутых артикулят, у которых остаются лишь дериваты целома, сохраняется сложнорасчлененное тело.

И тот и другой надтип включают в себя группу типов, характеризующихся каждый своим планом строения. Они сложились в зависимости от тех стратегий питания и способов локомоции, которые использовали представители каждого типа.

Надтип POLYMERA

В состав надтипа входят два типа: Anellida и Pogonophora. Для обоих характерно наличие целома и ряда других признаков сходства, что заставляет некоторых специалистов объединять их в пределах одного типа. Но для них характерны и большие различия. На основании их и сейчас иногда Pogonophora сближают с иглокожими и другими животными, относимыми к группе так называемых Deuterostomia (вторичноротые). Мы, вслед за Н. А. Ливановым, полагаем, что это неверно, но считаем, со своей стороны, необходимым выделить Pogonophora из Anellida, сохранив за ними статус отдельного типа.

Планы организации, присущие этим двум типам, сформировались — в случае Anellida — в результате активно подвижного образа жизни в придонных слоях воды, а Pogonophora — в результате приспособления к облигатно сидячему образу внутри специальных трубок, выделяемых железами покровов. Это и обусловило различия в их планах строения.

У обеих групп (при всем различии их планов организации) есть особенность строения, уже упоминавшаяся выше: сложнорасчлененное или сегментированное тело. *Животные, тело которых состоит из большего или меньшего количества примерно одинаково устроенных члеников, называются метамерными.*

Как уже упоминалось выше, метамерия, как и другие важнейшие признаки, возникала у беспозвоночных неоднократно. У Kinorhyncha (тип Cephalorhyncha) и Annulonemertes (тип Nemertini) — обитателей интерстициали — она, обусловливая способность тела к изгибанию, вероятно, облегчала передвижение между частицами грунта. У целомических животных метамерия вместе с целомом создала предпосылки для совершено своеобразного способа передвижения с помощью перистальтических (синусоидальных) изгибов тела.

Тело полимерных, то есть состоящих из большего или меньшего количества отдельных члеников, животных представляет собою серию отдельных компартментов (сегментов, члеников, метамер), разделенных перегородками — септами — и содержащих внутри каждого компартмента, стенки которого представляют собой сочетание двух мышечных слоев-антагонистов (кольцевого и продольного) пару целомических мешков, заполненных несжимаемой жидкостью. *Благодаря этому внутренний объем каждого компартмента всегда остается неизменным в результате мышечного сокращения.* Если же неизменным остается объем, то должны меняться наружные параметры компартмента, то есть его форма. Именно это явление обусловливает многие особенности в локомоции Articulata (рис. 59). Кроме этого, несжимаемость целомических мешков при сокращении одной системы мышц приводит к расслаблению системы мышц антагонистов с другой стороны.

Тип Annelida

Подтип Aclitellata

Класс Polychaeta

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛИХЕТ

К классу Polychaeta или многощетинковых червей относят около 13 000 видов. Их длина колеблется от менее чем 1 мм (*Paradrillus psammophilus*) до 3 м (*Eunice*

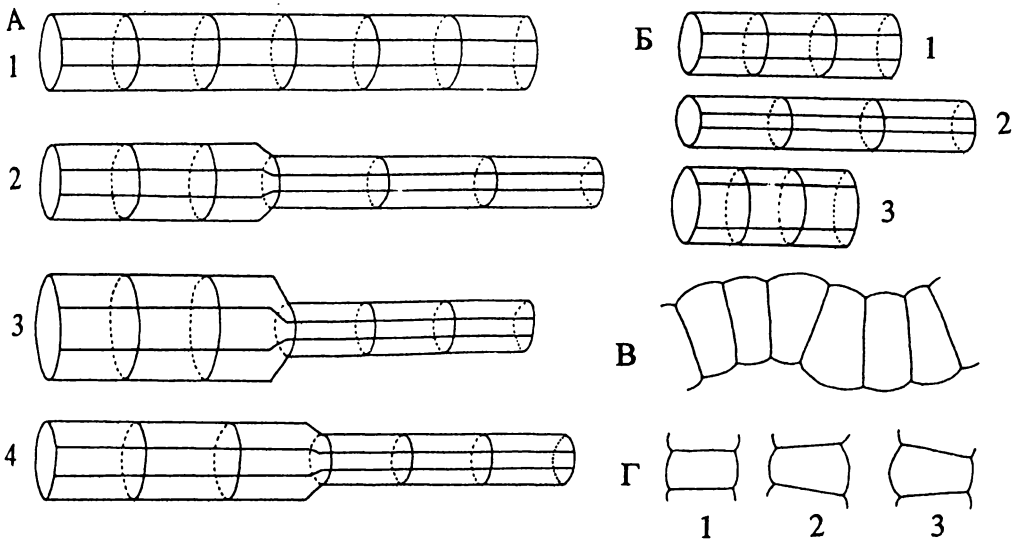


Рис. 59. Метамерный целом как гидравлическая система (Meglitsch, Schram, 1991):
А – эффект сокращения и расслабления мускулатуры отдельных сегментов: *1* – мускулатура расслаблена; *2* – кольцевая мускулатура правой стороны тела сокращена, а левой – сохраняет свой тонус; участок тела сужается и удлиняется; *3* – кольцевая мускулатура правой стороны тела сокращена, а левой – расслаблена; диаметр тела в одном месте сокращается, а в другом увеличивается без увеличения длины тела; *4* – слева участок продольной мускулатуры расслаблен, а кольцевая сохраняет свой тонус; тело удлиняется вправо без изменения диаметра; Б – эффект общего сокращения или расслабления кольцевой и продольной мускулатуры: *1* – исходный вариант; *2* – кольцевая мускулатура сокращается с одновременным расслаблением продольной мускулатуры и тело вытягивается; *3* – продольная мускулатура сокращается, а кольцевая расслабляется; тело укорачивается и утолщается; В, Г – эффект перистальтического движения тела. Продольная мускулатура одной стороны тела каждого сомита действует как антагонист таковой противоположной стороны тела (Г, *1–3*)

aphroditoides). Длина тела большинства видов находятся в диапазоне между 2 мм и 10 см.

Это, как правило, крепкие, подвижные, часто хищные черви. Они имеют типичное удлиненное, к концам сужающееся тело, несколько сжатое в дорсовентральном направлении. В поперечном сечении оно обычно имеет вид овала. В зависимости от образа жизни (жизни в трубках или грунте, или, напротив, в толще воды) могут наблюдаться отклонения от этого стереотипа.

Отношение длины тела к его ширине очень сильно варьируется. Как правило, длина во много раз превосходит ширину тела, но, например, обычная средиземноморская полихета *Aphrodite aculeata* при длине 10–20 см достигает 5–6 см ширины, приобретая форму, которую трудно назвать червеобразной (рис. 73 Д).

Тело полихет состоит из большего или меньшего количества члеников (метамеров, сегментов, сомитов), заключенных между двумя участками личиночного тела. Этими участками являются короткая предротовая лопасть (простомиум) вместе с ротовой лопастью (метастомиумом), лежащие на переднем конце червя, и концевой участок тела, несущий анальное отверстие (пигидиум) (рис. 60). Между ними лежит имагинальное («взрослое») тело, которое образуется в процессе метаморфоза личинки (см. ниже). Имагинальное тело подразделено на сегменты. Лишь собственно сегменты образуют парные параподии, щетинковые карманы, целомические мешки, нефридии и нервные узлы брюшной нервной цепочки (соматические ганглии). Только в некоторых случаях мезодерма проникает в простомиум, но это всегда вторичное явление.

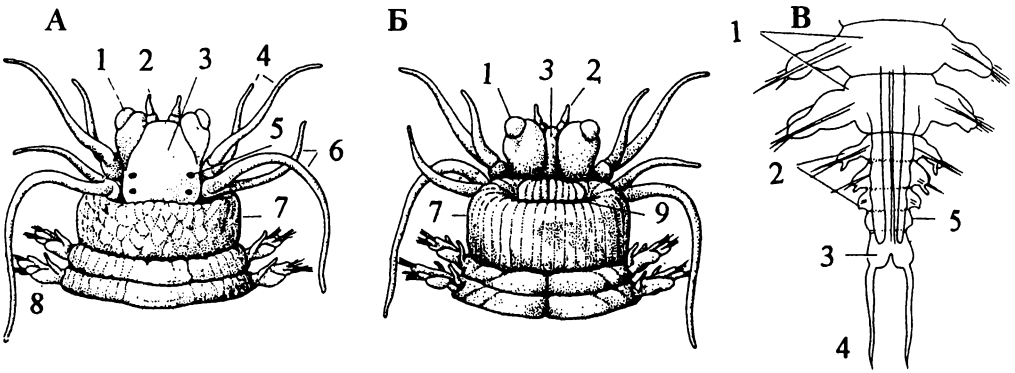


Рис. 60. Строение переднего (А, Б) и заднего (В) концов тела у полихет:
А — передний конец тела *Nereis virens* со спинной стороны; Б — то же с брюшной стороны (Hartmann, Schröder, 1993): *1* — пальп; *2* — антенна; *3* — простомиум; *4, 6* — первые и вторые пары циррей перистомиума; *5* — глаза; *7* — перистомиум; *8* — параподии; *9* — ротовое отверстие; В — регенерирующий задний конец тела у *Nereis* (Барнс и др., 1992): *1* — сформированные сегменты; *2* — регенерирующие сегменты; *3* — пигидий; *4* — урити; *5* — зона нарастания (бластема)

Головная лопасть (простомиум) развивается из верхней части (эписферы) личинки полихет трохофоры (см. ниже) и лежит поэтому впереди рта. Благодаря этому ротовое отверстие полихет в типичном случае располагается не апикально, а вентрально. Простомиум сильно варьируется по форме и размерам, иногда редуцируясь до маленького желвака или щитка. Чаще всего несет различные парные придатки, выполняющие функции органов чувств. Они называются антеннами или пальпами. Поскольку и те и другие развиваются на простомиуме, они не гомологичны параподиям. На простомиуме локализуются глаза, а также расположенные дорсолатерально затылочные или нухальные органы.

Ротовая область (метастомиум) чаще всего сливается с одним или двумя сегментами, образуя перистомиум. Ротовое отверстие лежит в его передней части медиовентрально, чаще всего в виде хорошо выраженной поперечной щели, отграничивая собой головную лопасть от метастомиума.

Перистомиум может нести первую пару параподий. Часто они редуцируются, превращаясь в своеобразные щупики (перистомиальные цирри). У некоторых трубкоживущих полихет они развиваются в ловчие щупальца, служащие для сбора пищи, а также для дыхания.

Простомиум и метастомиум вместе образуют голову как специальный отдел тела. Это свидетельствует о том, что процесс цефализации, который начался у свободноживущих плоских червей и сутью которого была сначала концентрация органов чувств на переднем конце тела, у полихет достиг своей следующей ступени в усложнении организации. Это признак начала так называемого тагмозиса — процесса развития отделов тела (тагм), каждый из которых выполняет свой комплекс функций.

Вторым участком личиночного тела, которое сохраняется у взрослых особей, является последний членик тела (пигидий). Он, как и головная лопасть, не относится к сомитам (или метамерам). Впереди он отграничен от остального тела полихеты меристемной зоной, в которой образуются новые метамеры. Если этот процесс завершается (у форм с конечным типом роста), то впереди пигидия лежит последний собственно сомит полихеты.

Пигидий имеет обычно конусообразную форму с располагающимся на заднем конце апикально или смещенным несколько дорсально анальным отверстием. Как правило, пигидий несет усикообразные чувствительные придатки — урити. Их

число и размеры колеблются в широких пределах. Часто это пара хорошо развитых антенн. У некоторых червей (*Protodrillus* и др.) на пигидии могут развиваться присасывательные приспособления (папиллы, лопасти и т. п.). На пигидии Sabellidae нередко имеются глазки.

Между головным отделом и пигидием заключено туловище полихеты, которое обычно состоитиздовольнозначительного количества отдельных члеников (сомитов, метамер, сегментов). Количество метамер колеблется у разных полихет в очень широких пределах — от семи (*Parapodrillus psammophilus*, длина тела 0,65 мм) до 600 (*Sabella penicillus*, длина тела 25 см) и более (*Halla parthenopeia* — 700–800 сомитов). Как правило, число сомитов непостоянно. Все время в зоне роста перед пигидием образуется новый сомит. Следовательно, последний сомит всегда самый молодой. У некоторых семейств число сомитов стабилизируется (Aphroditidae и др.), при этом оно всегда относительно невелико. Каждый сомит представляет собой сложный комплекс морфоанатомических структур, регулярно повторяющихся вдоль продольной оси тела (рис. 61). Более подробное описание отдельных структур, из которых сложен сомит, см. в соответствующих разделах.

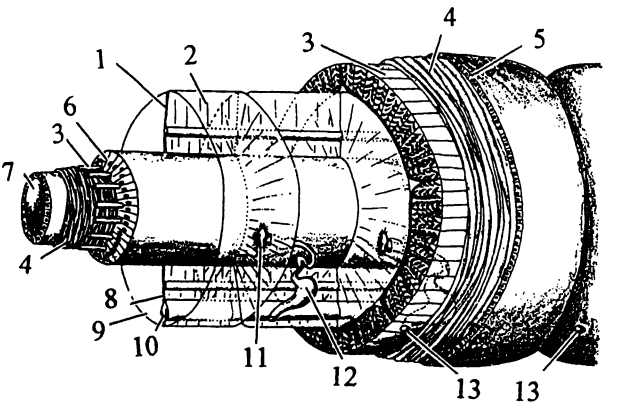


Рис. 61. Схема строения сомита полихет. На схеме удалены соответствующие слои тканей, чтобы показать взаимоотношения стенок целомических полостей (перитонеум) по отношению друг к другу, мускулатуре, кишечнику и пр. (Meglitsch, Schramm, 1991):
1 — дорсальный мезентерий; *2* — целомическая полость; *3* — продольная мускулатура; *4* — кольцевая мускулатура; *5* — покровы; *6* — висцеральный перитонеум; *7* — кишечник; *8* — вентральный мезентерий; *9* — париетальный перитонеум; *10* — нервный ствол; *11* — нефростом; *12* — нефридиум; *13* — нефридиопор

Метамеры тела отделены друг от друга кольцевой бороздкой. Форма метамеров туловища бывает очень разнообразна, но обычно ее представляют в виде простого кольца различной ширины и выпуклости. Исходной формой считают обычно сомит, приближающийся по форме к более или менее правильному кольцу, несущий с боков своеобразный комплекс морфологических структур, называемых параподиями (рис. 60, *8;* 62 А и Б).

Как отклонение, в некоторых семействах (Gliceridae, Arenicolidae) единое кольцо сомита обнаруживает вторичную кольчатость, становясь двух-, трех или даже многокольчатым.

В норме параподии имеются на каждом сегменте тела, но степень их развития может сильно варьироваться как на отдельных сомитах, так и в целом. Часто они заметно редуцированы на передних сегментах. Параподии представляют собой выпячивания эктодермы. Они могут изгибаться спереди назад и наоборот с помощью дифференцированной мускулатуры, действуя как весла или шесты, то есть представляя собой локомоторные органы типа простого рычага. Но функция параподий на этом не исчерпывается, так как они представляют собой, как писал Н. А. Ливанов, «органокомплекс», то есть достаточно сложно устроенный модуль, для которого локомоция — основная, но не единственная функция.

Модуль параподия состоит из (см. рис. 62 А): 1) невральной и гемальной ветвей, которые называются невро- и нотоподиями и представляют собой собственно локомотор-

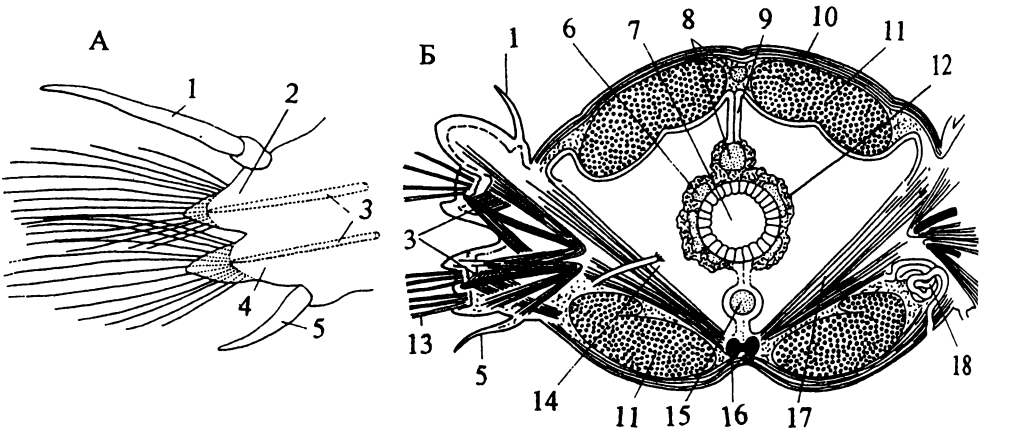


Рис. 62. Строение подиального комплекса *Ophiodromus* sp. (А) и схема поперечного среза через сегме (и параподию в том числе) полихеты *Nereis* sp. (Б) (Hartmann, Schröder, 1993, с дополнениями): *1* — дорсальная цирря; *2* — нотоподий; *3* — ацикула; *4* — невроподий; *5* — вентральная цирря; *6* — кровено ный синус кишечника; *7* — кишечник; *8* — дорсальный кровеносный сосуд; *9* — мезентерий; *10* — кольцев мускулатура; *11* — продольная мускулатура; *12* — хлорагогенные клетки; *13* — щетинки; *14* — нефросто *15* — вентральный кровеносный сосуд; *16* — продольные стволы брюшной нервной цепочки; *17* — попере ная мускулатура; *18* — нефридий

ные органы. Каждый отросток заканчивается пучком щетинок; 2) двух чувствительны усиков, вентральной и дорсальной циррей, расположенных соответственно на основ нии невро- и нотоподия; 3) примыкающей к нотоподию жабры, являющейся просты или разветвленным придатком стенки тела, позволяющим увеличить его поверхност 4) лопастей или валиков, на которых сосредоточиваются выводные протоки желе Сюда относится и экскреторная пора, открывающаяся у основания параподия.

Эта совокупность морфологических структур называется «подиальным ком лексом» или, короче, «подием». Его главным и первичным компонентом являют локомоторные выросты невро- и нотоподиев. К ним присоединяются чувствител ные выросты — цирри, дающие возможность ориентироваться в окружающей сред Наконец, органы дыхания — жабры, а также нефридиальные поры, тоже связаны параподием неслучайно, так как это место постоянного движения воды, приносящ кислород и уносящей продукты экскреции.

В каждой достаточно крупной таксономической группе полихет (ранга семе ства) строение подиального комплекса и форма собственно параподий более или м нее отклоняются от описанного выше типа метамерии, называемой гомономной. Э выражается как в развитии дополнительных выростов и лопастей или жабр, так напротив, в редукции одного или обоих выростов параподий, жабр, усиков, числа размеров щетинок и т. п. У видов, обитающих в трубках, параподии различных част тела часто отличаются друг от друга. У отдельных видов редукция параподий заход так далеко, что щетинки торчат прямо из стенки тела. А у представителей семейст Aphroditidae цирри нотоподия изменяются настолько, что напоминают по форме ч шуйки. Они как черепица покрывают спинную сторону тела червя (рис. 73 Г, Д).

В связи с возникновением специализации параподий разных частей туловищ червя появляется гетерономность его метамерии. Приближающимися к идеальн гомономности, то есть такими, у которых все сомиты тела устроены практически од наково, являются лишь отдельные представители Polychaeta (*Polygordius*, *Protodrillu* Уже появление головного отдела из простомиума и метастомиума, а иногда и ещ двух или нескольких сомитов, разрушает гомономность метамерии. Значитель

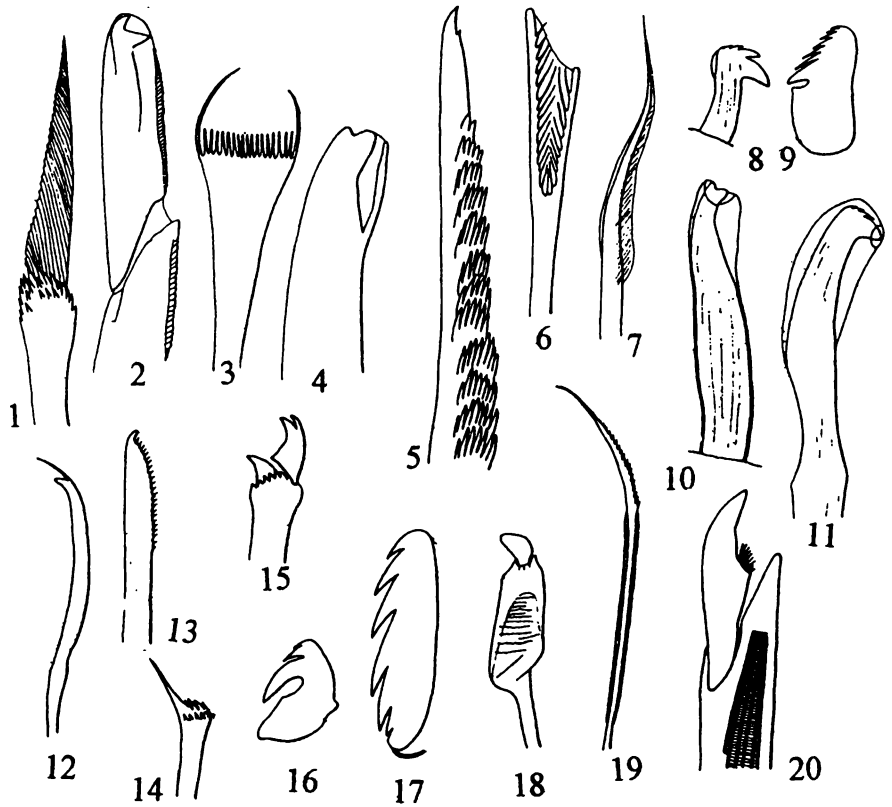


Рис. 63. Разнообразие строения щетинок у полихет (Hartmann, Schröder, 1993):
1 – Phyllodocidae; *2–4* – Eunicidae; *5* – Polynoidae; *6* – Nephtyidae; *7–9* – Sabellidae; *10* – Spionidae; *11* – Capitellidae; *12* – Paraonidae; *13* – Cirratulidae; *14, 15* – Syllidae; *16, 19* – Terebellidae; *17, 18* – Sabellariidae; *20* – Nereidae

чаще гетерономность достигает уровня появления, кроме головы, таких тагм тела, как торакс (грудной отдел) и абдомен (брюшко). У некоторых полихет резко отличаются по строению сегменты тела, в которых не развиваются половые продукты (атокные сегменты) и гонадонесущие (эпитокные) сегменты (см. ниже). Следовательно, гетерономность метамерии является результатом *тагмозиса — процесса образования отделов тела червя в результате специализации его различных частей к выполнению разных функций.*

Особое значение приобретают щетинки параподий (рис. 63), выполняющие функцию его опорного аппарата. Но, самое главное, благодаря им утончается и уточняется функционирование параподий. Именно щетинки прежде всего приходят в соприкосновение с субстратом и используются как тонкий аппарат механической опоры. Благодаря такой адаптации полихеты способны эффективно передвигаться по поверхности разнообразных субстратов. Это необходимая компенсация потери аппарата обильного выделения слизи, которой выстилали субстрат турбеллярии или немертины, ликвидирующие его микронеровности и отталкивающиеся затем от этой слизи ресничками. Локомоторный аппарат полихет должен быть более экономичным, так как не требует того количества вещества и энергии, которые тратились турбеллариями на обеспечение нормального передвижения.

Щетинки состоят из белка и хитина-бета, не идентичного хитину насекомых. Форма щетинок чрезвычайно разнообразна, что говорит о широком спектре выполняемых ими функций. Основу пучка, как правило, составляет мощная опорная нечленистая щетинка — ацикула. Рядом с ней могут располагаться гладкие, зазубренные, оперенные, игло-, крюко-, гребне- или лопатообразные щетинки. У некоторых групп трубкоживущих полихет от всего пучка щетинок остаются только причудливые крючковидные или гребенчатые пластинки. Они служат для крепления и передвижения червя внутри трубки.

Тело щетинки подразделяется на наружный кольцевой слой и внутренний матрикс, состоящий из системы трубочек или балок (трабекул), пересекающих сердцевину щетинки. Сердцевина каждой щетинки образуется из одной базальной клетки (хетобласта). После завершения развития щетинки хетобласт погибает. Группа хетобластов охвачена клетками, образующими эктодермальный фолликул, окруженный, в свою очередь, эктодермальными клетками так называемого щетинкового мешка. К этому мешку крепятся специальные пучки мышц, с помощью которых осуществляется движение щетинок.

ПОКРОВЫ

Покровы полихет состоят из однослойного кутикулярного эпителия и практически полностью лишены мерцательных клеток (рис. 64). Последние сохраняются лишь у личинок, где образуют мерцательные обручи, охватывающие головную лопасть и далее каждую метамеру. Ресничная локомоция существует на этой стадии онтогенеза до перехода к движению с помощью параподий. Сохраняется ресничный способ локомоции и соответственно ресничные обручи у взрослых особей тех полихет, которые считаются вторично измельчавшими формами неотенического происхождения (*Ophryotrocha*). Наконец, мерцательный эпителий сохраняется у некоторых форм не для локомоции, а для создания токов воды по телу, необходимых при некоторых условиях жизни. В частности, поэтому мерцательные клетки сохраняются на жабрах у ряда полихет. Поля мерцательных клеток находят и у трубкоживущих полихет, у которых они могут, например, нести к ротовому отверстию частички пищи. Или, напротив, выносить из трубки фекалии.

Кутикула полихет имеет экстрацеллюлярное происхождение. Она плотная и одновременно гибкая, не имеющая такого мощного, сложно слоистого строения, как у нематод. Ее структура варьируется у разных полихет, представляя собой или толстый единый слой из полисахаридов и белков-альбуминов, или же решетку коллагеновых фибрилл, чередующихся с гранулярными слоями. В таком случае ультрамикроскопические исследования обнаруживают в кутикуле два слоя: эпи- и базальную кутикулу. Первая состоит из мелкогранулярного или тонковолокнистого матрикса и электронно-плотного слоя, в котором располагаются своеобразные сферические тела. Здесь обнаружены кислые мукополисахариды. Базальная кутикула состоит из фибрилл полисахаридной или гликопротеидной природы, образующих мощную беспорядочную или, наоборот, упорядоченную решетку коллагеновых волокон.

Во всех случаях кутикула не сплошная. Эпидермальные клетки образуют многочисленные ультрамикроскопические выпячивания — микровилли, которые проникают сквозь поры решетки фибрилл и отчасти даже возвышаются над поверхностью кутикулы. Благодаря этому осуществляется свободный обмен веществ между эпидермисом и окружающей средой.

Такая структура кутикулы, вероятно, служит причиной того, что у некоторых полихет покровы обнаруживают эффект ирридизации — радужной игры цветов.

Эпидермис полихет содержит большое количество железистых клеток. Они, благодаря описанным выше особенностям строения кутикулы, могут открываться на ее

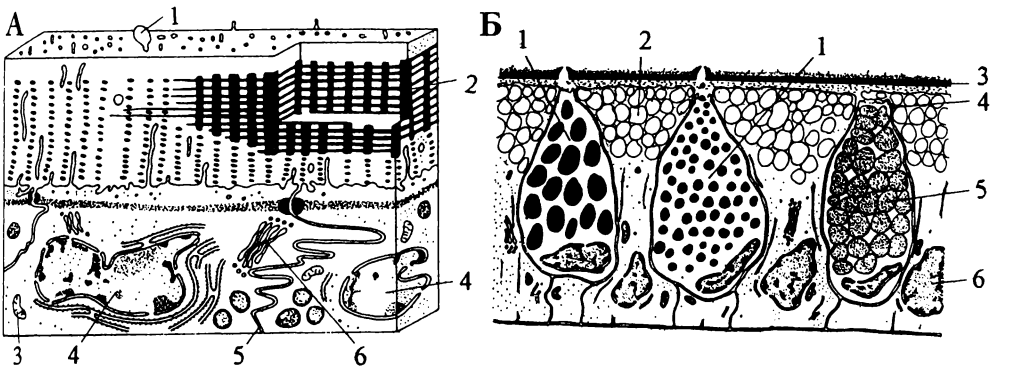


Рис. 64. Схематическое строение покровов полихет (Hartmann, Schröder, 1993):
А – блок-диаграмма строения кутикулы с прилегающей к ней внешней частью эпителия (на примере полихет из сем. Polinoidae): *1* — микровилли; *2* — коллагеновые фибриллы кутикулы; *3* — митохондрии; *4* — ядро; *5* — клеточная граница; *6* — аппарат Гольджи; Б — схема строения покровов на примере полихет из рода *Ophryotrocha*: *1* – пигментная клетка; *2* — вакуоли; *3* — кутикула; *4* — десмосомы; *5* — слизистая железистая клетка; *6* — ядро

поверхности. Среди железистых клеток преобладают слизистые, которые вырабатывают слизь для защиты тела (например, у *Anaitides mucosa*). У трубкоживущих полихет секрет, выделяемый эпидермальными железистыми клетками, образующими скопления в виде параподиальных желез или вентральных железистых полей, служит для образования трубки. У полихет семейства Serpulidae в перистомиуме имеются специальные известковые железы, которые вырабатывают углекислый кальций для строительства карбонатной трубки, так характерной для них.

Эпителий подостлан слоем ткани основного вещества в виде тонкой пограничной пластинки с сильно развитыми преколлагеновыми волокнами и обычно лишенной клеток. Пограничные образования стенки тела полихет представляют такое же неразрывное целое со всей системой пограничных образований, как и более мощные прослойки ткани основного вещества, в которые заключены пучки мышц стенки тела у немертин. У полихет наблюдается конденсация этой ткани, заполняющая и связующая функция которой сохраняется полностью.

МУСКУЛАТУРА

Мускулатура полихет лежит непосредственно под пограничной пластинкой. Она представлена, как и у нижестоящих немертин и турбеллярий, типичными для червей системами мышц (см. рис. 62 Б). Снаружи расположен слой кольцевых и, глубже, слой продольных. Имеется и дорсовентральная мускулатура, у полихет теснейшим образом связанная с развитием стенок диссепиментов и мезентериев целома. Существуют также мышечные пучки, относящиеся к системе локомоторных органов (параподиев) и специальные мышечные образования различных органов (кишечника, кровеносных сосудов и т. п.).

Наружная кольцевая мускулатура особенно сильно развита у форм, передвигающихся с помощью перистальтических движений (то есть благодаря волне расслабления и сжатия сегментов, бегущей по телу) — у трубкоживущих и грунтовых червей (например, Arenicolidae, Terebellidae). Хорошо развита она также у тех червей, которые передвигаются с помощью извивов тела. Однако у полихет равномерность развития кольцевой мускулатуры нарушена. Во-первых, из-за того, что они приобретают метамерное строение; поэтому на границах соседних сомитов кольцевая мускулатура отсутствует. Во-вторых, кольцевая мускулатура нарушается в местах развития щетинковых мешков и параподиальных желез. Как правило, кольцевые мышечные

волокна образуют нетолстые мышечные пучки, пробегающие в один или несколько слоев под покровным эпителием.

Продольная мускулатура у полихет также не образует сплошного слоя. Она начинается у задней границы головной лопасти и идет до пигидия. У активно подвижных полихет, объединяемых в экологическую группу Errantia («бродячие»), она образует четыре мощные ленты, имеющие в поперечном сечении овальную, бобовидную или серповидную форму. Обычно спинные мышцы сильнее развиты, чем брюшные, но в разных группах наблюдаются отклонения в обе стороны. Наблюдаются также вариации в их развитии в разных частях тела.

У некоторых форм, имеющих нетипичную для подавляющего большинства полихет мощную цельную кутикулу, аналогичную таковой Nematoda (*Polyophtalmus*), полностью отсутствует кольцевая мускулатура, а мускульные клетки приобретают характерное внутреннее строение с V- или U-образной миоплазмой и выступающей за ее пределы ядросодержащей цитоплазмой.

В норме же мускулатура полихет состоит из косых или спирально закрученных волокон, представляющих собой одноядерные клетки с сокращающими и растягивающими фибриллами. Они способны к сильным продольным изменениям длины в относительно короткое время и по своему тонкому строению сходны с поперечнополосатой мускулатурой позвоночных.

Приведенное выше описание говорит о том, что у полихет отсутствует типичный кожно-мускульный мешок. Начавшееся расчленение тела на сомиты, появление рычажных органов локомоции стало причиной распада, правда, не зашедшего еще далеко, единого кожно-мускульного мешка, на отдельные группы мышц. Сохраняя (макроскопически) черты кожно-мускульного мешка, типичного для червей, он по сути представлен более или менее регулярно повторяющимися комплексами кольцевых, продольных, дорсовентральных и параподиальных мышц.

ЦЕЛОМ

Целом — характернейшая черта организации полихет по сравнению с турбелляриями и немертинами. Как уже говорилось выше, это часть опорно-двигательной системы полихет, в которой он выполняет функцию собственно опоры, гидроскелета червя. Судя по тому, что полихеты демонстрируют огромное разнообразие форм гидроскелета, он возник именно в этой группе, так как такое разнообразие всегда признак примитивности группы с неустановившимся еще состоянием вновь возникшей системы.

В наиболее выраженной форме, сохраняющей свои самые характерные черты даже в тех группах, у которых дериваты целома перестали выполнять функцию опоры, целом устроен следующим образом (рис. 61, 65).

Прежде всего он является образованием чисто метамерным, полностью отсутствуя в пигидии и заходя в головную лопасть только как вторичное разрастание целомических полостей первого сомита. В типичной метамере тела целом представлен двумя мешками: правым и левым, сходящимися над кишечником и под ним таким образом, что кишка кажется подвешенной в полости тела двумя пластинками — спинным и брюшным мезентерием.

Правый и левый мешки целома каждого метамера совершенно независимы друг от друга, развиваясь в эмбриогенезе из независимых правого и левого зачатков. Впереди и сзади они контактируют с аналогичными мешками соседних сегментов, образуя передние и задние стенки, отделяющие сегменты друг от друга (диссепименты).

Диссепименты и мезентерии называют также септами. Последние снабжены сильной мускулатурой.

Такое строение и обусловливает возможность возникновения системы заполненных жидкостью полостей, которые, в связи с малой сжимаемостью жидкостей, при

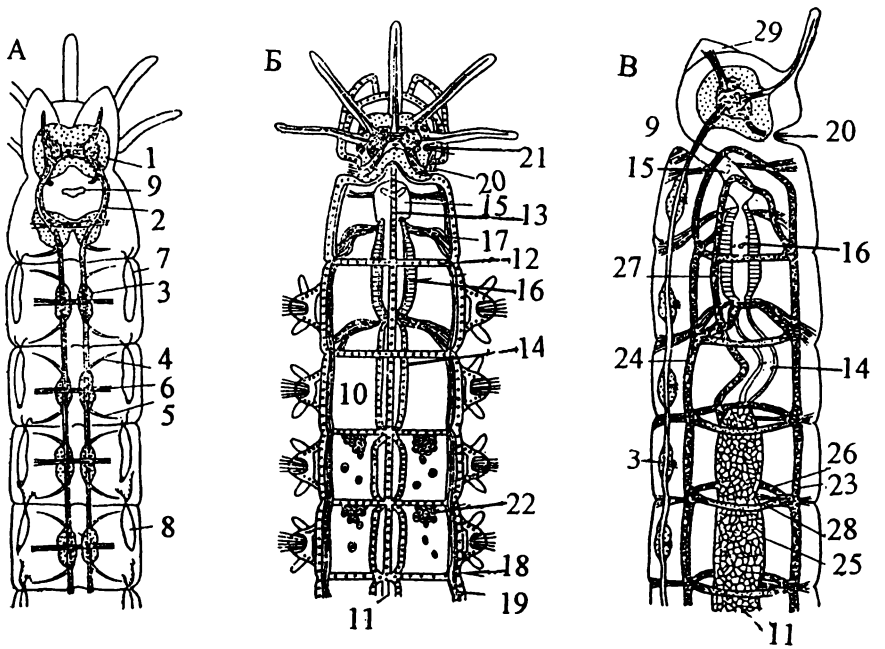


Рис. 65. Схема организации полихет (Ливанов, 1953):
А – нервная система и нефридии с брюшной стороны; Б — вид со спинной стороны; В — нервная система, кишечник и кровеносная система, вид сбоку; *1* — головной мозг; *2* — коннективы и *3* — ганглии брюшной цепочки; *4, 5* — передний и задний кольцевые, моторные нервы сомита; *6* — средний, чувствительный нерв; *7* – нефридии; *8* — нефридий половых сомитов; *9* — рот; *10* — целом; *11* — кишка; *12* — диссепименты; *13* – мезентерии; *14* — пищевод; *15* — ротовая полость; *16* — глотка с ее мышцами; *17, 18* и *19* — кольцевая и продольная мускулатура; *20* — затылочные органы; *21* — глаза; *22* — яичники; *23* и *24* — спинной и брюшной сосуды; *25* — сплетение сосудов на кишке; *26* — сосуды, соединяющие это сплетение со спинным и брюшным сосудами; *27* — сосуды глоточного отдела; *28* — комиссуральные сосуды; *29* — пальпы

сокращении мускулатуры, могут играть роль опорных образований: гидроскелета полихет.

Благодаря поперечной мускулатуре, тянущейся к параподиям, целомические мешки могут образовывать камеры: большую дорсальную кишечную и меньшую по размерам вентральную нефридиальную.

Как норма, стенка такого целомического мешка образована перитонеальным эпителием мезодермального происхождения, называемым целотелием. Однако у полихет наблюдается большое разнообразие типов организации целомических полостей. Их сутью является разная степень развития стенок целомических мешков. В качестве примера альтернативных вариантов таких отклонений от описанной выше нормы — целомических мешков с полностью сформированной целотелиальной стенкой из перитонеального эпителия — можно, например, назвать *Nerilla jouniae* (отряд Nerillida), у которой узкие плоские мышечные клетки одним краем прикрепляются к базальной мембране, а другой край свободно лежит в полости тела. Зато хорошо выражен слой целомического эпителия вокруг кишечника.

С другой стороны, например, у *Phyllodoce maculata* (отряд Phyllodocida) свободные края плоских клеток продольной мускулатуры, свободно лежащих в полости тела, уплощены и представляют собой эпителиевидную часть продольной мышечной клетки. Они налегают друг на друга, так что при изучении поперечного среза в свето-

вом микроскопе создается иллюзия наличия целомического эпителия, покрывающего валик продольной мускулатуры.

Такие же эпителиевидные отростки, хотя и слабее выраженные, имеются у продольной мускулатуры кишечной стенки. Диссепименты также образованы мышечными клетками. При всем разнообразии типов организации целомической стенки всюду прослеживаются признаки общности происхождения и функционального единства продольной мускулатуры и вторичной полости тела (целома) у полихет.

Стенка считающегося типичным целомического мешка в процессе эмбрионального развития образуется сначала из сплошного зачатка сомита, отшнуровывающегося от мезодермальной телобластической полоски (см. ниже). Внутри этого зачатка путем расхождения клеток получается полость — зачаток целома, и образующаяся клеточная стенка дифференцируется в тонкий слой будущего целотелия и скопление клеток, за счет которых далее получается продольная мускулатура кожно-мускульного мешка (париетальная) и стенки кишечника (висцеральная мускулатура).

Такая вариабельность способов формирования целома подчеркивает примитивность и неустановившийся характер этого явления у полихет.

Возникновение стенки целома как эпителиально-мускульного образования, затем разделяющегося на эпителиальную и сократимую части, оказывается любопытной параллелью процессу, наблюдающемуся у Cnidaria.

Жидкое содержимое целома представляет собой транссудат из окружающих тканей и изотонично морской воде. По происхождению и своему химическому составу оно существенно отличается от крови.

Целом, как часть локомоторного модуля, способен к значительным вариациям, благодаря чему у полихет имеется очень широкий спектр идиоадаптаций к разным способам передвижения. Примером этому может служить хотя бы широко известный пескожил (*Arenicola marina*). Этот червь делает U-образные норы в грунте илистых литоралей наших северных морей. Для этого он использует сокращения утолщенного переднего (торакального) отдела тела для продвижения в грунте. Получается подобие тарана, которым животное прокладывает себе путь. Ригидность (жесткость) переднего конца тела при этом достигается в результате продвигания жидкости целома из заднего участка груди в передний при сокращении мускулатуры стенки тела. В связи с этим у *A. marina* сохраняются только три самых передних диссепимента, далее следует участок в виде обширной полости без всяких диссепиментов и мезентериев на протяжении 10–16 сомитов, и лишь за ними появляются хорошо выраженные диссепименты, сначала, правда, недоразвитые вентрально, а затем типичные.

Опорная функция целома — бесспорно главная, но не единственная. Система целома очень многообразна, так как очень велико многообразие органов, которые к нему прилежат и могут так или иначе влиять на жидкое содержимое целома как в отношении его химизма, так и в отношении его оформленного содержимого. У полихет в целом вдаются, а иногда глубоко проникают, щетинковые мешки и железы параподий, отдельные мышечные пучки, гонады, нефридии, лимфоидные органы; в целоме пролегают кровеносные сосуды, части нервной системы; в его жидкости находятся различные амебоидные элементы и половые клетки.

Эти функции целома будут охарактеризованы при описании соответствующих систем органов.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительный тракт полихет состоит из трех отделов: переднего эктодермального (стомодеального) — глоточного; среднего (энтодермального) — усваивающего; заднего (проктодеального) — выводящего. По сравнению с немертинами,

также имеющими уже трубчатый кишечник, усложнение выражается в появлении задней кишки, что представляет норму и для всех вышестоящих типов животных.

Стомодеальный отдел начинается поперечным ротовым отверстием, лежащим, как правило, вентрально между простомиумом и перистомиумом, или, реже, тянущимся через несколько передних сегментов. Далее следует ротовая полость, глотка (фаринкс) и эзофагус.

Полихеты демонстрируют большое разнообразие в строении стомодеального отдела. Особенно это касается фаринкса. Это обусловлено тем, что полихеты освоили самые разнообразные биотопы и очень разные стратегии добывания пищи.

Считается, что исходной для полихет была микрофагия: питание мелкими пищевыми объектами, которые необходимо было собирать с субстрата. Поэтому, вероятно, исходным типом ротового аппарата, который у полихет служит для собирания или улавливания пищи, был микрофагический пищедобывательный аппарат, состоящий из дорсолатеральных реснично-железистых лопастей и вентральной мускулистой глотки (так называемый вентральный фарингеальный орган).

Дорсолатеральные лопасти представляют собой вытянутые в продольном направлении складки, располагающиеся на соответствующей внутренней поверхности глотки и выступающие в ее полость. Они состоят из высокого ресничного эпителия, богатого железистыми клетками. Выдвижение складок из полости глотки наружу происходит за счет сокращения мускулатуры стенки тела, а втягивание их — благодаря специальным мышечным клеткам, идущим от эпителия глотки к стенкам тела.

Вентральный фарингеальный орган располагается на вентральной внутренней поверхности полости глотки за ротовым отверстием. Он представляет собой слепой мускулистый мешок, открывающийся в ротовую полость независимо от пищевода и расположенный вентрально от него. В исходном случае это компактное мускулистое образование (бульбус), которое может выдвигаться и втягиваться обратно в глотку с помощью специальных мышц протракторов и ретракторов.

Если дорсолатеральные лопасти приспособлены для сбора мелких объектов питания, прилипающих к выделяемой эпителием лопастей слизи и переносимые в глотку ресничками, то фарингеальный орган может собирать или соскабливать пищевые объекты с субстрата, и не только мелкие, но и довольно крупные. В результате сформировался аппарат для безвыборочного собирания самого широкого круга пищевых объектов. Такой аппарат мог обеспечивать пищей лишь относительно небольших животных (не более 2–4 см длиной, состоящих из 17–20 сегментов).

У червей из отряда Eunicemorpha такой пищедобывательный аппарат специализировался в сторону макрофагии, то есть хищничества. Это произошло благодаря развитию специальных кутикулярных приспособлений — так называемых челюстей (рис. 66). Они образованы несколькими парами максилл на дорсальной поверхности глоточного кармана и одной пары вытянутых в продольном направлении мандибул на вентральной поверхности. Число максилл может достигать 40, но, как правило, их не более восьми. Видимо, благодаря этому представители этого отряда смогли достичь довольно крупных размеров. У некоторых полихет из Eunicemorpha слюнные железы, открывающиеся в глотку, выделяют ядовитый секрет серотонин и протеолитический энзим, особенно ядовитые для ракообразных.

От подобного исходного типа, вероятно, происходят другие формы пищедобывательных аппаратов, развившихся у полихет.

У хищных полихет из отряда Phyllodocida имеется макрофагический пищедобывательный аппарат несколько другого типа, называемый аксиальной (осевой) глоткой. Он предназначен для захвата отдельных крупных объектов питания. Осевая глотка также выдвигается из ротового отверстия, но не вниз, а вперед, образуя подобие хоботка, и подразделяется на тонкостенное влагалище и собственно мускулистую

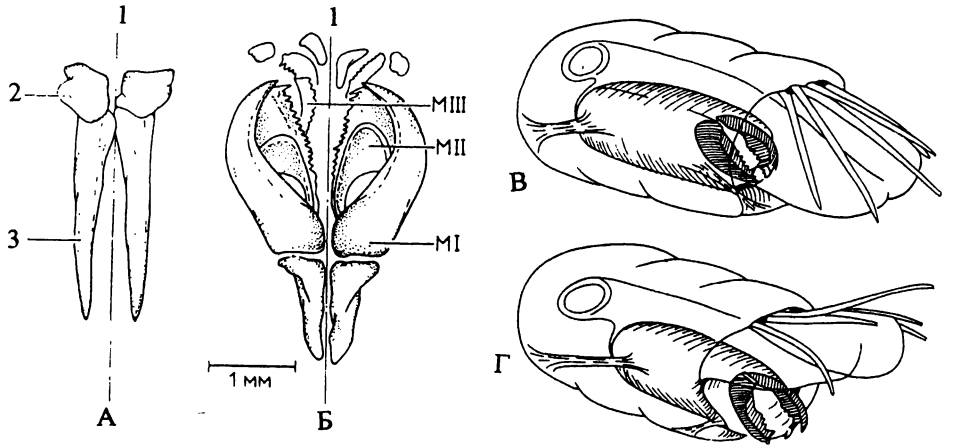


Рис. 66. Ротовой аппарат полихет (на примере отряда Eunicida) (Барнс с соавт., 1992):
А — мандибулы; Б — максиллы (М); В — челюсти втянуты в мускулистую глотку; Г — челюсти вывернуты; *1* – передний конец; *2* — передняя поверхность; *3* — рукоятка

глотку. Ее основу составляют радиальные мышцы. Выдвижение глотки происходит как за счет действия мышц-протракторов, так и за счет избыточного давления в полости передней части влагалища.

Аналогичная, но лишенная мощной мускулатуры, аксиальная глотка, напротив, существует у безвыборочных грунтоедов, у которых она приспособлена для заглатывания грунта.

Наконец, у большой группы полихет наблюдается переход к микрофагическим пищедобывательным аппаратам, в функционировании которых принимают участие специализированные для этой цели придатки простомиума (антенны, цирри и пальпы). Это могут быть многочисленные ротовые щупальца, отходящие по границе ротовой полости. Избыточное давление в них создается за счет деятельности специального мускульного диссепимента — диафрагмы. Щупальца могут, например, образовывать жаберные короны с ресничными желобками для сбора из толщи воды органических частиц. Существует большое разнообразие таких аппаратов, формирующихся у так называемых седентарных полихет, то есть перешедших к жизни в трубках или в грунте.

Участок эктодермальной кишки позади фаринкса («пищевод» или эзофагус) имеет такую длину, что может соединить ввернутый хобот со средней кишкой. У некоторых червей он может подразделяться на несколько отделов.

Энтодермальная средняя кишка, в отличие от переднего отдела кишечника, довольно подвижного вдоль продольной оси тела, прочно покоится, закрепленная диссепиментами и охваченная вдоль всей своей длины мезентериями. Она обычно прямая, без извивов, что является следствием ее зафиксированности стенками целомических мешков. Лишь у представителей сидячих полихет Terebellidae и у отдельных Opheliidae она сильно извитая. А у *Aphrodita aculeata*, характеризующейся очень большим поперечником тела (см. выше), в средней части кишечника образуются сегментарные парные слепые выросты.

У сверлящих раковины моллюсков Caobangiidae пищеварительный канал имеет U-образную форму, и анус открывается в передней части тела (второй щетинконосный сегмент).

Слепые выросты кишечника и аналогичные адаптации обнаружены также у ряда других полихет.

Транспорт пищевых частиц в неподвижном кишечнике осуществляется главным образом с помощью ресничек. Для этого, как правило, вдоль вентральной поверхности средней кишки тянется продольная бороздка или валик, несущие мерцательные клетки. В средней кишке происходит переваривание пищи и усвоение питательных веществ. Некоторые авторы подразделяют среднюю кишку на несколько функциональных отделов, отвечающих каждый за свой этап переваривания пищи.

Короткая эктодермальная задняя кишка открывается анальным отверстием терминально. Однако порошица может смещаться дорсально или вентрально.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Полихеты имеют хорошо развитую замкнутую кровеносную систему (см. рис. 65 Б). Как и у немертин, ее главной функцией является трофическая. Однако, как правило, она берет на себя также функцию газового обмена. Но именно главная и исходная функция обусловливает особенности анатомического строения кровеносной системы. В качестве ее основной схемы принимают следующую.

Над кишечником тянется дорсальный сосуд, раздваивающийся впереди на две петли, которые охватывают переднюю кишку и вентрально, под кишечником, опять объединяясь, переходят в вентральный сосуд. Оба сосуда, благодаря боковым ветвям внутри диссепиментов, соединяются друг с другом. У многих Polychaeta сюда подходят сосуды, обслуживающие покровы, параподии и внутренние органы.

В разных таксономических группах полихет существуют отклонения от этой схемы. Так, могут дополнительно образовываться два (Eunicidae) или три дорсальных сосуда (Amphinomidae), два (Opheliidae) или более (Amphinomidae) вентральных сосудов и латеральный сосуд.

Может, напротив, происходить и редукция кровеносных сосудов и системы целиком. Наиболее ярким примером первого может служить превращение сосудистого сплетения, которое имеется в субэпителиальной пограничной перепонке средней кишки, в сплошной кровеносный синус — обширное пространство, наполненное кровью, между энтодермальной стенкой кишечника и мезодермальной кишечной мускулатурой. У Aphroditidae и Phyllodocidae кровеносная система редуцируется до единственного спинного главного сосуда и связана с целомической жидкостью.

Наконец, у некоторых полихет сосуды полностью редуцированы. Это вызвано уменьшением размеров тела, а значит, увеличением его относительной поверхности или просто увеличением поверхности тела при сохранении относительно крупных размеров благодаря образованию параподиями причудливых выростов (Tomopteridae). Следовательно, в данном случае трофическая функция кровеносной системы отходит на второй план, а главное значение приобретает ее дыхательная функция.

О том, что кровеносная система играет важную роль в транспорте кислорода, говорит наличие в крови дыхательных пигментов. Они или непосредственно растворены в плазме крови, или заключены внутри клеток (кровяные тельца). В разных группах полихет встречаются разные дыхательные пигменты. Это, как и высокая вариабельность строения всей кровеносной системы, говорит о ее не устоявшемся характере и служит еще одной чертой, подчеркивающей общую примитивность полихет среди многосегментых целомических животных. Среди прочих выделяется разновидность гемоглобина, сродство которого к кислороду выше, чем у других животных, имеющих этот пигмент, что позволяет полихетам жить в обедненных кислородом биотопах, даже в илу, загрязненном сероводородом.

У ряда семейств встречается химический близкий к гемоглобину зеленый пигмент хлоркруорин. У некоторых представителей семейства Sabellidae присутствуют оба этих пигмента, а у полихет семейства Magellonidae обнаружен гемиэритрин,

находимый у некоторых групп животных, совершенно не родственных полихетам (Priapulida, Sipunculida, Brachiopoda).

Дыхательные пигменты образуются в так называемых хлорагогенных клетках. Хлорагогенная ткань располагается, как правило, на кровеносных сосудах, преимущественно на вентральном и его ветвях. Ее клетки находят также на перитонеуме кишечника, а их скопления, лежащие в спинном сосуде в переднем отделе тела, называют сердечными телами. Участки дорсального сосуда в передней части тела и прилежащие к нему вентральные петли способны к ритмическим сокращениям. Благодаря этому создается кровоток. Кровь движется в дорсальном сосуде вперед и вниз, в вентральный сосуд, а позади она, наоборот, двигается от вентрального к дорсальному сосуду. Передний отдел спинного сосуда полихет иногда называют сердцем из-за выполняемой им пропульсаторной функции.

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

Уже упоминавшееся выше сокращение относительной поверхности тела в связи с увеличением его линейных размеров и развитие кутикулярных покровов привели к настолько сильному уменьшению количества дифундирующего через покровы растворенного в воде кислорода, что стало необходимым развитие специальных органов дыхания у полихет. Таковыми у них служат жабры и жаберные щупальца. Как и у всех остальных животных, органы дыхания представляют собой выросты эктодермы, компенсирующие уменьшение поверхности тела. Это сопровождается приспособлениями к увеличению их проницаемости для газов.

Строение органов дыхания у полихет очень варьируется, и это связано не только с их неустановившимся характером, что наблюдается и по отношению к другим системам органов у этой группы, но и с большим разнообразием их образа жизни. У мелких форм в качестве органа дыхания может служить вся поверхность тела. У более крупных видов в определенных местах эпидермиса образуются участки, снабженные сетью сосудов и связанной с ней мощной капиллярной сетью. Но у многих полихет уже имеются настоящие тонкостенные жабры. В норме это пара простых или разветвленных жабр на каждом сомите. В наиболее простом случае это пара простых нитей, иногда очень длинных, или пучок нитей. Но форма жабр сильно изменчива. Кроме нитевидных встречаются пузыреобразные, гребне- или древовидные. У ряда полихет в них заходят отроги целомических мешков, у других, кроме этого, жабры снабжены сетью капилляров кровеносной системы.

У трубкоживущих Terebellidae жабры образуются на двух или трех передних сегментах, которые высовываются из трубки, тогда как трубкоживущие Sabellidae не имеют специальных жабр, а газообмен осуществляется с помощью кроны щупальцев, главной функцией которых является добывание пищи.

У полихет из рода *Euzonus* в качестве органов дыхания на границе между средней и задней кишкой образуются специальные дыхательные мешки. Они настолько эффективны, что *Euzonus mucronatus* способна до 20 дней существовать в анаэробных условиях. Правда, это происходит не только благодаря запасаемому кислороду, но и благодаря использованию анаэробных процессов в обмене веществ.

ЭКСКРЕТОРНАЯ СИСТЕМА

Экскреторная система полихет так же, как и другие системы органов, описанные выше, носит неустановившийся характер. Об этом свидетельствует очень большое разнообразие органов, служащих для выведения из организма экскретов. Они демонстрируют все переходы от типичных протонефридий, являющихся лишь дальнейшим усложнением таковых плоских червей и немертин, и имеющих эктодермальное происхождение, до настоящих мезодермальных органов, так называемых целомо-

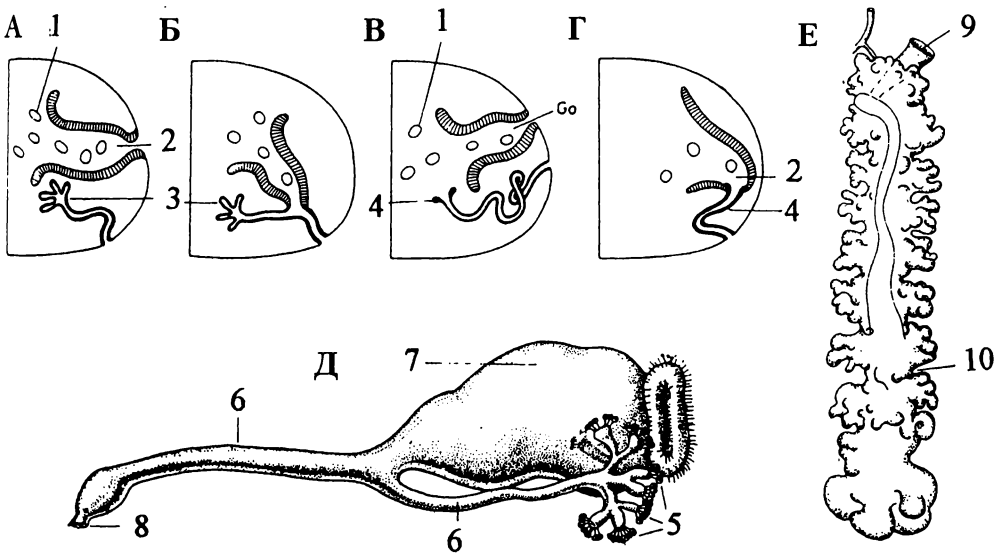


Рис. 67. Схематическое строение экскреторной системы полихет (Hartmann, Schröder, 1993): А – гипотетическая стадия эволюции экскреторной системы: гонодукт и нефридий существуют в целоме независимо друг от друга; Б, Д – экскреторная система Phyllodocidae; гонодукт слит с протонефридием; В – Capitellidae; одновременно в целомическом мешке существуют гонодукт и метанефридий; Г, Е – у большинства полихет; генитальная воронка слита с метанефридием, образуя целомодукт (Е – целомодукт с правой стороны у *Sabella penicillus*); *1* – зрелые яйца; *2* – гонодукт с генитальной воронкой; *3* – протонефридий; *4* – метанефридий; *5* – соленоциты протонефридия; *6* – выводной канал нефридия; *7* – генитальная воронка (гоностом); *8* – нефропор; *9* – воронка метанефридия (нефростом); *10* – пережим в месте прохождения метанефридия через диссепимент

дуктов, служащих не только для экскреции, но и для выведения половых продуктов (рис. 67 А–Г).

В связи с образованием метамерного целома для нефридиев характерно строго метамерное расположение (см. рис. 61, *11–13*: 65, *7, 8*). Но нефромерия (то есть метамерия экскреторной системы) не совпадает с целомерией (то есть метамерией целома). Независимо от особенностей строения нефридия, он состоит как бы из двух частей: пре- и постсептальной. Пресептальная часть в виде клеток с мерцательным пламенем или открытой воронки располагается впереди диссепимента. Отходящий от этой проксимальной части проток прободает диссепимент, выходит в лежащий позади сегмент, где проток прободает покровы, открываясь наружу нефропором, обычно расположенным вентрально у основания параподия.

Протонефридии полихет отличаются от таковых плоских червей и немертин не только метамерностью их расположения, но и строением концевых клеток, которые называются соленоцитами. Проксимальный конец протонефридия несет пучки соленоцитов, выступающих в целом. Отдельный соленоцит состоит из терминальной клетки и трубки, в которой находится длинный жгут. Он прикрепляется к терминальной клетке, а свободным концом обращен в просвет протока протонефридия. Жгут совершает колебательные движения. Стенка трубки образована тонкой мембраной, укрепленной не менее чем 15 ультрамикроскопическими продольными балками. Соленоциты открываются своими трубками в собирательный (нефридиальный) канал. Благодаря движениям жгутов, гонящих жидкость в нефридиальный канал, в трубке постоянно образуется пониженное давление. Это способствует фильтрации целомической жидкости через тонкие мембраны в трубку.

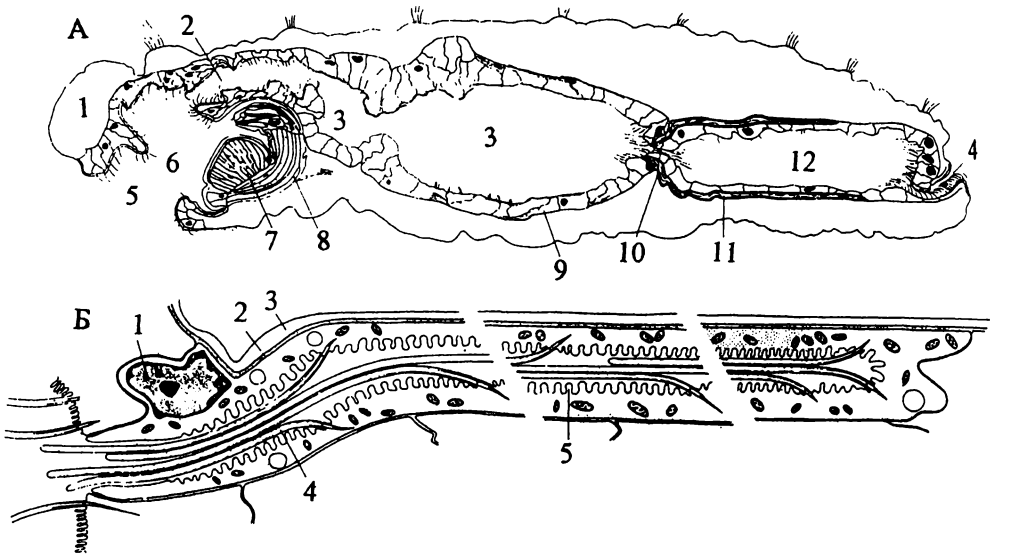


Рис. 68. Экскреторная система *Trochonerilla mobilis* (Nerillidae) (Tzetlin et al., 1992):
А — полусхематический продольный срез через тело: *1* — простомиум; *2* — эзофагус (пищевод); *3* — желудок; *4* — анус; *5* — ротовое отверстие; *6* — фаринкс; *7* — вентральный фарингеальный орган; *8* — мускулатура; *9* — секреторные клетки; *10* — пилорический клапан; *11* — энтеронефридий; *12* — кишечник; Б — схема ультрамикроскопической реконструкции одноклеточного энтеронефридия: *1* — ядро; *2* — экстрацеллюлярная пластинка основного вещества; *3* — целотелий; *4* — ресничка; *5* — микровилли на внутренней поверхности канала энтеронефридия

У ряда групп полихет имеются так называемые цилиофагоцитарные органы, которые представляют собой разные формы сочетания фагоцитарных клеток и комплексов с протонефридиями. Кроме того, существуют формы сочетания протонефридиев и выводных протоков для половых продуктов. Это разнообразные воронки открывающиеся в просвет нефридиального канала.

Конечным этапом в эволюции нефридиев у полихет являются метанефридии Eunicidae и некоторых седентарных полихет, для которых характерно исчезновение соленоцитов, постоянное присутствие широкой мерцательной воронки из целотелия (клеток целомического эпителия).

Размеры метанефридиев и их строение может варьироваться даже у одной особи На передних сомитах они могут быть мельче, увеличиваясь спереди назад, а на сомитах второй половины тела, где развиваются гонады, они начинают превращаться только в целомодукты — выводные протоки гонад. В связи с этим уменьшается количество кровеносных сосудов, оплетающих нефридиальный канал и т. п.

У небольшой группы очень мелких полихет из семейства Nerillidae, обитающих в интерстициали, имеются так называемые энтеронефридии (рис. 68). Это слепо замкнутые трубочки, лежащие в эпителиии энтодермальной кишки и открывающиеся в заднюю часть ее переднего отдела (так называемый желудок). Количество их может достигать 13, хотя, как правило, не превышает шести. Энтеронефридий представляет собой своеобразную вытянутую клетку, которая достигает длины 110–130 мкм и диаметра 3–5 мкм. Внутри она имеет интрацеллюлярный канал. Его внутренняя поверхность несет очень большое количество микровиллей и усажена ресничками Их количество на поперечном срезе достигает 8–10, уменьшаясь позади. Ядро энтеронефридия лежит недалеко от места его впадения в желудок. Высказывается пред

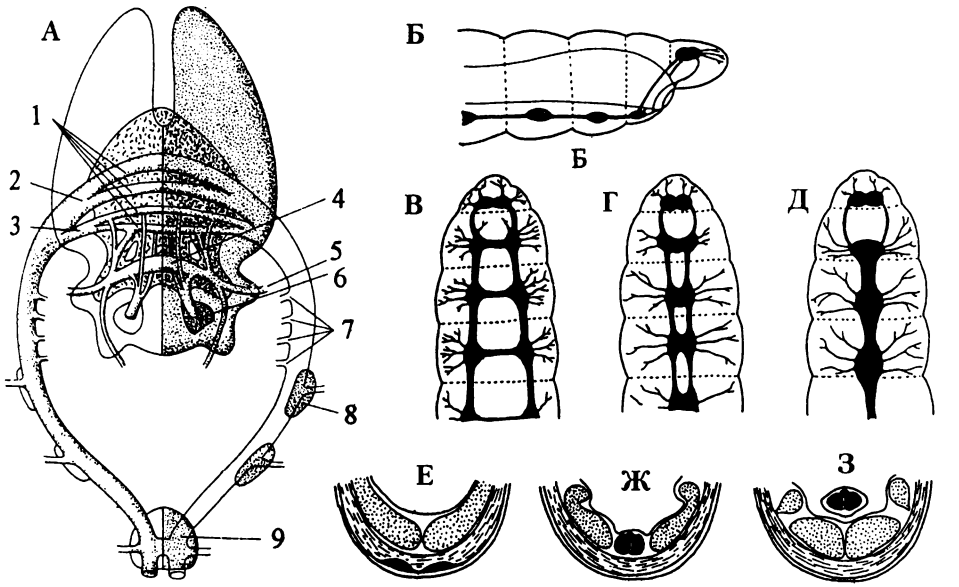


Рис. 69. Нервная система полихет (А — Hartmann, Schröder, 1993; Б—З — Meglitsch, Schram, 1991): А – схема строения головного мозга полихет; с правой стороны схемы-ганглионарные клетки; с левой — проводящие пути (нейропиль); Б — схема строения передних отделов центральной нервной системы полихет, вид сбоку; В—Д — то же, вид сверху у полихет из разных групп (превращение нервной системы лестничного типа в нервную цепочку); Е—З — погружение гиподермального нервного плексуса в целом в процессе эволюции полихет; *1* — комиссуры головного мозга; *2* и *3* — передний и задний глоточные коннективы; *4* — комиссура нухальных органов; *5* — нухальный нерв; *6* — ассоциативный центр; *7* — нервы, иннервирующие кишечник; *8* — ганглии; *9* — подглоточный нервный узел

положение, что появление такой экскреторной системы связано с миниатюризацией тела в связи с переходом в интерстициаль. Это привело к исчезновению кровеносной системы. У самых крупных нериллид имеется простая кровеносная система и метанефридии в качестве экскреторных органов.

У сидячих и грунтовых полихет теряется гомономность нефридиальной системы. Количество нефридиев может редуцироваться. Так, у *Arenicola marina* находят лишь шесть пар метанефридиев, а у Terebellida и Sabellida в передней части имеются только три пары часто гигантских метанефридиев.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Нервная система полихет, как и другие системы органов, сочетает в своем строении черты примитивности с признаками, позволяющими считать ее следующим этапом развития интегрирующих систем организма (рис. 69).

К примитивным чертам строения следует отнести наличие нервного сплетения (плексуса) стенки тела полихет (рис. 69 В, Е). Он представляет собой систему периферических нервных скоплений — «ганглиев», лежащих у основания параподий, пары тонких вентролатеральных нервных стволов, тянущихся по обе стороны основной брюшной нервной цепочки («брюшного мозга» — см. ниже) и многочисленных поперечных волокон, лежащих непосредственно под покровами (субэпителиально). Возникает некое подобие прямоугольной нервной решетки, известной у турбеллярий под названием ортогон. Поверхностное положение плексуса и регулярность его структуры, напоминающей ортогон, — довольно примитивный признак.

С другой стороны, нервная система полихет имеет достаточно высокую степень централизации, что особенно характерно для некоторых ее отделов. К ним относится неметамерно расположенный (в простомиуме) мозг (надглоточный ганглий – рис. 69 А, Б) и метамерно организованная брюшная цепочка («брюшной мозг» – рис. 69 Г, Д). В своем наиболее развитом виде брюшной мозг представляет собой пару мощных нервных стволов, идущих вентрально вдоль всей длины тела параллельно друг другу. Как правило, они сближены между собой вдоль медиальной линии вплоть до слияния в единое анатомическое целое, но у Serpuloidea, например, они довольно заметно удалены друг от друга и благодаря коммиссурам (поперечным нервам) образуют так называемую лестничную форму брюшной цепочки.

Заметно варьируется и ее глубина залегания. У некоторых полихет она лежит субэпителиально (Phyllodocidae, Nephtydidae и др.). Прослеживаются все стадии погружения брюшного мозга из-под покрова в стенку тела, под кольцевую мускулатуру и далее в полость целома у ряда семейств полихет (рис. 69 Е–З).

Структурным элементом брюшной нервной цепочки является так называемый невросомит, то есть набор метамерно повторяющихся нервных комплексов. В основе невросомита (или нейросомита) лежат три пары сегментарных нервов, отходящих от брюшного мозга, часто образующего в каждом сегменте два обособленных скопления нервных клеток (ганглиев), в той или иной степени отделенных от нервных клеток, рассеянных вдоль брюшных нервных стволов (см. рис. 65).

Первая и третья пары сегментарных нервов — кольцевые и преимущественно двигательные; вторая пара, наиболее мощно развитая (средние нервы сомита), обычно не замыкается на спинной стороне и преимущественно чувствительные. По их ходу могут располагаться ганглиеобразные утолщения (в том числе и параподиальные нервные узлы). Для брюшной нервной цепочки полихет характерно наличие гигантских нервных волокон, которые служат для особенно быстрого проведения раздражения (для молниеносного сокращения тела, например, при необходимости укрытия в трубке). Они отходят от гигантских нервных клеток.

Существует много отклонений от такой типовой схемы невросомита, еще раз свидетельствующих о его становлении в пределах класса Polychaeta.

Органы чувств можно разбить на две группы: протостомиальные и органы чувств невросомита.

К первой группе фактически относятся все придатки простомиума. Развитие такого сложного комплекса органов чувств на головной лопасти является важным эволюционным шагом по сравнению с немертинами.

Функционально головные придатки подразделяются на механо- и хеморецепторы. Первые (антенны) расположены на головной лопасти, как правило, дорсально и дорсовентрально. Обычно это одно непарное щупальце, лежащее медиодорсально, и 2–6 парных, располагающихся симметрично справа и слева от него. От этой нормы часты отступления. Может редуцироваться непарное щупальце. У представителей ряда семейств очень изменчиво число парных антенн. Число и длина щупальцев может сильно возрастать у трубкоживущих полихет, у которых они начинают выполнять функцию собирания пищи. Напротив, у переходящих к жизни в грунте антенны редуцируются в размерах и числе, и могут исчезать полностью.

Хеморецепторные щупальца головной лопасти называются пальпами. Они иннервируются от переднего и вентрального отделов головного мозга и располагаются перед ротовым отверстием. Так же, как и антенны, у некоторых форм, они приобретают функцию улавливания и захвата пищевых частиц.

Органы чувств невросомита полихет развиты довольно сильно и их можно разделить на диффузные и в той или иной степени централизованные. К первым относятся изолированно заложенные в покровном эпителии первичные чувствительные клет-

ки. Их дистальный конец в виде тонкого волоска выдается наружу, а проксимальный переходит в чувствительное волокно. Ко вторым — скопления подобных клеток, образующих чувствительные почки покровов.

Кроме того, существуют специальные чувствительные придатки сомитов — спинной и брюшной цирри параподий. Это чисто эпителиальные образования в виде различной длины щупальцеобразных придатков. Лучше всего они развиты у активно подвижных полихет (так называемые Errantia — «бродячие»). У трубко- и грунтоживущих червей (Sedentaria — сидячих) они редуцируются, сохраняясь лишь на немногих сомитах переднего конца тела. Они сочетают чувствительную и железистую функции.

Очень своеобразные спинные цирри развиваются у полихет Phyllodocidae, Aphroditidae и Polynoidae. У первых они представляют собой значительных размеров железистые пластинки, располагающиеся на основании, в которое заходит небольшой выступ целома. Они, кроме прочего, выполняют защитную функцию. У Aphroditidae более или менее правильно чередуются по длине тела обычные спинные цирри и цирри, превращенные в защитные кутикулярные пластинки, прикрывающие двумя рядами спинную сторону тела — элитры. Спинные цирри выполняют функцию механорецепторов, воспринимающих колебания среды. Таким хищным ночным полихетам, как *Harmothoe* (Polynoidae), они помогают при охоте на добычу.

У седентарных полихет в первом щетинконосном сомите над щетинковым мешком нотоподия имеются своеобразные статические органы — статоцисты. Обычно развивается одна пара. Как правило, это пузырьки эктодермального происхождения, выстланные мерцательным чувствительным эпителием и содержащие посторонние частицы.

Особенно богато снабжена органами чувств головная лопасть. В зависимости от образа жизни их набор, степень развития и дифференцировка сильно варьируются.

К хеморецепторам относятся затылочные или нухальные органы. Обычно это пара мешкообразных выпячиваний покрова, расположенных по задней границе головной лопасти дорсально, справа и слева от средней линии тела. Гистологически они состоят из комплекса поддерживающих и железистых клеток, располагающихся между ресничными клетками, у основания которых образуются синапсы с нервными окончаниями клеток мозга. У ряда полихет эти органы могут выпячиваться и втягиваться.

К хеморецепторам относятся также и пальпы, покрытые диффузно рассеянными или образующими скопления чувствительными клетками. У седентарных полихет пальпы могут редуцироваться (грунтоживущие черви). С другой стороны, у них могут образовываться длинные, щупальцевидные, часто вторично разветвленные придатки, также называемые пальпами. В них могут заходить выросты целомической полости.

Антенны, развивающиеся, как придатки простомиума, несут тактильную функцию.

Светочувствительные органы и органы зрения (глаза) имеются у большинства полихет. У них наблюдаются все переходы от простых светочувствительных пигментных пятен к сложным камерным глазам со способностью к аккомодации. У эррантных и отдельных седентарных форм чаще всего два или четыре глаза лежат на простомиуме. У Fabricia, плавающей и ползающей задом наперед, два глаза имеются на пигидиуме. У некоторых Opheliidae и Capitellidae светочувствительные органы развиваются сегментарно по бокам тела, у некоторых трубкоживущих Sabellidae — на концах щупальцев в различных количествах.

Самые сложно устроенные и эффективные глаза обнаружены у хищных планктонных Alciopidae. Глаза сидячие, связаны между собой пучками мышц, позволяющими им менять положение. Полость камеры глаза заполнена стекловидным телом, в котором располагается сферическая линза — хрусталик, толщина которого может меняться. Такой глаз способен к картинному зрению и созданию резкого изображения объектов на различном удалении от животного.

Органы чувств головной лопасти иннервируются головным мозгом, который у полихет служит не только для связи с органами чувств головы, но и играет роль самостоятельного центра, который регулирует деятельность всей нервной системы туловища. Как норма, он располагается в головной лопасти. Дорсально и с боков он обычно не отделен от покровного эпителия, тогда как снизу подстелен субэпителиальной пограничной пластинкой. Он формируется в эмбриогенезе из материала теменного органа трохофоры, который представляет собой пару вентролатеральных скоплений нервных клеток. Они образуют надглоточный ганглий взрослого червя.

Объем мозга сильно варьируется. У эррантных крупных Aphroditidae суммарное количество клеток мозга доходит до 14 тысяч клеток, а у *Polydora ciliata* — седентарной формы (Spionidae) — едва достигает 800.

У многих свободноживущих видов с высокоразвитыми органами чувств мозг подразделяется на три или четыре отдела. Передние отделы обслуживают пальпы, средние — антенны и глаза, а задние — нухальные органы. От мозга отходят окологлоточные коннективы, охватывающие глотку с боков и обычно располагающиеся в стенке тела или мускулатуре. Далее вентрально они переходят в коннективные (продольные) стволы брюшной цепочки.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

Полихеты преимущественно раздельнополые животные, хотя есть группы, в которых развиваются различные формы гермафродитизма. Эти явления наблюдаются у сидячих и сверлящих форм. Характерная черта репродуктивной системы полихет — ее тесная связь с целомом. Как правило, половые продукты на разных стадиях их образования обнаруживаются в целоме определенных сомитов при наличии диссепиментов (см. рис. 65). Или, при их отсутствии — в общей полости. Половая функция целома настолько ярко выражена, что это дало основание некоторым морфологам выдвинуть гипотезу о происхождении целома из полости гонад (так называемая «гоноцельная теория», см. выше).

Гонады полихет представляют собой большие или меньшие скопления половых клеток. Они дифференцируются с приближением половой зрелости червя и на первых этапах развития почти неотличимы от клеток целотелия. При исследовании достаточно продвинутой в развитии гонады видно, что она лежит непосредственно под целотелием, прикрывающим ее тонкой пленкой.

В передней части тела гонады у полихет не развиваются. Обычно они появляются не ближе шестого сомита. У сидячих полихет, для которых характерно появление грудного и брюшного отделов, разделенных перегородкой — диафрагмой — гонады лежат позади нее.

Довольно сильно варьируется и расположение гонад в пределах сомита. Гонада может формироваться в виде гроздьевидной массы клеток на задней поверхности диссепимента, недалеко от нефридиев и поперечных кровеносных сосудов, но без связи с ними. У *Polygordius*, например, гонада располагается на самом нефридии и вторично к ней подходит кровеносный сосуд. У многих полихет гонады развиваются непосредственно на слепых отростках поперечных кровеносных сосудов.

Так же разнообразны анатомические структуры и способы, используемые для выведения половых продуктов. Наличие выводных протоков не является обязательным. У ряда семейств они отсутствуют. Здесь половые продукты выводятся наружу через разрыв стенки тела или отрыванием содержащего их заднего участка тела. У прочих полихет наблюдаются все переходы от использования нефридиев в качестве выводных протоков до развития настоящих гонодуктов в виде широких воронок с коротким протоком (Capitellidae).

Словом, и для репродуктивной системы полихет присущ неустоявшийся характер. Она выделяется своей простотой и объединением с целомом и с экскреторной

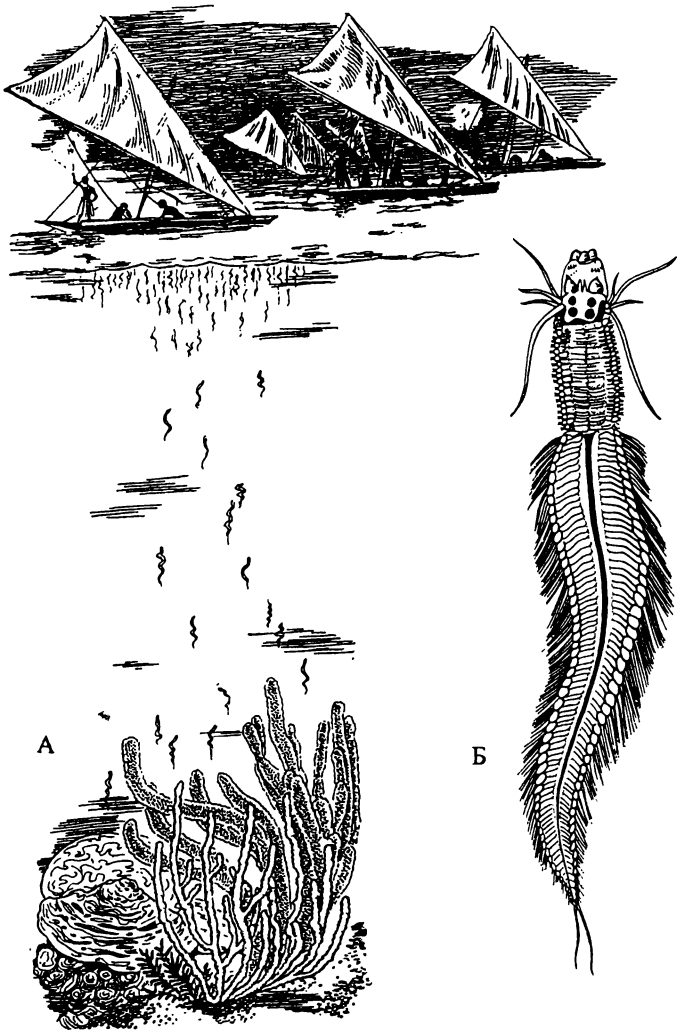


Рис. 70. Размножение полихет (Свешников, 1968; Hartmann, Schröder, 1993):
А — охота на палоло; Б — эпитокная стадия *Nereis irrorarta*

системой, в результате чего возникает широкий спектр урогенитальных анатомических структур.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Половой диморфизм, как правило, у Polychaeta не выражен. Наиболее известные случаи такового — эпитокные стадии полихет из семейств Nereidae и Syllidae. Половой диморфизм возникает лишь у половозрелых особей, готовящихся к нересту (рис. 70 Б). В этом случае передняя (атокная) часть тела полихеты, лишенная гонад, отличается и по строению параподий, которые, как правило, развиты слабее, и по окраске тела. Последнее обусловлено цветом половых продуктов, просвечивающих сквозь полупрозрачные покровы тела. Это приводит к появлению полового димор-

физма, так как половые продукты самцов и самок окрашены по-разному. Задняя часть тела, кроме окраски, характеризуется большей толщиной, сильнее развитыми параподиями и называется эпитокной (рис. 70 Б).

Известны у полихет и сложные формы гермафродитизма (протерандрический, когда особь сначала функционирует, как самец, а потом превращается в самку, и протерогинический, демонстрирующий обратное явление). У немногих видов (например, *Typosyllus vivipara*) наблюдается партеногенез, связанный с живорождением. Очень редко, но встречается бесполое размножение (вегетативное), которое фактически представляет собой разновидность регенерации полной особи после автотомии, то есть потери участка тела.

Самый простой способ размножения — откладка яиц непосредственно в воду, где происходит их наружное оплодотворение и из них развиваются пелагические личинки, более или менее долгое время существующие в толще воды и способные к активному питанию. Низкая эффективность наружного оплодотворения требует образования больших скоплений нерестящихся особей в толще воды. Благодаря этому образуются огромные количества зрелых яиц и спермиев. Это приводит к возникновению эффекта так называемого «палоло», когда достигшие зрелости самцы и самки донных форм или части их тел, в которых развиваются половые продукты, в огромных количествах поднимаются к поверхности воды и нерестятся в ее толще все вместе. Это требует строгой регуляции сроков созревания половых продуктов, что достигается выделением в воду специальных веществ (феромонов) и приуроченностью к факторам среды, не связанным с погодой (фазы луны).

Наиболее ярко это явление выражено у *Eunice viridis*, которого жители Полинезии называют «палоло» (рис. 70 А). У него и у близкого ему вида из Атлантического океана *E. schemacephala* в стаи собираются лишь переполненные половыми продуктами оторвавшиеся эпитокные задние части тела, тогда как атокные передние остаются в щелях кораллового рифа. К следующему сезону размножения они регенерируют новые задние концы тела.

Эпитокные задние концы скапливаются на поверхности в таких неимоверных количествах, что аборигены Самоа черпают их из воды корзинками тысячами. Это местное лакомство. В течение многих поколений жители этих мест точно научились определять время очередного роения. У *E. viridis* оно совпадает с последней четвертью луны через 12 или 13 лунных месяцев (разница в 353 или 382 дня вызвана смещением времени наступления прилива).

Эпитокность формируется с наступлением половозрелости у представителей многих семейств и выражается в перестройке всего тела или его части. При этом, например, гипертрофируются параподии, которые превращаются в крупные плавники для плавания в толще воды. У *E. viridis* на брюшной стороне заднего, эпитокного конца, появляются даже брюшные глаза, а стенка тела становится прозрачной. После этого цвет этих участков тела у самок определяется цветом ооцитов, приобретая, в конце концов, голубовато-зеленый или голубой цвет. У самцов из-за окраски сперматоцитов задняя часть тела сначала желтая до оранжевого, а у зрелых особей — темно-коричневая. Так возникает половой диморфизм. У некоторых червей оторванные задние концы тела могут регенерировать голову.

Наряду с этим простейшим способом размножения у червей обнаружены и другие, вплоть до копуляции и внутреннего оплодотворения. Донные виды могут формировать кладку и коконы для яиц. Самки *Chitinopoma serrula* (Serpulidae) строят на устье своих известковых трубок до пяти пузыревидных выводковых камер.

У небольшого числа видов полихет обнаружено живорождение. Эмбрионы развиваются внутри материнского тела в целоме или в маткоподобном расширении нефромиксий (*Ophryotrocha puerilis siberti* и некоторые другие).

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Дробление яйца полихет полное и неравномерное. Сначала двумя последовательными меридиональными делениями яйцо рассекается на четыре приблизительно одинаковых бластомера: A, B, C и D. Бластомер B отвечает будущей брюшной, а D – будущей спинной сторонам зародыша. Затем эти четыре клетки делятся наклонной бороздой на четыре мелкие верхние (анимальные) и четыре нижние крупные (вегетативные) клетки. Получается, как говорят эмбриологи, квартет микромеров и квартет макромеров. Микромеры, смотря по их происхождению от того или иного макромера, обозначают, как 1a, 1b, 1c и 1d, макромеры — 1A—1D. Дальнейшее дробление состоит в последовательном отделении от макромеров по направлению к анимальному полюсу вслед за первым еще второго, третьего и четвертого квартетов микромеров; при отделении каждого нового квартета клетки ранее образовавшихся квартетов тоже делятся.

Важная особенность отделения микромеров заключается в изменении направления веретена деления: анимальный конец его отклоняется то по ходу часовой стрелки, то против нее, если наблюдение вести с анимального полюса яйца. Если при образовании первого квартета ядерные веретена в бластомерах наклонены в одну сторону, то при отделении второго квартета они все оказываются отклоненными в другую, и т. д. Вследствие этого верхние продукты деления ложатся каждый раз не прямо над нижними, а несколько чередуясь с ними, как бы в шахматном порядке. Например, микромер 1a лежит не целиком над макромером 1A, но отчасти налегает и на соседний макромер 1B. Такое дробление называется спиральным, так как если во время деления микромера мысленно продолжить ось ядерного веретена по сферической поверхности яйца, получится спиральная линия.

Уже на ранних стадиях дальнейшая судьба каждого бластомера точно предопределена. В общем, первые три квартета микромеров идут на образование эктодермы личинки, один из микромеров четвертого квартета — потомок клетки D, обозначаемый 4d, производит целомическую мезодерму, а остальные микромеры четвертого квартета и все макромеры дают энтодерму. Ввиду такого раннего определения дальнейшего развития бластомеров дробление кольчатых червей называют детерминативным. В результате дробления получается шаровидная бластула, из которой посредством погружения внутрь бластоцеля группы крупных энтодермальных клеток образуется гаструла. Бластопор гаструлы помещается на ее вегетативном полюсе. Затем бластопор вытягивается по одной из сторон гаструлы (будущей брюшной) к ее экватору, а сзади замыкается. Его передняя часть превращается в ротовое отверстие. На нижнем полюсе зародыша образуется порошица. Постепенно зародыш превращается в характерную для полихет личинку — трохофору.

Трохофора — типичная планктонная личинка (рис. 71 A), плавающая при помощи ресничек. Тело ее имеет более или менее шаровидную или яйцевидную форму. На переднем (анимальном) полюсе личинки развивается чувствительный теменной султан длинных ресничек, сидящих на группе эктодермальных клеток — теменной пластинке. По экватору личинки расположен характерный предротовой венчик ресничек — прототрох. Иногда позади рта развит менее мощный послеротовой венчик. Кишечник начинается ртом посредине брюшной стороны личинки и заканчивается порошицей на ее заднем полюсе и состоит из трех отделов, причем передняя и задняя кишка образуются впячиванием эктодермы, а средняя кишка формируется из энтодермы. Между кишечником и стенкой тела находится первичная полость тела, пересекаемая тонкими мышечными волокнами. По бокам кишечника лежит пара маленьких протонефридиев.

Мезодермальные органы личинки (главным образом мускульные волокна) развиваются из нескольких клеток, лежащих у краев бластопора и называемых мезенхимой. Другой мезодермальный зачаток представлен двумя крупными мезодермальны-

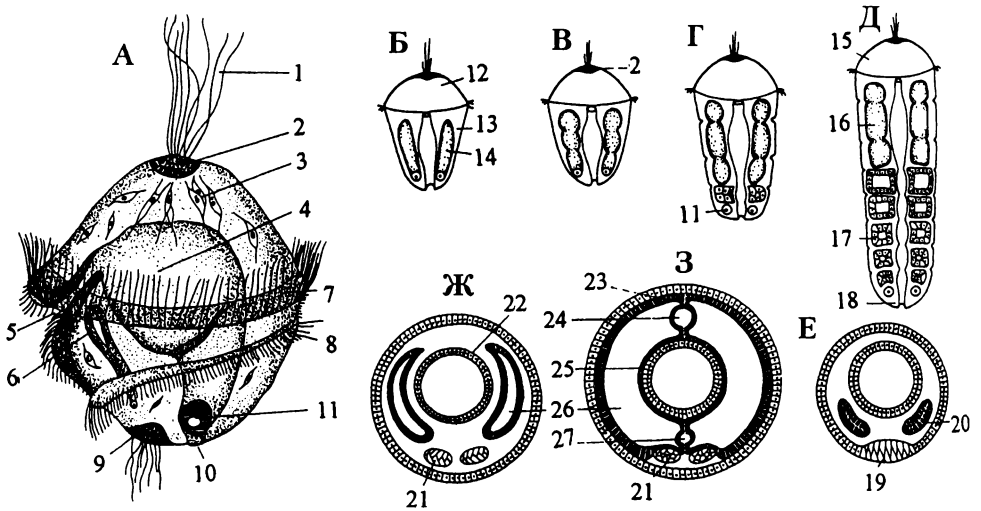


Рис. 71. Трохофора и метаморфоз полихет (Hartmann, Schröder, 1993):
А — трохофора *Polygordius*, вид сбоку; Б–Д — разные стадии развития трохофоры (Б — появились нерасчлененные мезодермальные полоски, на заднем конце видны мезотелобласты; В — образуются ларвальные сегменты; Г — метатрохофора: появились первые постларвальные сегменты, отделившиеся от мезотелобластов; Д — стадия молодого червя с образующимися целомическими мешками); Е–З — схема поперечного среза через трохофору (Е — мезодермальные полоски и нервный зачаток в виде разрастания эктодермы, еще не отшнуровавшийся от покровов; Ж — ларвальные целомические мешки и нервные стволы, уже отчленившиеся от покровов; З — целомические мешки, состыковавшиеся между собой и образовавшие мезентерий); *1* — теменной султан ресничек; *2* — теменная пластинка; *3* — мезенхимная мускулатура; *4* — кишечник; *5* — ротовое отверстие; *6* — протонефридий; *7* — прототрох; *8* — метатрох; *9* — телотрох; *10* — анальное отверстие; *11* — мезотелобласт; *12* — эписфера; *13* — гипосфера; *14* — мезодермальные полоски; *15* — простомиум; *16* — ларвальный целом; *17* — постларвальный целом; *18* — пигидий; *19* — зачаток брюшного отдела нервной системы; *20* — мезодермальная полоска; *21* — нервные стволы; *22* — кишечник; *23* — мезентерий; *24* — дорсальный сосуд; *25* — перитонеум; *26* — целом; *27* — вентральный сосуд

ми клетками — первичными мезобластами (иногда их называют телобластами) — потомками бластомера 4d, лежащими по бокам от кишечника.

После некоторого периода планктонной жизни у трохофоры начинается метаморфоз. Заднее (вегетативное) полушарие личинки значительно вырастает в длину и подразделяется сразу на несколько (7, 9–13) сегментов (рис. 71 Б, В). На сегментах развиваются параподии и щетинки. К этому времени обе первичные мезодермальные клетки, усиленно размножаясь, дают два лежащих по бокам кишечника клеточных тяжа — мезодермальные полоски. Вскоре под влиянием наружной сегментации мезодермальные полоски расчленяются на парные группы клеток, так что в каждом сегменте оказывается своя пара мезодермальных клеточных зачатков (рис. 71 Г, Д). Последние сначала компактны, затем в них появляется полость — зачаток вторичной полости тела, а ограничивающая ее клеточная стенка есть стенка целомического мешка. В каждом сегменте, таким образом, развивается пара целомических мешков. В процессе метаморфоза часть клеток теменной пластинки трохофоры погружается под покровы и образует головной мозг. На брюшной стороне в виде парного валика эктодермы закладываются брюшные нервные стволы (рис. 71 Е–З). В дальнейшем они вступают в связь с головным мозгом при помощи окологлоточных коннективов. Из эктодермы развиваются и органы чувств — глаза, пальпы.

Так из несегментированной, первичнополостной трохофоры формируется следующая личиночная стадия — метатрохофора, характеризующаяся сегментацией и

метамерным целомом. Тело сформированной метатрохофоры состоит из головной лопасти (простомиума), нескольких сегментов и маленькой анальной лопасти (пигидиума) с порошицей на конце. Головная лопасть представляет собой почти не изменившееся переднее предротовое полушарие трохофоры, а анальная лопасть — самый нижний участок трохофоры, лежащий позади уровня первых мезодермальных клеток. Оба эти отдела тела метатрохофоры по природе резко отличаются от сегментов туловища. Существенная особенность сегментов метатрохофоры заключается в том, что все они возникают одновременно. Поскольку эти сегменты сформировались еще у личинки, они называются ларвальными (личиночными).

Метатрохофора некоторое время плавает или ведет донный образ жизни, не меняясь существенно, а затем испытывает дальнейший метаморфоз. На переднем крае анальной лопасти образуется зона роста, клетки которой непрерывно размножаются. Область, лежащая впереди нее, состоит из быстро растущих еще не дифференцированных тканей. В этой зоне формируются новые сегменты и последовательно один за другим отделяются по направлению кпереди. Процесс продолжается до тех пор, пока не образуется столько сегментов, сколько их у взрослого червя. Иногда первичные мезодермальные клетки сохраняются в зоне роста и дают начало мезодермальным полоскам. Чаще, однако, эти клетки целиком расходуются на образование целомической мезодермы метатрохофоры, и мезодермальные полоски образуются за счет размножения эктодермальных клеток зоны роста. От мезодермальных полосок последовательно отделяются парные зачатки целомических мешков. Каждый вновь образующийся сегмент получает свою пару таких зачатков, из которых развиваются его целомические мешки, разрастающиеся по бокам кишечника кверху и книзу, постепенно вытесняя собой первичную полость тела. Наконец, правый и левый мешки в каждом сегменте встречаются над и под кишкой по спинной и брюшной линиям, а следующие друг за другом пары мешков тоже соприкасаются своими передними и задними стенками. Наружным кожно-мускульным листком подстилает эктодерму, а внутренние граничат с кишечником.

Производные мезодермы таковы: из кожно-мускульного листка целомических мешков происходит мускулатура тела, из кишечно-мускульного — мускулатура кишечника. Кроме того, за счет стенок целомических мешков формируется перитонеальный эпителий и половые воронки (целомодукты).

Важным для понимания организации кольчатых червей, так же, как и других групп, берущих от них начало, является двойственность сегментов, входящих в состав тела этих животных. В процессе метаморфоза сперва образуются сегменты метатрохофоры, затем формируются все остальные. Это явление было открыто крупнейшим советским эмбриологом П. П. Ивановым, разработавшим стройную теорию двойственного происхождения метамерии. Именно П. П. Ивановым немногочисленные сегменты метатрохофоры названы ларвальными (то есть личиночными) в отличие от образующихся позднее постларвальных сегментов. Ларвальные сегменты характеризуются рядом существенных особенностей: они образуются одновременно, причем сегментация начинается с наружных органов; в них отсутствуют половые железы и половые воронки, а иногда отсутствует и метамерность целома. Напротив, при образовании из зоны роста постларвальных сегментов прежде всего сегментируется мезодерма, образуются кровеносная система, половые железы и половые воронки.

Следовательно, тело взрослого животного состоит из различных по происхождению отделов: 1) головной лопасти или простомиума, представляющей собой видоизмененное переднее полушарие трохофоры; 2) нескольких ларвальных сегментов; 3) многочисленных постларвальных сегментов и 4) анальной лопасти или пигидиума, происходящей из самого заднего участка трохофоры. Несмотря на внешнюю гомономность метамерии у таких червей, их тело состоит из сомитов разного проис-

хождения, то есть фактически гетерономно. Это явление называется первичной гет рономностью метамерии, а подразделение постларвального тела полихеты на тагм приводит к появлению вторичной гетерономности.

ЭКОЛОГИЯ

Узкие рамки учебника не позволяют подробно описать все богатство адаптаци которые демонстрируют многощетинковые черви. Это исключительно водные, пр имущественно морские животные. Они заселяют океан от приливно-отливной п лосы (литорали) до абиссали. Лишь единичные виды сумели освоить сушу. Сред них можно назвать *Parergodrilus heideri*, обитающий в опавшей листве буковых лес Европы от Северной Германии до северной Югославии, или *Namalycastis abuima Nereis vitabunda* с Суматры, ведущие роющий образ жизни. Второй вид может поп даться на расстоянии до 50 км от побережья.

Наибольшая глубина, на которых обнаружены многощетинковые черви – с 10 160 до 10 730 м. На глубинах более 6000 м обнаружены представители семи отр дов, 26 семейств и 50 родов, насчитывающие около 100 абиссальных видов. Больша часть полихет обитает при океанической солености. Чем сильнее опреснение, те меньшее количество видов полихет встречаются в сообществах. Так, в Балтийско море известно около 10 видов.

Ряд видов полностью адаптировались к жизни в пресных водах, как, наприме *Manayunkia baikalensis*. В то же время близкая ей *M. caspica* живет в несколько опре ненных Черном и Каспийском морях, *M. aestuarina* — на Мурмане и в речных устья северо-западной Европы. Еще один вид этого рода — *M. speciosa* — живет в опресне ных водах Северной Америки.

В Мировом океане полихеты заселили практически все биотопы дна и пелаги ли — от интерстициали до гидротермальных оазисов океанических рифтовых зон. И можно грубо разбить на три кру ные экологические группы, две и которых донные, и одна — пелаг ческая.

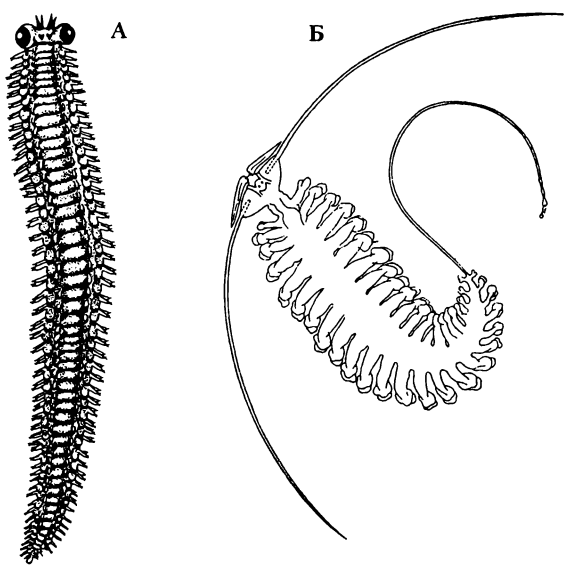


Рис. 72. Пелагические полихеты (Ушаков, 1955, Hartmann, Schröder, 1993):
А — *Alciope* sp. (Alciopidae); Б — *Tomopteris renata* (Tomopteridae)

Пелагические полихеты д статочно хорошо отделены и та сономически. Большинство их о носится к семействам Alciopida Lopadorhynchidae, Iospilida Pontodoridae, Typhloscolecida Tomopteridae (рис. 72). Отдельны пелагические виды встречаютс и в других семействах полихе В некоторых семействах (н пример, у упоминавшихся выш Nereidae) черви ведут пелагиче кий образ жизни лишь на опред ленных этапах онтогенеза (напр мер, в период размножения), ил же в пелагиаль переходит эпито ная часть червя, тогда как атокна остается на дне.

Голопелагические (то есть об лигатно пелагические) виды, ка правило, слабо окрашены ил

прозрачны, как стекло (например, Tomopteridae), характеризуются гипертрофированными параподиями (Tomopteridae) или листовидно разрастающимися циррями (Alciopidae). У последних чрезвычайно сложно устроены глаза, имеющие хорошо развитую камеру глаза и хрусталик. В Курило-Камчатском желобе, например, пелагические полихеты встречены вплоть до глубин 7000 м, причем на самых больших глубинах их биомасса составляла 6,5 % от общей биомассы мезопланктона.

Донных полихет традиционно подразделяют на две группы, которым ранее придавали статус подклассов. Это Errantia (или бродячие) (рис. 73) и Sedentaria (или сидячие) (рис. 74). В настоящее время считают, что обе группы объединяют неродственных полихет, сходство между которыми обусловлено сходством общих условия существования.

Эррантные формы морфологически и анатомически наименее изменены по сравнению с исходным планом организации. Они имеют практически гомономно метамерное тело. Среди них широко распространены хищные формы (многие представители семейств Amphinomidae, Polynoidae, Sigaionidae, Phylodocidae, Syllidae, некоторые виды рода *Nereis*).

Седентарные формы, напротив, всегда изменены в той или иной степени. Именно у седентарных полихет наблюдается далеко идущий тагмозис, вызванный тем, что происходит разделение физиологического труда между отдельными частями тела и превращение их в отделы, видоизмененные в связи с выполняемыми каждым отделом тела функциями. Седентарных полихет можно грубо разделить на две основные группы. К одной из них можно отнести собственно сидячие формы, ведущие прикрепленный образ жизни, а ко второй — зарывающиеся формы. Большинство из них питаются детритом, то есть полуразложившимися органическими остатками с поселившимися и перерабатывающими их бактериями. Зарывающиеся, среди которых наиболее известен пескожил *Arenicola marina*, питаются захороненным в грунте детритом.

У многих сидячих форм развиваются кроны щупальцев, выполняющие функцию жабер, но, главным образом, создающих мощную крону, улавливающую оседающие в воде мельчайшие организмы и органическую взвесь (Sabellidae). Некоторые

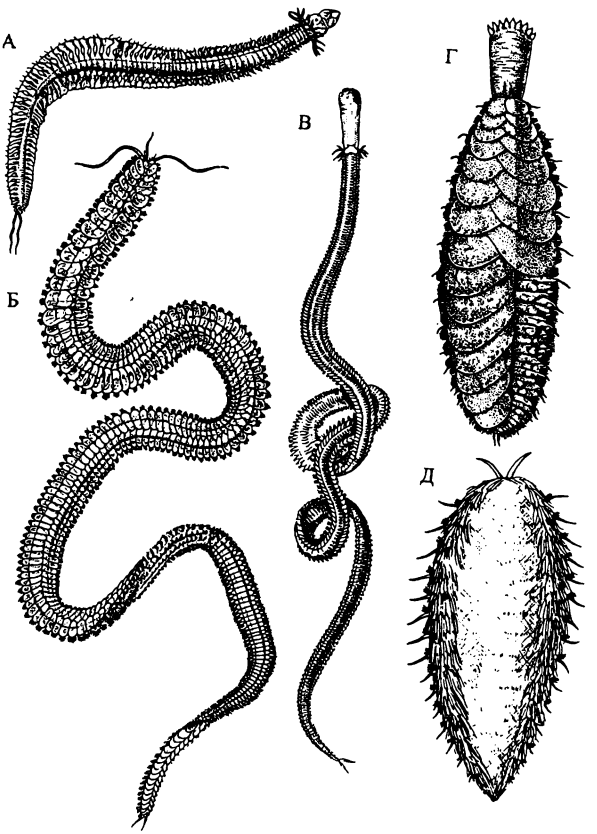


Рис. 73. Эррантные полихеты (Ушаков, 1955, Hartmann, Schröder, 1993):
А — *Nereis japonica* (Nereidae); Б — *Leanira areolata* (Polinoidae); В — *Phyllodoce groenlandica* (Phyllodocidae); Г — *Eunoe nodosa* (Polinoidae); Д — *Aphrodita aculeate* (Aphroditidae)

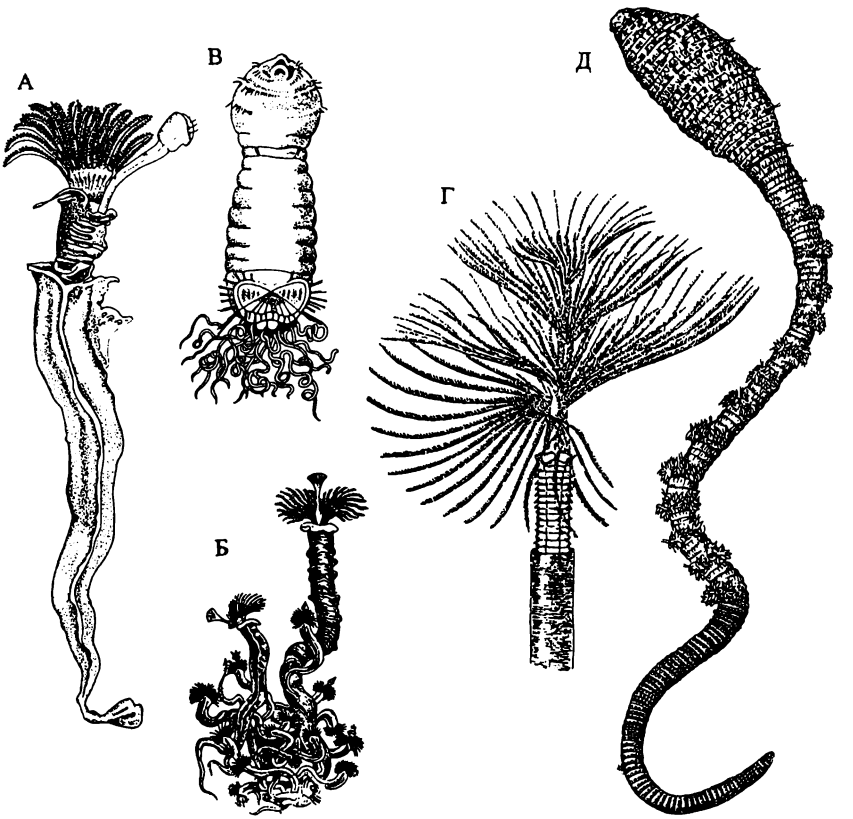


Рис. 74. Седентарные полихеты (Ушаков, 1955, Hartmann, Schröder, 1993):
А — *Pomatoceros* (Serpulidae); Б — колония червей из сем. Serpulidae; В — *Sternaspis* sp. (Sternaspidae); Г — *Spirographis* (Sabellidae); Д — *Arenicola marina* (Arenicolidae)

виды отлавливают органические частицы с помощью специальной слизистой сети, вырабатываемой специальными железами. Такой способ питания присущ, например, *Chetopterus variopedatus* (сем. Chaetopterdae) (рис. 75).

Этот вид живет в U-образных кожистых трубках, которые образуются из застывающего секрета слизистых желез. Длина червя достигает 25 см, а трубки — 50 см. Она снабжена на обоих концах суженными по сравнению с диаметром трубки отверстиями. Червь лежит в трубке, прижимаясь брюшной стороной тела к вогнутой стенке трубки. Животное растопыривает мощные крыловидные нотоподии первого сегмента среднего отдела тела, усаженные ресничками, по направлению к стенкам трубки и вырабатывает мешковидную слизистую сеть. Она тянется назад вдоль продольной дорсальной ресничной бороздки до модифицированных параподий следующих сегментов. Благодаря водяному потоку, образованному биением 3–5 параподий этого отдела тела или перистальтическим движениям всего тела червя, пищевые частицы попадают в трубку и улавливаются слизистой сетью. Когда количество пищи достигает определенной величины, сеть вместе с пищей транспортируется к ротовому отверстию вдоль дорсальной ресничной бороздки. После этого цикл, длящийся около 15 минут, повторяется.

Многие седентарные полихеты вырабатываю трубки, сильно варьирующие по составу и величине. Среди них имеются слизистые, кожистые, агглютинированные из

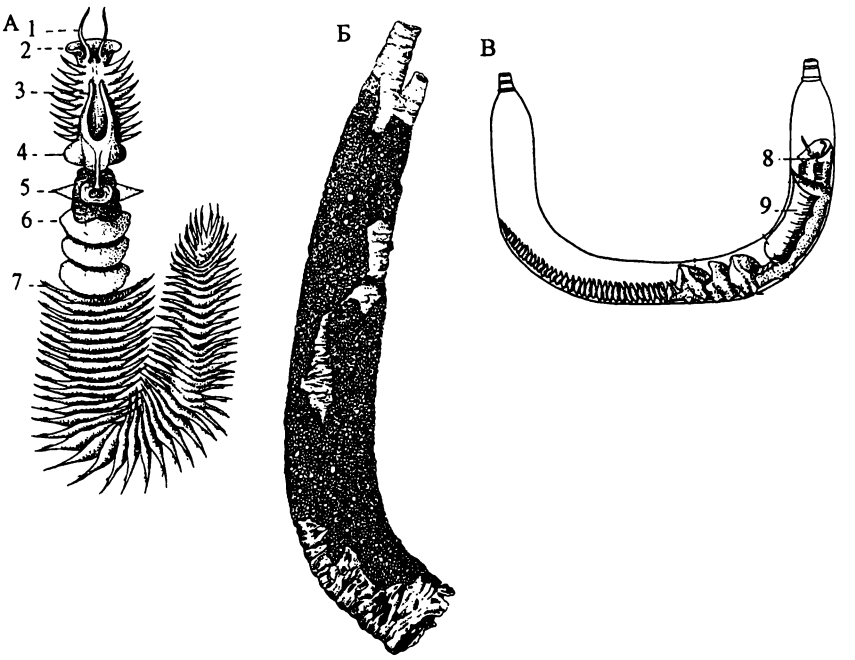


Рис. 75. Трубкоживущая полихета *Chaetopterus variopedatus* (Chaetopteridae) (Ушаков, 1955, Hartmann, Schröder, 1993):
А – общий вид; Б — внешний вид трубки; В — положение в трубке; *1* — пальпы; *2* — нижняя губа; *3* — слизеобразующие придатки; *4* — сегмент среднего отдела тела с длинными крыловидными нотоподиями; *5* – сегмент среднего отдела тела со сросшимися параподиями, несущими многочисленные гребенчатые щетинки; *6* — последние сегменты среднего отдела тела, образующие подобие дорсально лежащих присосок; *7* — параподии заднего отдела тела; *8* — ротовое отверстие; *9* — слизистая сеть

мельчайших песчинок (*Pectinaria coreni*), но наиболее обычны известковые трубки Serpulidae. Мелкие представители этого семейства из рода *Spirorbis* очень многочисленны в наших северных морях. А некоторые виды образуют такие большие и длительно существующие поселения (колонии индивидуумов), в результате образуются известняки, так называемые серпулиты.

Среди полихет имеется много комменсальных видов, большинство из которых принадлежат к семейству Polinoidae, хотя отдельные виды-комменсалы встречаются и во многих других семействах. Сравнительно небольшое количество видов ведут паразитический образ жизни.

СИСТЕМАТИКА

Многощетинковые черви — исключительно богатая по видовому составу и разнообразная по морфологическим характеристикам группа преимущественно морских беспозвоночных. Очень важная причина такого многообразия — большое количество степеней свободы у двух основных модулей, определяющих своеобразие организации этой группы: модуля, обеспечивающего добычу пищи, и опорно-двигательного модуля. Благодаря этому, видимо, произошла крайне ранняя радиация полихет, а также сохранился общий неустановившийся план организации, предлагающий большое количество вариаций, некоторые примитивные (архаичные) особенности морфологического характера, которые иногда проявляются в различных комбинациях в весьма различных семействах.

Это дополнилось широким кругом параллелизмов, из-за чего, например, долгое время выделяли в качестве отдельных подклассов активноподвижных (Errantia) и сидячих (Sedentaria) полихет. Сейчас ясно, что это подразделение отмечает наличие двух групп наиболее характерных жизненных форм полихет. Одно время в качестве класса выделяли Archiannelida, куда попали и действительно архаичные формы, и вторично упрощенные в результате обитания в интерстициали, а также группы, в настоящее время вообще выведенные из Polychaeta в связи с обнаружением некоторых специфических особенностей их строения (например, Dinophilida, в анатомии которых нашли общие черты строения с моллюсками). Выведены из полихет и такие группы, как Oweniida (введена в тип Pogonophora) и Poeobiida (считают, что эта группа относится к типу Echiurida).

В настоящее время в классе Polychaeta насчитывают 21 отряд с 76 семействами. Среди них по размерам выделяются отряды Phyllodocida с 27 семействами и Eunicida с 9 семействами.

☐ Класс Myzostomida

В класс Myzostomida входят около 150 видов животных, с первого взгляда совершенно не похожих на других представителей типа Annelida. Это обусловлено тем, что они являются комменсалами, экто- или эндопаразитами различных иглокожих. Самый крупный из них *Protomyzostomum polynephris* имеет длину тела около 3 см, а самый мелкий представитель класса не превышает 0,5 мм. У большинства видов длина тела варьируется между 2 и 5 мм.

В зависимости от формы тела мизостомиды можно разделить на три группы. Представители одной имеют дисковидное тело, с первого взгляда даже вызывающее впечатление радиальности строения, а второй — вытянутое вдоль продольной оси тело с хорошо выраженной билатеральной симметрией. И те и другие дорсовентрально уплощены. Черви из рода *Asteromyzostomum* асимметричны, с характерным фестончатыми боковыми и задним краями тела. Это вызвано их паразитированием в амбулакральной борозде морских звезд (рис. 76).

Мизостомиды подразделяются на два отряда: Pharyngidea и Proboscidea, отличающихся рядом морфологических и анатомических особенностей. Одно из главных – наличие узкого трубчатого переднего отдела тела (интроверта — Proboscidea: рис. 76 Б). Pharyngidea, как правило, имеют вид короткого, широкого червя (рис. 76 А, В).

Простомиум, образующийся из эписферы трохофоры, снаружи не заметен. У Proboscidea он, вместе с перистомиумом, служит частью интроверта — хоботкоподобного переднего отдела тела, вместе с находящимися в нем ротовым отверстием, мускулистой глоткой и надглоточными ганглиями. У Pharyngidea простомиум слит с туловищем. Рот располагается на интроверте терминально или вентрально вблизи переднего конца тела. У *Asteromyzostomum* рот окружен своеобразными втяжными щупальцами, служащими для прикрепления червя.

Тело мизостомид прозрачно или довольно часто ярко окрашено. В последнем случае окраска тела имитирует окраску хозяина, на котором живут мизостомиды и, следовательно, служит криптической (маскирующей) окраской. У Pharyngidea края диска несут с каждой стороны по 10 маленьких циррей. Они развиваются из личиночного тела. Метамерия внутренних органов не выражена. Пять пар параподий располагаются вентролатерально, латерально или изредка дорсолатерально. Они обычно одноветвистые, вытянутые. Но их форма может варьироваться от шаровидной до лопастевидной. Из параподии торчат S-образно изогнутые щетинки с крючками на дистальных концах. Пигидиум различим также плохо, как и простомиум. Он располагается позади последнего сегмента, несущего параподии. Анус или клоакальное отверстие лежат вентрально или терминально.

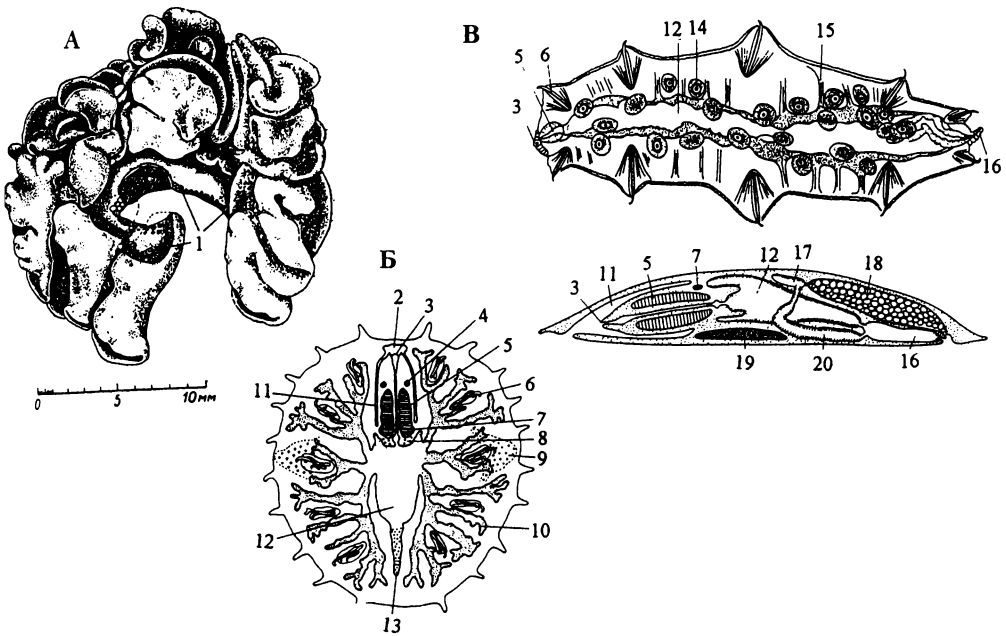


Рис. 76. Некоторые представители класса Myzostomida (Вагин, 1954, Hartmann, Schröder, 1993): А – *Asteromyzostomum multiplicatum*, самка с брюшной стороны; Б – *Myzostoma*, длина до 4 мм; В – *Stelechopus*, длина до 3,5 мм; Г – план организации мизостомид; *1* – боковые органы; *2* – отверстие для выворачивания интроверта; *3* – *4* – коннективы нервного кольца; *5* – мускулатура глотки; *6* – параподия; *7* – головной ганглий (мозг); *8* – слюнная железа; *9* – семяприемник; *10* – дивертикул кишечника; *11* – влагалище хоботка; *12* – средняя кишка; *13* – анус; *14* – ооциты; *15* – поперечная мускулатура; *16* – клоака; *17* – целом; *18* – яичник; *19* – брюшной отдел центральной нервной системы; *20* – нефридий (= овидукт)

Покровы в виде однослойного погруженного эпителия, который выделяет более или менее толстую кутикулу. Поверхность тела полностью лишена ресничек или несет изолированные друг от друга ресничные поля. Вытянутые тела клеток эпителия проходят сквозь кожно-мускульный мешок и погружаются в паренхиму, заполняющую полость тела между внутренними органами. Под кутикулой лежат синцитиальная протоплазматическая пластинка. Подобные покровы называются тегумент и развиты у паразитических плоских червей (трематод, моногеней и цестод).

Между эпителиальными клетками, особенно на вентральной стороне тела, лежат многочисленные крупные железистые клетки. Они могут группироваться, например, вокруг подвижных циррей, образуя так называемые адгезивные (прикрепительные) органы. Там же локализованы сильно разветвленные хроматофоры (пигментные клетки).

Как уже упоминалось выше, полость тела между внутренними органами заполнена мезодермальной паренхимой, которая состоит из своеобразных сетчатых или звездчатых клеток, соединяющихся между собой мостиками-анастомозами. Целом имеется, но ограничен непарной срединной полостью и, возможно, парными латеро-вентральными полостями. У Proboscidea им соответствуют расположенные дорсально и снабженные лентами мерцательных клеток боковые ответвления целома, которые соответствуют по количеству дивертикулам кишечника (см. ниже).

Мускулатура образована кожно-мускульным мешком и дорсовентральными мышцами. Степень развития кожно-мускульного мешка варьируется от вида к виду и зависит от образа жизни червя. Как правило, он состоит из наружного кольце-

вого и внутреннего продольного слоя мышц. Дорсовентральная мускулатура порой развита значительно сильнее кожно-мускульного мешка. В простейшем случае она образована нерегулярно располагающимися дорсовентральными волокнами. Имеются радиально направленные волокна, располагающиеся между параподиями. Их называют мускульными септами, и предполагают, что они являются дериватами диссепиментов. Два пучка волокон идут к глотке и еще два — к задней кишке и клоаке. Все эти мускульные образования не совсем доходят до края тела, сливаясь своими расширенными краями и образуя круговой мускул. От последнего отходит большое количество вторичных септальных мышц, входящих в соединение с кожно-мускульным мешком. У эндопаразитических мизостомид мускулатура значительно упрощена.

Пищеварительная система у Proboscidea начинается отверстием, через которое интроверт выворачивается наружу. Оно лежит на переднем конце животного или вблизи него. Это отверстие ведет в «хоботковую полость», где лежит интроверт. Лишь затем начинается эктодермальная глотка — фаринкс. У Pharyngidea глотка прямо открывается наружу. Она образует мускулистый бульбус, который может высовываться из ротового отверстия. В полость фаринкса открываются так называемые слюнные железы.

Фаринкс переходит в энтодермальную среднюю кишку. У дисковидных червей — это короткое и широкое образование, дающее с каждой стороны от двух до пяти ответвлений, образующих более или менее правильно дихотомически ветвящиеся вздутия — дивертикулы. У вытянутых червей имеются две тянущиеся параллельно простые боковые ветви.

Задняя кишка воронкообразно сужается и впадает в клоаку, в которую открываются протоки половых органов и метанефридиев. Клоака завершается анусом, лежащим терминально или вентрально вблизи заднего конца тела.

Кровеносная система не развита. Специальные органы дыхания отсутствуют. В результате пищеварительная система берет на себя функции распределения. Возникает аналог гастроваскулярной системы целентерических животных. Возможно, дивертикулы служат и экскреторными органами, извлекая продукты азотистого обмена, накапливающиеся в паренхиме, и передавая их в полость кишечника, откуда они выводятся наружу вместе с экскрементами. У мизостомид, кроме этого, развита пара метанефридиев, воронки которых открываются в дорсальные отделы целома, а протоки, как упоминалось выше, впадают в заднюю кишку. Но они выполняют функцию целомодуктов.

Нервная система состоит из окологлоточного кольца с надглоточными ганглиями (мозга), соединенного парой окологлоточных коннективов с мощным скоплением нервных клеток и волокон, которые гомологичны брюшной нервной цепочке других кольчатых червей. Это подчеркивается тем, что от скопления отходят пять пар главных и шесть пар дополнительных нервов, из которых главные нервные стволы обслуживают параподии, цирри, стенку тела и часть мужского полового аппарата, а противопоставленные им дополнительные нервы иннервируют мускулатуру, кишечник, оставшуюся часть полового аппарата, метанефридии.

Единственными органами чувств у мизостомид служат так называемые латеральные органы. Они лежат вентрально между параподиями и их размеры и количество варьируются в широких пределах. Полагают, что кроме функции органов чувств они могут служить прикрепительными органами типа присосок.

Мизостомиды являются протерандрическими или функциональными гермафродитами. Семенники диффузно разбросаны в паренхиме или связаны с вентролатеральными целомами, образуя передние и задние пары пузырьковидных семенников. Они сливаются в пару тонких семенных канальцев, открывающихся между третьими

и четвертыми парами параподий, где развивается пенис, в некоторых случаях довольно мощный.

Женские половые клетки развиваются на стенках дорсальной целомической полости в тех местах, где к ее стенкам прилегают дивертикулы кишечника. В жидкости, заполняющей ее, дозревают яйца. Следовательно, у мизостомид она выполняет функцию матки. Яйца через нефростомы попадают в непарный овидукт, впадающий в клоаку, и выводятся наружу.

Дробление оплодотворенного яйца спиральное, неравномерное. Через 30 часов после начала дробления образуется личинка типа трохофоры с тремя поясами ресничек (прото-, мета- и телотрохом). Через два дня образуются первые пары пучков щетинок. Длина щетинок иногда превышает длину тела личинки (рис. 77).

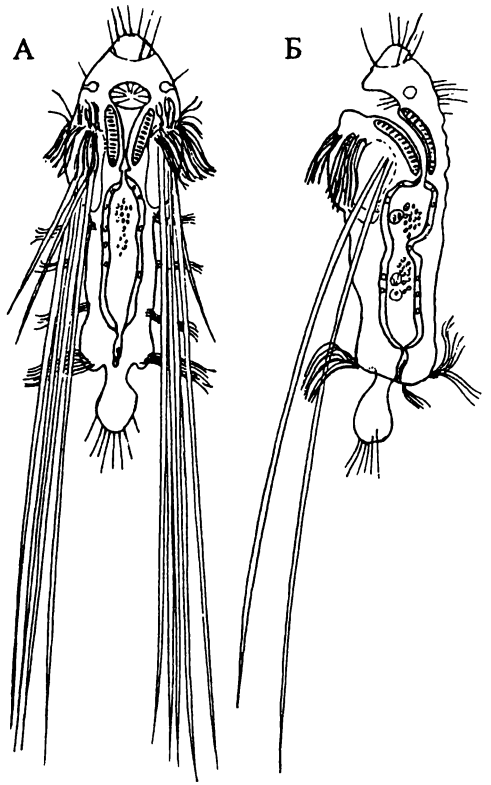


Рис. 77. Личинка *Myzostomum parasiticum* (Prennant, 1959);
А — вид спереди; Б — вид сбоку

Мизостомиды — чисто морская группа. Как уже упоминалось выше, все мизостомиды являются комменсалами (нахлебниками) или паразитами иглокожих (тип Echinodermata). Подавляющее большинство видов (более 100) найдены у морских лилий (класс Crinoidea) — как стебельчатые, так и бесстебельчатые виды. На них живут комменсальные формы. Остальные виды встречаются у змеехвосток (класс Ophiuroidea) и морских звезд (класс Asteroidea), у которых встречаются эндопаразитические формы. *Cystimyzostomum cysticulum*, живущий на семи различных видах лилий, имеет почти космополитическое распространение. Некоторые виды могут достигать высокой численности. Например, численность *Myzostoma cirriferum* — комменсала бесстебельчатой морской лилии *Antedon petatus* — может достигать 200–4000 экз. на одной особи хозяина.

По степени усложнения связи с хозяином мизостомиды образуют четыре хорошо выраженные экологические группы: свободноподвижные, седентарные, инцистированные и эндопаразитические. Эти группы связаны друг с другом плавными рядами переходных форм. Подвижность зависит от стадии онтогенеза. Ювенильные формы многих сидячих форм способны к передвижению с помощью параподий и длинных циррей, поддерживаемых ундулирующими движениями краев тела.

Комменсалы живут на поверхности тела хозяев, не повреждая его и «обкрадывают» хозяина, питаясь его пищей. Среди комменсалов имеются как подвижные, так и сидячие формы.

Мизостомиды, паразитирующие у некоторых видов морских лилий, питаются, как правило, целомоцитами хозяина. У офиур они, разрушая стенки бурсальные карманы, проникают через целом к гонадам, где питаются половыми клетками. Это приводит хозяина к кастрации. Некоторые виды, которые глубоко внедряются в покровы

хозяина, вызывают у него реакцию в виде деформации скелета или его разрастания. В результате комменсал или паразит оказывается заключенным в цисту или галл. Благодаря этому известно, что мизостомиды, как группа, существуют, по крайней мере, с Силура, то есть 360 млн лет. Судя по деформациям, обнаруженным на ископаемых остатках иглокожих, уже тогда существовали все известные сейчас экологические группы. Подобные находки известны также из Девона, Карбона и Юры, а также из более молодых эпох.

Класс Myzostomida подразделяется на два отряда и семь семейств.

- **Отряд Proboscidea**

Передний отдел тела образует вворачивающийся в специальный карман хоботкоподобный интроверт, в котором находятся глотка и надглоточный ганглий. Край тела с обычно хорошо различимыми 10 парами циррей. Параподии хорошо развиты.

Комменсалы, подвижные и сидячие формы, реже цисто- и галлообразующие.

Семейство Myzostomidae.

- **Отряд Pharyngidea**

Хоботок является лишь выступом передней кишки, может отсутствовать. Цирри на краю тела имеются редко. Параподии развиты слабо. Эндопаразиты или цистообразующие формы.

Семейства Cystimyzostomidae, Pulvinomyzostomidae, Mesomyzostomidae, Protomyzostomidae, Asteriomyzostomidae, Asteromyzostomidae, Stelechopodidae. (По поводу семейств Asteriomyzostomidae и Asteromyzostomidae необходимо сделать небольшое примечание. Черви обоих семейств являются: первые эндопаразитами целома, а вторые — эктопаразитами амбулакральных борозд морских звезд. Сходство в названии объясняется тем, что В. Л. Вагин, описавший Asteromyzostomidae, не знал о существовании другого семейства мизостомид со сходным названием.)

Положение мизостомид в системе животного мира и до сих пор служит объектом дискуссии между специалистами. Различные авторы, обосновывая свое предложение, каждый раз отталкивались от каких-то конкретных черт организации этих животных, пренебрегая другими. Так, некоторые авторы сближали мизостомид с членистоногими, в том числе с такими группами, как Tardigrada или Pentastomida. Имеющиеся в брюшном мозгу главные и дополнительные комиссуры становились, например, поводом сближения их с ракообразными. Появление у некоторых мизостомид мускульного скопления на вентральной поверхности, особенности эмбрионального развития, неметамерный целом и наличие паренхимы дали повод для сближения их с моллюсками. Особенности строения покровов (погруженный эпителий), наличие паренхимы, заполняющей полость тела, дивертикулы кишечника, образующие гастроваскулярную систему, отсутствие кровеносной системы, а также некоторые сходства на рибосомальном уровне, позволили некоторым авторам даже сближать их с Plathelminthes, коловратками, скребнями и даже с Cycliophora. В дополнение к прочим признакам, привлекаемым для обоснования этого, в последнее время используют особенности строения сперматозоида мизостомид, у которого жгутик расположен на переднем конце, как у некоторых представителей перечисленных выше таксонов.

Но нам кажется, что ближе всего к истине предположение Д. М. Федотова, высказанное еще в 1937 году, о родстве мизостомид с аннелидами. Основанием для этого служат близость в строении параподий и щетиночных карманов, латеральных органов. Об этом же свидетельствуют особенности расчленения брюшного нервного скопления, обнаруживающее его лестничное строение. Характерна для Annelida вне-

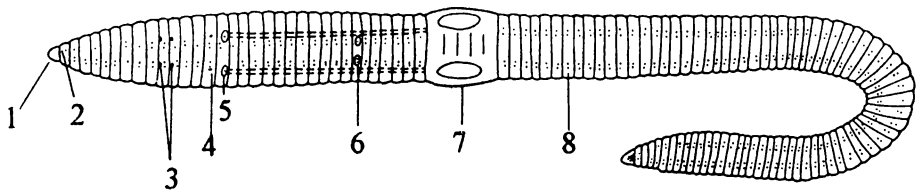


Рис. 78. Схема внешнего строения олигохеты на примере дождевого червя (*Lumbricus terrestris*) (Барнс с соавт., 1992):
1 – простомиум; *2* — рот; *3* — отверстие семяприемника; *4* — женское половое отверстие; *5* — мужское половое отверстие; *6* — половые щетинки; *7* — поясок; *8* — щетинки

шняя форма трохофорной личинки мизостомид. Отличает мизостомид от всех остальных аннелид полное отсутствие метамерии целома. Исчезновение сегментации целома, видимо, вторичное явление, вызванное потерей им функции гидроскелета. Вероятно, к этому привело укорочение тела, которое возникло сотни миллионов лет назад в результате приспособления к комменсальному или паразитическому образу жизни. Возможно, мизостомиды действительно потомки неотенических форм каких-то целомических полимерных червей, являющихся общими предками мизостомид и полихет как исходной формы аннелид, чье тело построено только из ларвальных сегментов. Смещение периода полового созревания на более ранние этапы онтогенеза – прогенез — довольно часто встречается в разных группах беспозвоночных при их переходе к паразитизму.

— Подтип Clitellata —

□ Класс Oligochaeta

В класс Oligochaeta входят около 3500 видов. Крупнейший из них, *Megascolex australis*, достигает 3 м длины. Самый мелкий вид *Chaetogaster annandali* — 0,44 мм. Длина большинства видов колеблется между 3 мм и 10 см.

Тело олигохет обычно вытянутое, в поперечном сечении округлое, но иногда ребристое четырехгранное (*Rhynochelmis limosella*), у *Dendrobaena octaedra* восьмигранное. У некоторых или все тело, или только задний конец могут быть сплющены дорсовентрально (*Lumbricus terrestris*). Тело глубоководного байкальского *Lamprodrillus bythius* сильно сплющено с боков, а у некоторых видов рода *Pheretima* тело сплющено дорсовентрально так сильно, что делает их похожими на планарий (см. ниже).

Тело, в принципе, построено так же, как у Polychaeta, и состоит из простомиума, перистомиума, большего или меньшего числа туловищных сегментов, и пигидиума (рис. 78). Щетинконосные мешки, целомические полости, нефридии и соматические ганглии нервной системы локализованы только в туловищных сегментах.

Головная лопасть (простомиум) часто полностью отграничена от первого сомита (перистомиума) кольцевой бороздкой (пролобический простомиум), но может быть и полностью слитой с ним (зиголобический простомиум). Иногда от простомиума отходит узкий валик, простирающийся дорсально вдоль перистомиума (эпилобический простомиум). Простомиум обычно крошечный, закругленный впереди и лишь у немногих родов нитевидный, несущий многочисленные чувствительные клетки, как у *Stylaria* и некоторых других тропических дождевых червей. У *Pontoscolex* имеет придаток в виде присоски. У некоторых Tubificidae простомиум полностью втягивается в перистомиум.

Перистомиум не несет щетинок. На его вентральной стороне лежит передний край ротового отверстия.

Туловищные сомиты, как правило, хорошо отграничены друг от друга межсегментными бороздками, причем поверхность сомитов более или менее выпуклая. Часто сомиты разделены добавочными бороздками на вторичные кольца. Их количество у различных групп олигохет более или менее постоянно.

Число сомитов, кроме некоторых случаев, не стабилизировано и для каждого вида колеблется в некоторых пределах. Минимальное количество (некоторые *Nais*) составляет 7–9, а максимальное — до нескольких сот (у южноамериканского *Rhynodrillus fafner*, например, около 600 сомитов).

Параподии отсутствуют. Щетинковые мешки (два дорсальных и два вентральных) лежат прямо в стенке тела. Щетинки могут двигаться благодаря специальной мускулатуре. Количество щетинок в каждом гнезде значительно меньше, чем у полихет. Больше всего их у водных форм, тогда как у дождевых червей их обычно две. Исключение составляют некоторые тропические дождевые черви, у которых щетинки сидят не в четырех гнездах, а образуют более или менее равномерный венчик вокруг всего сегмента. В венчике может быть более 100 щетинок. Придатки тела, подобные циррям полихет, встречаются очень редко.

На сегментах могут открываться различные отверстия, количество и положение которых имеет важное таксономическое значение. К ним относятся дорсальные и генитальные поры.

Как правило, в период размножения на теле олигохеты выделяется клителлюм (поясок — железистое утолщение покровов, захватывающее от 2 до 69 сегментов). Щетинки, межсегментные бороздки и дорсальные поры в этой области туловища незаметны или исчезают совсем.

Пигидиум маленький. На нем открывается порошица, лежащая терминально или несколько дорсально. Он, как правило, лишен каких-либо придатков. Лишь у родов *Dero* и *Aulophorus* он несет терминальные жабры.

ПОКРОВЫ ТЕЛА

Ресничный эпителий у олигохет встречается исключительно редко: на жаберной пластинке у упоминавшейся выше *Dero*. Строение покровов олигохет заметно варьирует в зависимости от образа жизни (рис. 79). Так, толщина кутикулы у водных форм очень незначительна (у *Tubifex tubifex* 3 мкм), тогда как у дождевых червей она по толщине сравнима с толщиной эпидермиса. Кутикула заходит внутрь ротовой полости, проникает в щетинковые фолликулы, а у ряда олигохет — в дистальные отделы задней кишки. У наземных форм она сложена из слоев коллагеновых волокон, лежащих параллельно поверхности тела и ориентированых под углом к продольной оси тела так, что волокна перекрещиваются между собой под углом 90°. Кутикула пронизана тончайшими порами, сквозь которые открываются выводные отверстия железистых клеток, выглядывают микровилли клеток эпидермиса и чувствительные волокна нервных клеток.

Эпидермис сложен из кубических кроющих и многочисленных железистых клеток. Среди последних в зависимости от характера секрета различают слизистые и белковые. Как правило, железистые клетки гуще расположены у середины сомита, убывая в числе к межсегментным перегородкам, где они обычно отсутствуют. Они имеют характерную грушевидную форму. Кроме перечисленных выше, в эпидермисе присутствуют пигментные клетки. У основания собственно эпителиальных клеток лежат маленькие базальные или замещающие клетки, которые могут превращаться в железистые клетки.

Большинство водных олигохет более или менее прозрачны. Своей окраской они обязаны гемоглобину крови и желтовато-зеленым хлорагогенным клеткам кишечной

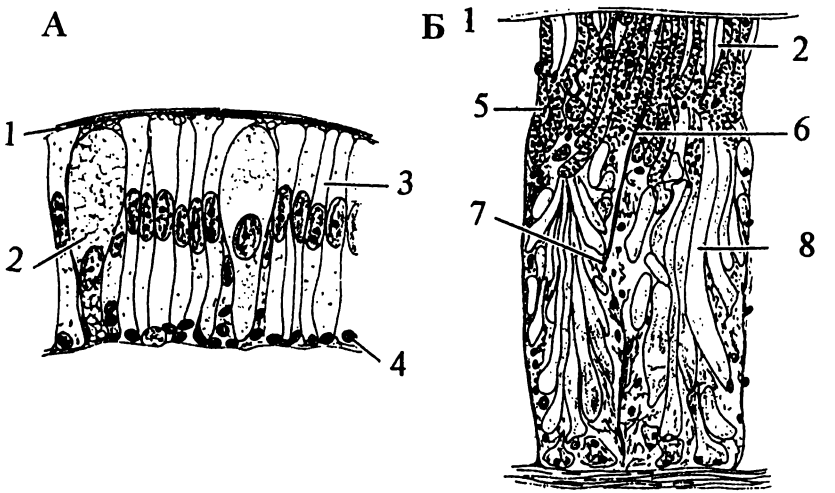


Рис. 79. Схема строения покровов олигохет на примере дождевого червя (*Lumbricus terrestris*) (Meglitsch, Schram, 1991):
А – покровы обычных сомитов; Б — покровы пояска; *1* — кутикула; *2* — слизистые железистые клетки; *3* – эпителиальные клетки; *4* — базальные клетки; *5* — железистые клетки с грубозернистой цитоплазмой; *6* — кровеносный сосуд; *7* — соединительная ткань; *8* — железистые клетки с тонкозернистой цитоплазмой

стенки, а также его содержимому. У наземных форм окраска определяется цветом зерен пигмента в пигментных клетках, которые сконцентрированы преимущественно дорсомедианно. У европейских видов преобладают красно-коричневые, серые или фиолетовые зернышки пигмента. Некоторые виды, особенно тропические, имеют причудливо разрисованные покровы. Например, *Pheretima*, покрытая золотыми и голубыми разводами (см. также ниже). Многие Enchytraeidae имеют настолько тонкие покровы, что приобретают просто белый цвет.

Особым образованием покровов является клителлюм (поясок). Он достигает своего полного развития ко времени половой зрелости. У водных форм он развивается в непосредственной близости с тем сегментом, где открываются мужские половые пути, и на нескольких следующих сегментах. У наземных видов клителлюм лежит, напротив, позади или впереди мужских половых отверстий. Как правило, он кольцом охватывает тело, образуя действительно подобие пояска. Реже имеет седловидную форму. Размеры пояска варьируются от вида к виду. Наиболее сильно он развит у рода *Alma*. У представителей этого рода передний край пояска начинается с 35 по 247 сегмент, а задний — от 49 по 295 сегмент.

Толщина клителлюма в 2–3 раза превышает толщину нормального эпителия. Это вызвано развитием большого количества добавочных крупных железистых клеток (рис. 79 Б) . Среди них выделяются очень крупные клетки с тонко- и крупнозернистой цитоплазмой, лежащие под обычными железистыми клетками. Особенно мощно они развиты на спинном участке пояска.

Эпидермис подостлан слоем бесструктурной ткани основного вещества, являющейся частью общей системы пограничных образований тела.

МУСКУЛАТУРА

Кожно-мускульный мешок олигохет обычно состоит из двух — наружного кольцевого и внутреннего продольного слоев. В редких случаях между покровом и коль-

цевой мускулатурой (Lumbriculidae и некоторые Naididae) развивается еще слой диагональных мышц. Он обычно развит слабо.

Мышечные клетки имеют разнообразное строение, но чаще всего относятся к аскаридному типу с V-образным поперечным сечением сократительных волокон (рис. 80).

Кольцевая мускулатура Naididae, Tubificidae, Lumbriculidae, Enchytraeidae и Phreoryctidae тесно связана с так называемой боковой линией. Последняя представлена с каждой стороны тела сплошным тяжом ядер, идущим от головной лопасти до хвостового конца и занимающим щелевидное пространство между дорсолатеральной и вентролатеральной продольной мышечными лентами. Это – ядросодержащие отделы кольцевых мышечных клеток. Функция боковой линии у олигохет неясна. Цитоплазма ее клеток заполнена многочисленными митохондриями и гипертрофированными мембранами гладкой эндоплазматической сети, что делает их сходными с аналогичными клетками-опреснителями рыб. Возможно, у полихет боковая линия выполняет сходную функцию. Косвенно подтверждением этому служит то, что Lumbricidae и другие наземные олигохеты не имеют боковой линии. У них ядросодержащие отделы мышечных клеток лежат непосредственно в толще кольцевых пучков.

Продольная мускулатура олигохет также отличается большим разнообразием. У дождевого червя, например, слой мышечных волокон образует продольные складки, которые далеко вдаются по направлению к целотелию. В результате продольная мускулатура разбита как бы на ряд блоков, почти прямоугольных в поперечном сечении. Между блоками находятся пограничные пластинки, отходящие от субмускулярной перепонки. В стенках блоков проходят тонкие кровеносные сосуды. Там же имеются меземхимные клеточные элементы. Внутри блоков мышечные клетки, располагаясь друг над другом, на поперечных срезах дают характерную картину елочки. Свободные пространства внутри внутри блоков заполнены тканью лимфоидного вида.

Мускулатура олигохет усложнена присутствующими в каждом сегменте щетинковыми мышцами. Протракторы щетинок идут от проксимального конца щетинки и прикрепляются к покрову. Кроме того, имеются мышечные пучки, связывающие дорсальные щетинки с вентральными. Они, вероятно, играют роль ретракторов.

ПОЛОСТЬ ТЕЛА (ЦЕЛОМ)

Вторичная полость тела у олигохет хорошо развита. Лишь в некоторых случаях, в связи с их хищническим или паразитическим образом жизни, происходит ее частичная редукция в ряде передних сомитов, обладающих особенно сильным развитием мускулатуры глотки (*Chaetogaster limnaei*, *Argirodrilus vermivorus*).

Целом всегда подразделен на метамерные участки диссепиментами (рис. 81). Последние в прегенитальных сомитах представлены неполными перегородками, благодаря чему целомические полости соседних сомитов сообщаются между собой. Правый и левый целомические мешки в каждом сомите друг от друга не отграничены, так как дорсальный мезентерий у взрослых олигохет отсутствует, а вентральный обычно представлен лишь подвеской, соединяющей брюшной кровеносный сосуд с кишечником. Стенка тела выстлана плоским целотелием, переходящим далее на диссепименты, брюшную нервную цепочку, нефридии и прочие органы, погруженные в целом.

Выстилка целома на средней кишке, как и у полихет, превращена в хлорагогенную ткань, служащую оболочкой кишечника. Она сложена крупными, удлиненными клетками, базально примыкающими к стенке кровеносных сосудов или же к стенке кишечника. Своеобразной их чертой является присутствие в них большого количества крупных буровато-зеленых гранул – хлорагосом, имеющих экскреторный характер. Функцию хлорагогенных клеток сравнивают с функцией печени у позвоночных, то есть это комплексный орган, хоть и имеющий диффузное строение. В хлора-

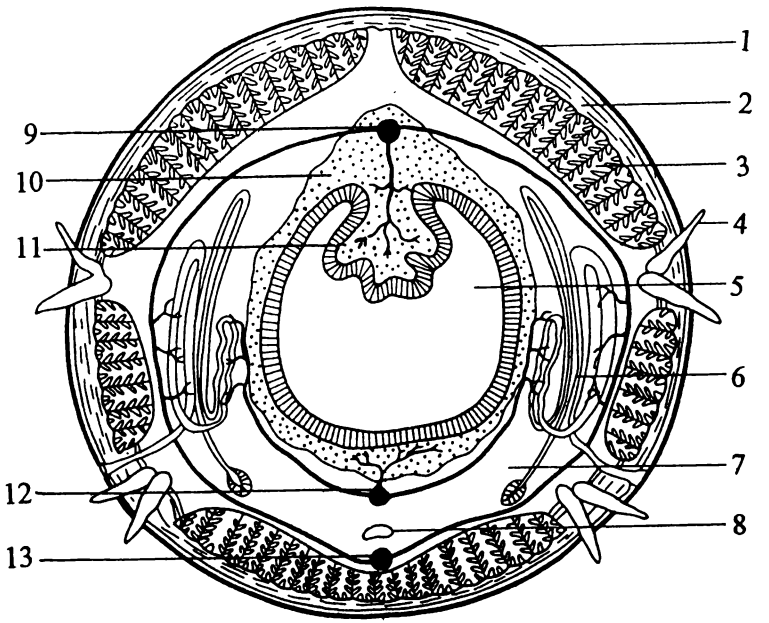


Рис. 80. Схема поперечного среза через туловищный отдел олигохеты на примере дождевого червя (*Lumbricus terrestris*) (Барнс с соавт., 1992, с дополнениями):
1 – кутикула; *2* – кольцевая мускулатура; *3* – продольная мускулатура; *4* – щетинка; *5* – кишечник; *6* – метанефридий; *7* – целомическая полость; *8* – брюшная нервная цепочка; *9* – спинной кровеносный сосуд; *10* – хлорагогенная ткань; *11* – тифлозоль; *12* – вентральный сосуд; *13* – субневральный сосуд

гогенных клетках накапливается жир и синтезируется гликоген. Кроме того, в них содержатся производные аммония, в том числе аммиак. Это говорит о том, что они могут вырабатывать жидкий экскрет (мочу). Золотисто-зеленая окраска вызвана наличием гетероксантина, образующегося из мочевой кислоты. Участки хлорагогенных клеток могут отрываться и, подвергаясь разрушению в целоме, выводиться через его поры и нефридии наружу.

С другой стороны, отдельные клетки могут целиком выпадать в целомическую жидкость, переноситься ею и проникать в различные органы, осуществляя, таким образом, транспорт питательных веществ. Это говорит о том, что роль трофической функции целома у олигохет значительно выше, чем у полихет.

Целомическая жидкость, как правило, полупрозрачна, бесцветна или различных оттенков вплоть до молочно белого (*Lumbricus*) или желтого (*Dendrobaena subrubicunda*). Она служит не только гидроскелетом. В ней, кроме упоминавшихся выше хлорагоцитов, содержится богатый набор собственных клеток целома — целомоцитов, которых различают как минимум шесть разновидностей. Они выполняют экскреторные и трофические функции.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительный тракт олигохет в норме состоит из ротовой полости, глотки, пищевода (эзофагуса), средней кишки и иногда из короткой задней кишки.

Ротовая полость начинается ротовым отверстием, расположенным вентрально позади простомиума. Она выстлана низким однослойным кутикулярным эпителием, богатым чувствительными клетками. Кутикула ротовой полости развита хорошо

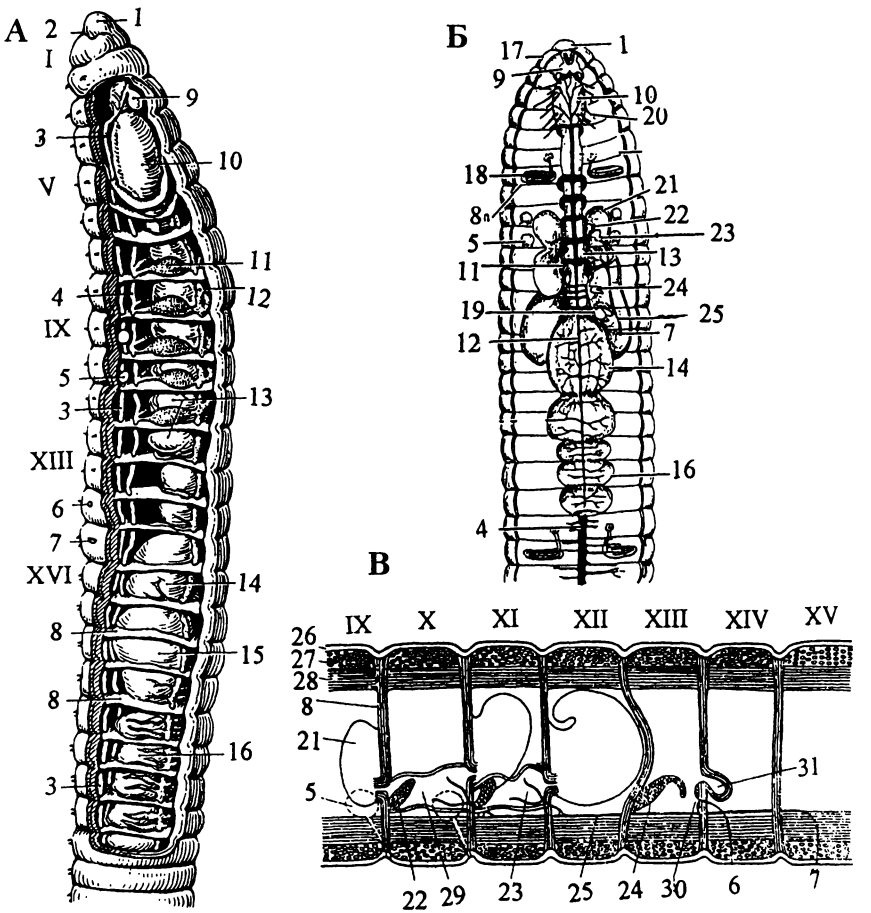


Рис. 81. Схема внутреннего строения олигохет на примере дождевого червя (*Lumbricus terrestris*) (римскими цифрами обозначены соответствующие сегменты тела):
А — Lumbricus terrestris, вид слева; покровы и часть кожно-мускульного мешка удалены (Hartmann, Schröder, 1993); Б — то же, вид сверху; часть кишечника удалена, поэтому виден вентральный сосуд (Meglitsch, Schram, 1991); В — схема строения репродуктивной системы (Догель, 1981): *1* — простомиум; *2* — ротовое отверстие; *3* — брюшная нервная цепочка; *4* — брюшной кровеносный сосуд; *5* — семяприемник; *6* — женское половое отверстие; *7* — мужское половое отверстие; *8* — диссепимент; *9* — надглоточный ганглий (головной мозг); *10* — глотка (фаринкс); *11* — сердце; *12* — дорсальный кровеносный сосуд; *13* — известковая железа; *14* — зоб; *15* — мускулистый желудок; *16* — средняя кишка; *17* — перистомиум; *18* — нефридий; *19* — овидукт; *20* — мышцы-расширители глотки; *21* — семенной мешок; *22* — семенник; *23* — приемная воронка семяпровода; *24* — яичник; *25* — семяпровод; *26* — покровы; *27* — кольцевой мускульный слой; *28* — продольный мускульный слой; *29* — семенная капсула; *30* — женская половая воронка; *31* — яйцевой мешок

и образует складки, благодаря чему при приеме пищи ротовая полость значительно расширяется и ее стенки могут выворачиваться наружу. Ни ротовая полость, ни лежащая позади нее глотка у олигохет никогда не достигают такой степени сложности и разнообразия строения, какие наблюдаются у олигохет.

Глотка (фаринкс) представляет собой трубку, хорошо отграниченную от ротовой полости. Она выстлана отчасти кутикулой, отчасти ресничным эпителием и обладает сильно развитой мускулатурой. В районе глотки имеются связанные с диссепимента-

ми так называемые септальные железы. Их считают придаточными пищеварительными железами, выполняющими также функцию желез внутренней секреции. У некоторых групп олигохет глотка может усложняться за счет некоторых дополнительных образований. Так, у Glossoscolecidae и Megascolecidae в нее открываются нефридии переднего конца тела. У Enchytraeidae с глоткой связаны также так называемые пептонефридии. Они выполняют, видимо, разные функции у разных групп олигохет и по-разному устроенные у представителей разных родов. Некоторые из них находятся в контакте со спинным сосудом или синусом кровеносной системы, лежащими в передней части средней кишки.

Следующий отдел — пищевод (эзофагус) у низших олигохет представляет собой более или менее узкую трубку, которая выстлана ресничным эпителием и снабжена мускулатурой, переходящей позади в более тонкую мускулатуру средней кишки. Кровеносный плексус кишечника и его хлорагогенная оболочка часто начинаются с заднего отдела пищевода. У эволюционно более продвинутых олигохет пищевод имеет ряд усложнений. Так, у Naididae образуется расширение, называемое желудком.

У Lumbricidae и многих тропических земляных червей передняя, самая длинная часть пищевода, образует слепые выросты — дивертикулы, или эзофагеальный желудок. Для данного отдела пищевода этих червей характерны особые образования, называемые Морреновыми или известковыми железами. Они представляют собой парные карманы эзофагуса, эпителий которых образует складки. В их стенках лежат кровеносные отроги плексуса средней кишки. Эти складки вырабатывают углекислый кальций, необходимый для нейтрализации гумусных кислот, содержащихся в перегное, которым питаются земляные черви (см. рис. 81).

Средняя кишка представляет собой наиболее длинный отдел пищеварительного тракта. На всем ее протяжении она выстлана ресничным эпителием. Под ним, в толще субэпителиальной пограничной перепонки, располагается кровеносный плексус кишечника. Мускулатура одевает кишечник поверх плексуса и состоит из системы перекрещивающихся наружных продольных и внутренних кольцевых мышечных волокон. Со стороны целома кишка покрыта хлорагоненной оболочкой. У земляных червей средняя кишка имеет целый ряд усложнений. У Lumbricidae, например, ее передний участок преобразуется в объемистый мышечный желудок (у тропических форм их может быть несколько). Кроме того, по дорсальной линии средней кишки развивается особая складка, увеличивающая его всасывающую поверхность. Она называется тифлозоль.

Задняя кишка коротка, нередко хорошо отграничена от средней и часто сильно редуцирована; у водных олигохет (Tubificidae) может способствовать газообмену. У *Aulodrilus* она непосредственно служит органом дыхания, а у *Dero* и *Aulophorus* здесь развиваются особые жабры, лежащие близ заднепроходного отверстия.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система олигохет имеет все особенности строения, характерные для аннелид. Она всегда замкнута и, несмотря на вариабельность плана ее строения, наблюдающуюся в отдельных семействах, в основном построена следующим образом. В стенке средней и задней кишок располагается кровеносное сплетение, связанное со спинным и брюшным продольными сосудами; их дополняют метамерно расположенные коммиссуральные сосуды, связанные с диссепиментами.

Кишечный плексус образован анастомозирующими между собой щелевидными сосудами, лишенными эндотелиальной выстилки и залегающими в субэпителиальной пограничной мембране кишки. Поэтому стенки их образованы только пластинкой ткани основного вещества, примыкающего, с одной стороны, к эпителию кишечника, а с другой — к кишечной мускулатуре и целотелию. Особой дифференцировкой

плексуса служат два продольных сосуда — супра- и субтестинальные (над- и подкишечные).

С кишечным плексусом связан короткими сосудиками или более или менее широкими анастомозами спинной сосуд. Степень его развития у разных групп олигохет варьируется. Значительно более постоянен брюшной сосуд, также являющийся производным кишечного плексуса.

Кроме перечисленных выше, имеются также коммиссуральные (кольцевые) метамерно расположенные сосуды. Часть из них, расположенная в передних сомитах, обладает сильно мускулистыми стенками и пульсируют. Поэтому их называют сердцами.

Для кровеносной системы Lumbricidae и других земляных червей характерно развитие капиллярной сети в толще кожно-мускульного мешка, в нефридиях, половом аппарате и т. п.

Кровь многих мелких олигохет (Enchytraeidae) бесцветна. У остальных она играет роль транспортной системы при газообмене и содержит дыхательный пигмент эритрокруорин (один из вариантов гемоглобина) красного цвета. Этот пигмент, как правило, содержится непосредственно в плазме крови, реже в гемоцитах.

РЕСПИРАТОРНЫЕ ОРГАНЫ

Оформленные респираторные органы имеются лишь у немногих водных видов олигохет, которые уже упоминались выше (*Dero*, *Aulophorus* и др.). У них имеются располагающиеся недалеко от анального отверстия пальцеобразные анальные жабры. У Branchiura на примерно 40 задних сегментах располагаются парные нитевидные жабры. У некоторых Naididae, Tubificidae и Enchytraeidae дыхание осуществляется через энтодерму кишечника. По кишечнику этих водных олигохет каждые 2–3 секунды прокатывается волна перистальтических сокращений, благодаря которым в кишечник поступает вода с повышенным содержанием кислорода. Последний через стенку кишечника поступает в кишечный кровеносный плексус.

Большинство остальных полихет дышат всей поверхностью тела.

ЭКСКРЕТОРНАЯ СИСТЕМА

Экскреторный аппарат, представлен, как правило, парными, метамерными, открытыми нефридиями, имеющими много общего с соответствующими органами полихет. Как и у полихет, они состоят из двух отделов: пресептального, то есть лежащего перед диссепиментом, и постсептального, лежащего позади него и открывающегося наружу порой. В отличие от полихет, постсептальный отдел метанефридия, например, у дождевого червя, сложно развит. Он образует ряд тесно прижатых друг к другу петель. Петли одеты целотелием, под которым кровеносные сосуды образуют сеть капилляров. Такое строение говорит о том, что, как в почках более высоко стоящих животных, экскреты транспортируются кроветоком и абсорбируются из него в канал метанефридия.

Нефридии олигохет отличаются значительным разнообразием в развитии отдельных частей у разных таксономических групп. У некоторых олигохет они анастомозируют, образуя целую сеть каналов. У живущих в очень сухой почве форм нефридии открываются не наружу, а в кишечник (*Pheretima postuma*). Этим, видимо, достигается максимальное извлечение воды из экскрета.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Общая схема строения центральной нервной системы олигохет построена по тому же типу, что и у полихет. Она состоит из мозга (надглоточного ганглия), около-

глоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Центральная нервная система целиком погружена под покровы.

Мозг состоит из двух — правого и левого — ганглиозных утолщений, соединенных между собой перемычкой из нервных волокон. У большинства олигохет он смещен назад из головной лопасти. В связи с этим смещается несколько назад и начало брюшной цепочки.

Положение последней варьируется у различных групп олигохет. У Lumbriculidae она лежит между лент продольной мускулатуры, прилегая к кольцевой, а у Enchytraeidae погружена в целом, прилегая все же к продольной мускулатуре. У Lumbricidae, Megascolecidae и некоторых других она лежит в целоме целиком.

Постоянной чертой строения брюшной цепочки олигохет служит присутствие трех гигантских нервных волокон. В каждом сомите имеются три пары поперечных нервов. Обычно первая и третья пары образуют замкнутое кольцо. В них преобладают моторные волокна, тогда как в среднем — чувствительные.

Органы чувств менее разнообразны, чем у полихет. Они представлены многочисленными осязательными клетками, залегающими в покровах. Кроме того, осязательные функции могут быть присущи также щетинкам. У дождевых червей имеются светочувствительные органы, которыми служат одиночные ретинальные клетки, лежащие или в покровах, или по ходу нервов головной лопасти. Клетки-фоторецепторы содержат рядом с ядром гиалиновую линзу. Большая часть светочувствительных клеток располагается на передней части тела, особенно на простомиуме.

ПОЛОВОЙ АППАРАТ

Олигохеты — облигатные, то есть обязательные гермафродиты. Это, как и в других уже рассмотренных аналогичных случаях, результат адаптации к условиям, где вероятность встречи половых партнеров резко снижается. В отличие от полихет, половой аппарат олигохет, как правило, компактен и ограничен немногими (как правило, 2–5, максимум — у Megascolecidae — до 14 сомитов в передней части тела). Все отделы половой системы — парные образования.

В состав полового аппарата олигохет входят: 1) семенники, семенные мешки, мужские выводные протоки и связанные в ряде случаев с ними придаточные железы; 2) яичники, яйцевые мешки, женские выводные протоки; 3) семяприемники. Кроме того, с половым аппаратом связаны ряд придаточных образований: поясок, некоторые специальные железы, половые щетинки.

Гонады всегда расположены в диссепиментах, компактны и первоначально развиваются под целотелием. Количество семенников обычно одна-две пары и лишь у *Lamprodrilus satyriensis* их 3–4 пары. Только у Naididae мужские гонады находятся в 4–7 сомитах, как правило, в пятом сегменте. У подавляющего числа видов олигохет семенники находятся в 10–11 сомитах.

Сперматогонии, отделившись от семенников, скапливаются в целоме соответствующего сомита и в семенных мешках. Последние представляют собой обычно парные выпячивания диссепиментов, причем передний диссепимент первого мужского сомита дает мешок, вдающийся в лежащий впереди сомит, а следующие один-два диссепимента образуют впячивание в расположенные за ними сомита. У некоторых водных олигохет семенные мешки настолько разрастаются, что проходят через ряд сомитов в виде сравнительно узких трубок; при этом они входят в яйцевые мешки, связанные с задним диссепиментом женского полового сомита.

Выводной отдел мужского полового аппарата имеет строение, сходное с метанефридием. Он начинается воронкой, переходящий в более или менее длинный, иногда образующий ряд петель, семяпровод, проникающий через диссепименты в следующий сомит. Очень редко они открываются непосредственно наружу. Как правило,

они впадают в более или менее сложно организованный атриум, содержащий совокупительный придаток (пенисы и т. п.). Строение мужского полового аппарата служит важным таксономическим признаком.

Женский половой сомит расположен позади мужского, но у земляных червей между ними лежит один сомит, лишенный половых желез. Женский половой аппарат построен относительно просто. Он состоит из пары (очень редко двух пар) яичников, развивающихся сходно с семенниками и сходно расположенными на диссепименте. Задний диссепимент женского сомита часто образует яйцевые мешки. Выводной аппарат представлен парой яйцеводов, открывающихся в женском сомите воронками. Они обычно лежат буквально в плоскости диссепимента и открываются наружу в самом начале следующего сомита или на границе с ним.

Семяприемники имеются почти у всех олигохет в количестве 1–2 пар, иногда их больше. Обычно они расположены в сомитах, лежащих перед мужскими, либо в мужских половых сомитах. Это мешковидные впячивания, образованные покровным эпителием, снабженные более или менее развитыми выводными протоками.

При наступлении половой зрелости, как выше упоминалось, развивается поясок (клителлюм).

Оплодотворение яиц происходит в процессе копуляции (рис. 82). Дождевые черви, например, для этого покидают свои норки, передними частями тела высовываясь на поверхность земли, и образуют покрытую слизью пару. Во время копуляции происходит взаимный обмен сперматозоидами; сперма переходит из семяпроводов в семяприемники. Это первый акт, в процессе которого обе особи выступают и в роли самцов, и в роли самок. Затем, уже после копуляции, зрелое яйцо выходит из женского полового протока и переносится назад к пояску. Поясок секретирует слизистый кокон, который вместе с несколькими яйцами движется вперед. В момент прохождения мимо отверстий семяприемника яйцо оплодотворяется, кокон с откладывасмыми яйцами соскальзывает с тела червя, откладывается в почву, где и развиваются эмбрионы. Кокон наземных олигохет служит не только защитой, но и питающей структурой, так как яйца этих червей бедны питательными веществами и питание зародыша происходит за счет содержащей белок жидкости кокона с самых ранних стадий развития.

Более высоко специализированы эти процессы у водных, особенно морских форм. У них распространены и бесполое размножение в форме спонтанного разделения (схизогенеза). У некоторых видов настоящее половое воспроизведение неизвестно совсем.

ЭКОЛОГИЯ

План строения тела олигохет сложился под влиянием перехода к наземному и в особенности к зарывающемуся образу жизни. Однако современные олигохеты демонстрируют приспособления к различнейшим условиям существования. В основном это наземные и пресноводные формы. Семейства Naididae, Tubificidae, Phreodrilidae, Lumbriculidae являются обитателями вод. Среди представителей Enchytraeidae и Haplotaxidae встречаются как водные, так и наземные формы. Остальные семейства (Moniligastridae, Megascolecidae, Eudrilidae, Glossoscolecidae и Lumbricidae) живут главным образом на суше, хотя и среди них есть водные формы.

Наиболее хорошо представлены олигохеты пресных вод, влажных прибрежных зон, а также обитатели почв собственно лугов, пашен и лесов. Во влажных тропических лесах они встречаются даже среди растительных остатков, накапливающихся в листовых пазухах деревьев и в центральных водных цистернах растений из семейства бромелиевых.

На Борнео отдельные виды рода *Pheretima* дорсовентрально уплощены и со спинной стороны усеяны яркими цветными пятнами (см. выше). Их вентральная сторона

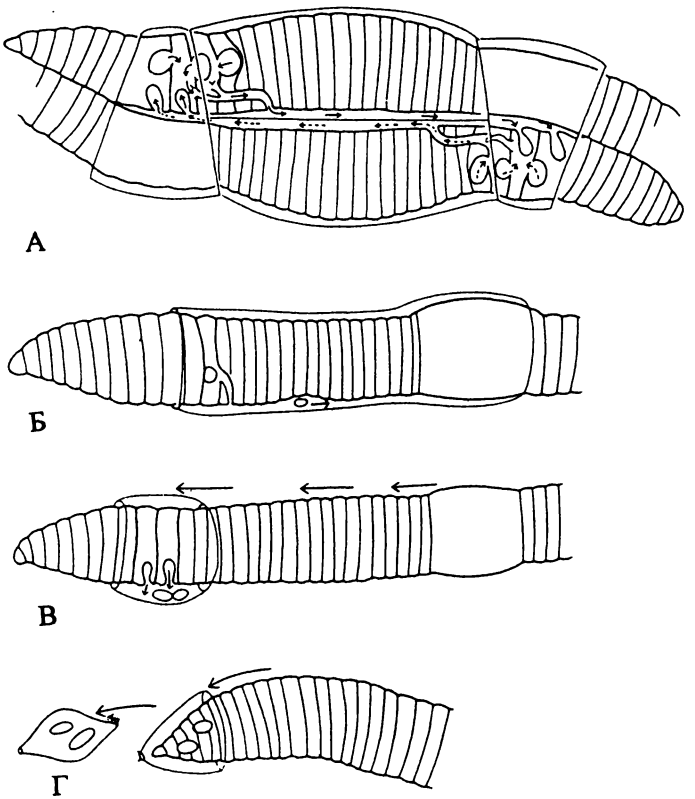


Рис. 82. Спаривание у дождевых червей (*Lumbricus terrestris*) (Барнс с соавт., 1992):
А — копуляция; Б — откладка яиц; В — оплодотворение; Г — образование кокона

образует нечто вроде ползательной подошвы. Благодаря этому они способны ползать, как планарии, по ветвям и листве растений.

Количество морских видов очень невелико и среди них преобладают обитатели опресненных вод. Это исключительно бентосные животные. Среди настоящих морских видов есть формы, в огромных количествах заселяющие сублитораль. Но известны и отдельные глубоководные виды, обнаруженные, например, на глубинах около 5000 м у Бермудских островов. Это зарывающиеся в грунт формы. Там же встречается *Inanidrilus leucodermata*, обитающий в симбиозе с хемосинтезирующими бактериями, служащими для него источником пищи, в связи с чем у них редуцирован кишечник.

Большинство наземных форм, называемых также дождевыми червями, относятся к семействам Glossoscolecidae, Megascolecidae и Lumbricidae. Они заселили все типы почв, за исключением солончаков, слишком кислых и пересохших. Видовой состав и обилие их зависит от состава почв. В песках пустошей и сосновых лесов, относительно кислых и быстро-пересыхающих, обитают лишь очень немногие виды семейства Lumbricidae (например, *Dendrobaena octaedra* и *Bimastis eiseni*), тогда как в крупном гумусе поверностных слоев почвы количество пердставителей Enchytraeidae может достигать 200 000 экземпляров на квадратный метр.

Дождевые черви, питающиеся гниющими растительными остатками, проделывают огромную работу по перемещению грунта и обогащению его органикой. Глубина

их нор достигает 1 м, а живущая в причерноморских степях *Dendrobaena mariupoliensis* может уходить в поисках влаги на глубину 8 м и более. Благодаря работе червей почва медленно, но непрерывно «вспахивается». При этом нижние слои почвы выносятся на поверхность, а верхние, более богатые органическим веществом, уносятся в более глубокие горизонты. Еще Ч. Дарвин, посвятивший этому целое исследование, подсчитал, что за год на площади в 1 кв. м черви вынесли за год около 4 кг земли (от 10 до 45 т в пересчете на гектар).

СИСТЕМАТИКА

В данной книге мы используем таксономическую структуру олигохет из последнего издания немецкого руководства по специальной зоологии (Hartmann, Schröder, 1993).

Класс Oligochaeta подразделяется на следующие отряды.

• Отряд Plesiopora plesiotheca

С единственной парой семенников и яичников. Мужские половые отверстия располагаются на сегменте, лежащем непосредственно позади сегмента, в котором располагаются семенники. Семяприемники, как правило, лежат в половом сегменте. Иногда отсутствуют.

(Семейства Aelosomatidae, Naididae, Opisthocystidae, Tubificidae, Phreodrillidae.)

• Отряд Plesiopora prosotheca

С единственной парой семенников и яичников. Мужские половые отверстия располагаются на сегменте, лежащем непосредственно позади сегмента, в котором располагаются семенники. Семяприемники лежат перед половым сегментом.

(Семейство Enchytraeidae.)

• Отряд Prosopora

От одной до четырех пар семенников и до трех пар яичников. Мужские половые отверстия располагаются в том же сегменте, в котором располагаются семенники или в самом заднем из таких сегментов.

(Семейства Lumbriculidae, Branchiobdellidae.)

• Отряд Opisthopora

С одним или двумя парами семенников и яичников. Мужские половые отверстия обычно открываются на сомите, отделенном от сегментов, несущих семенники, несколькими метамерами Четыре пары щетинок или четыре щетинки, или венчик таковых. Бесполое размножение не встречается.

(Семейства Haplotaxidae, Lycodrillidae, Allurodidae, Moniligastridae, Megascolecidae, Eudrilidae, Glossoscolecidae, Lumbricidae.)

□ Класс Hirudinea

В классе Hirudinea (пиявки) насчитывается около 300 видов, размеры тела которых варьируются от примерно 1 до 30 см (*Haementeria ghiliani*). Наиболее обычные размеры пиявок составляют 3–10 см.

Тело удлиненное, сплющенное в дорсовентральном направлении и лишь изредка круглое. Форма и размеры тела очень сильно зависят от состояния животного. Потревоженная пиявка способна очень сильно сократиться. Напротив, в поисках пищи она может становиться в два раза длиннее, чем в спокойном состоянии.

Характернейшая черта организации пиявок — куполообразная или дисковидная задняя присоска.

Если организация олигохет формировалась под знаком приспособления к жизни в грунте и к питанию, в первую очередь, органикой растительного происхождения, содержащейся там, то у пиявок развитие такого модуля, как присоска, шло параллельно с появлением у нее своеобразного хищничества за счет все более крупных животных, приведшего к настоящему эктопаразитизму. Это повлекло за собой появление ряда других характерных черт в организации пиявок.

Развитие присоски положило предел новообразованию сомитов. Их число стабилизировалось и равно 33, за исключением двух видов Acanthobdelliformes с 30 сомитами. Эта разница несущественна, так как приходится на заднюю присоску, то есть ту часть тела, где у аннелид происходит новообразование сомитов. Также в результате появления присосок у пиявок тагмозис, наблюдающийся и у полихет, и у олигохет, достиг своего завершения, так как у них выработалось постоянство положения различных органов по отношению к определенным сомитам. Теперь увеличение размеров тела возможно лишь за счет роста отдельных сомитов. В результате возникла вторичная кольчатость, затронувшая покровы пиявок.

Тело пиявок подразделяется на следующие отделы (тагмы): головной, преклителлярный, клителлярный, отдел средней кишки (желудок) и задний отдел тела (рис. 83).

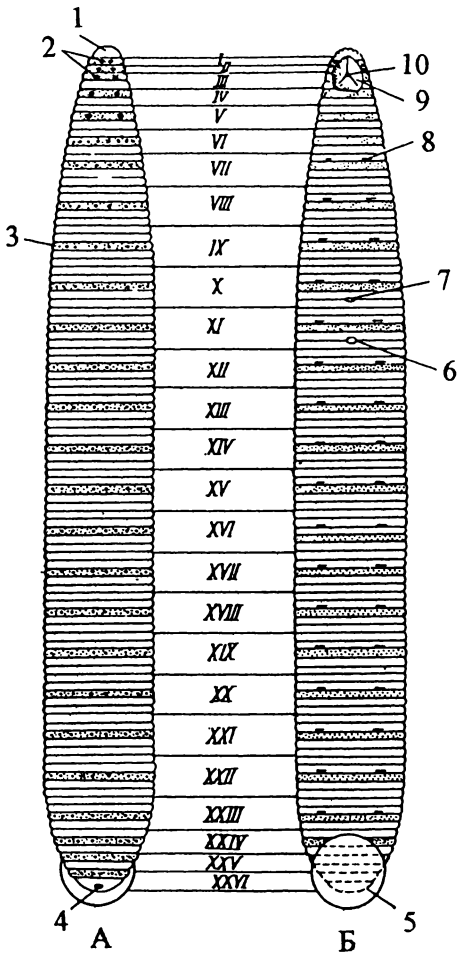


Рис. 83. Внешняя морфология пиявок (на примере медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*) (Иванов и др., 1983):
А — вид со спинной и Б — с брюшной сторон; *1* — простомиум; *2* — глаза; *3* — чувствительное колечко; *4* — анальное отверстие; *5* — задняя присоска; *6* — женское половое отверстие; *7* — мужское половое отверстие; *8* — нефридиопор; *9* — передняя присоска; *10* — ротовое отверстие; I–XXVI — сегменты

Головной отдел состоит из крошечного простомиума без придатков и четырех маленьких сегментов, из которых передние лишены вторичной кольчатости. У Acanthobdelliformes простомиум и один сомит редуцированы, а пять следующих вооружены щетинками, которые обращены книзу. У прочих пиявок щетинки исчезли полностью, а за счет сомитов головного отдела (3 и 4 сомиты) образуется головная присоска. Это овальное углубление, располагающееся на брюшной стороне за ротовым отверстием. Последнее расположено на ее передней губе, образованной головной лопастью и первым сомитом. На спинной стороне головы располагаются глаза в количестве от двух до пяти пар. У Gnathobdelliformes рот вторично перемещается на заднюю часть присоски.

Преклителлярный отдел охватывает 7–9-й сомиты и не содержит особых дифференцировок.

10–12-й сомиты представляют клителлярный отдел. На 10-м сомите медиовентрально открывается непарное мужское половое отверстие, а непарное женское лежит на 11-м или 12-м сегментах. Сам поясок во время фазы репродуктивного покоя совершенно не заметен.

За клителлярным отделом располагаются восемь сомитов (13–20-й), характеризующиеся особенностями строения кишечника. Они содержат так называемый желудок (см. ниже). Это передний, накапливающий отдел энтодермальной средней кишки.

Задний отдел тела включает в себя 21–26-й сомиты собственно тела и присоску, примыкающую к ним. Внутри этих сомитов располагается всасывающая часть кишечника. Анус открывается на одном из сомитов непосредственно перед присоской, то есть смещен на семь и более сомитов вперед из своего первоначального положения на заднем конце тела.

ПОКРОВЫ

Покровы пиявок сложены кутикулярным эпителием. Толщина кутикулы варьируется как от вида к виду, так и на разных отделах тела пиявок. Кутикула периодически сбрасывается перистальтическими движениями червя. У разных видов между двумя линьками может пройти от 2–3 до 10 дней. Кутикула состоит из двух слоев и пронизана протоками слизистых желез. Внутренний образован пластинками толщиной 30–40 нм, содержащими воздухоносные полости. Наружный, более толстый, несет на своей поверхности множество выступов, напоминающих микровилли. Благодаря такой структуре кутикула пиявок приобретает эластичность, позволяющую ей очень сильно растягиваться и сокращаться.

Эпителий сложен довольно крупными цилиндрическими клетками. Мерцательные участки покрова полностью отсутствуют. Лишь у Acanthobdelliformes базальная поверхность эпителия ровная и подостлана хорошо выраженной эпителиальной пограничной мембраной. Обычно эпителий погруженного типа. Его погруженность выражена по-разному. У Rhynchobdelliformes лишь базальные части кроющих клеток поодиночке охватываются подстилающей тканью основного вещества. У Gnathobdelliformes основное вещество проникает почти до кутикулы, так что клетки эпителия обособлены друг от друга и между ними могут располагаться как амебоидные и пигментные клеточные элементы соединительной ткани, так и тончайшие каналы целома.

Белковые и слизистые одноклеточные железы также более или менее глубоко уходят в подстилающую соединительную ткань. Довольно хорошо выделяются железистые поля задней и передней присосок и клителлярного отдела. Первые дают слизь, необходимую для функционирования присосок. За счет клителлярных желез образуются плотные оболочки коконов, содержащих яйца пиявок. Железистые клетки клителлюма погружены под мускулатуру стенки тела и достигают иногда гигантских размеров (Ichthyobdellidae). Их выводные протоки тянутся в виде тонких нитей на протяжении ряда сомитов, так как вся область средней кишки бывает занята скоплениями этих желез, открывающихся на клителлярных сомитах.

МЕЗЕНХИМА ТЕЛА

У пиявок, в отличие от других аннелид, развивается особая структура покровов. В нее, кроме так называемой кожи, представляющей собой комплекс из кутикулярного эпителия вместе с тесно связанной с ним тканью основного вещества, входит и так называемая мезенхима тела. Это богатая волокнами и клетками ткань основного вещества, располагающаяся в виде более или менее толстого слоя под покровным эпителием и далее в стенке тела в виде различных по степени развития прослоек, которые охватывают кольцевые, диагональные и продольные мышечные пучки и

их отдельные волокна. Она же в виде внутренней мезенхимы заполняет пространство между продольными мышцами и кишечником. Мезенхима образуется в результате разрастания диссепиментов и подмускульного слоев, отодвигающих целотелий и формирующих единую массу соединительной ткани. Хлорагогенные клетки в мезенхиме представляют собой подобие ткани, называемой ботриоидной. Этой паренхимоподобной тканью заполнена полость тела, так как целом редуцирован до системы каналов или узких, охватывающих кишку, полостей (см. ниже). Основу мезенхимы составляют коллагеновые волокна, залегающие в бесструктурном или тонковолокнистом основном веществе. Они словно чехлами охватывают мышечные пучки и продолжаются в кожном слое в виде двух взаимно пересекающихся систем. Во внутренней мезенхиме они ориентированы скорее беспорядочно. Кроме этого, в мезенхиме имеются амебоидные и другие клеточные элементы, а также жировые включения. Там же, в стенке тела, лежат пигментные клетки (рис. 84).

Сочетание мезенхимы с заключенной в ней мускулатурой позволяет пиявкам при фиксированном присоской заднем конце тела совершать самые различные движения всем телом. При этом целом теряет свою функцию гидроскелета.

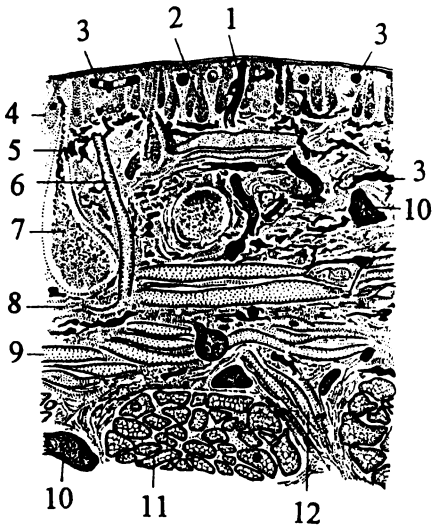


Рис. 84. Поперечный срез через кожу пиявок (на примере медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*) (Иванов и др., 1983):
1 — белковая железистая клетка; *2* — ядро эпителиальной клетки; *3* — лакунарные капилляры целома; *4* — клетка кожного эпителия; *5* — пигментная клетка; *6* — дорсовентральное мускульное волокно; *7* — слизистая железа; *8* — мезенхима; *9* — волокно кольцевого мускульного слоя; *10* — лакунарный сосуд целома; *11* — пучок продольных мускульных волокон; *12* — дорсовентральные мышцы

МУСКУЛАТУРА

Лишь у Acanthobdelliformes кожно-мускульный мешок приближается по своему строению к наиболее обычному плану организации мускулатуры у аннелид. Он состоит из одного слоя кольцевых мышц, лежащих непосредственно под покровным эпителием, из располагающегося глубже слоя диагональных мышц и, наконец, из пучков продольных мышц. У прочих пиявок, как уже было сказано, развивается мощная мезенхима, в которую погружены пласты и пучки мышц, часто состоящие из нескольких слоев. У Gnathobdelliformes, кроме этого, в определенных сомитах имеются очень регулярно расположенные группы веретенообразных мышечных волокон, проходящих концентрически дугообразно и прикрепляющихся своими концами между клеток покровного эпителия. При их сокращении соответствующий участок эпителия выдается в виде папиллы над поверхностью тела. Благодаря этому возникает правильный рельеф поверхности тела пиявок из чередующихся папилл и углублений между ними, имеющий таксономическое значение. У *Glossiphonia* на вершине такой папиллы оказывается чувствительная клетка, превращающая ее в орган осязания.

Наибольшей мощности в мускулатуре стенки тела пиявок достигает слой продольных мышц, обычно правильно подразделенный на большое, постоянное для вида, число крупных пучков. Слой этот непрерывным чехлом охватывает тело в поперечном

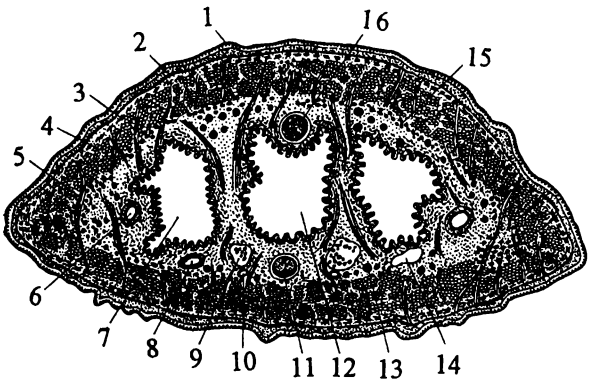


Рис. 85. Поперечный разрез тела пиявок (на примере медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*) (Иванов и др., 1983): *1* — кожа; *2* — кольцевая мускулатура; *3* — диагональная мускулатура; *4* — продольная мускулатура; *5* — дорсовентральный пучок мускульных волокон; *6* — боковой лакунарный канал целома; *7* — боковой карман желудка; *8* — нефридий; *9* — семенной мешок; *10* — семяпровод; *11* — брюшной лакунарный канал целома с лежащей внутри него нервной цепочкой; *12* — желудок; *13* — лакунарный канал целома; *14* — мочевой пузырек; *15* — ботриоидная ткань; *16* — спинной лакунарный канал целома

разрезе. Этим пиявки отличаются от полихет и олигохет, у которых имеются несколько лент продольной мускулатуры. Характерно также развитие диагональной мускулатуры, позволяющей пиявкам делать разнообразные движения при прикрепленной задней присоске. Диагональная мускулатура образована двумя системами волокон: правой и левой. Дорсально и вентрально они перекрещиваются, переходя на другую сторону. У примитивной Acanthobdelliformes в каждом сомите имеются всего две гигантские мышечные клетки латерально. Отростки соответственно правой и левой дают все диагональные волокна (рис. 85, *2–4*).

У пиявок также хорошо развиты дорсовентральные мышцы. Располагаясь от кишечника до краев тела, они пронизывают продольную мускулатуру, подразделяя ее на крупные пучки.

Как норма, мышечные волокна построены по осевому типу, но встречаются и «аскаридные» мускульные клетки. Они часты вообще у Acanthobdelliformes и, как норма, у всех пиявок образуют особую систему в продольных мышцах. Там имеются строго метамерно расположенные клетки, как бы выстроенные по определенным линиям, локализуясь дистально в соответствующих пучках мышц (рис. 85, *5*).

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система имеет у пиявок своеобразное упрощенное строение в связи с переходом ее функций к целому, и развита лишь у Acanthobdelliformes и Rhynchobdelliformes. Она образована кровеносным синусом в стенке усваивающего отдела кишечника и спинными брюшным сосудами с ограниченным количеством коммиссуральных сосудов: пятью — в головном отделе (соответственно пяти диссепиментам), и в области задней присоски соответственно числу составляющих ее сомитов (исключая Acanthobdelliformes). Сосуды залегают в мезенхиме так, что могут нести лишь трофическую функцию, из-за чего в плазме крови не содержатся дыхательные пигменты. Сердечное тело отсутствует.

ЦЕЛОМ

Развитие внутренней мезенхимы, к которой переходит опорная функция целома, идет параллельно с его редукцией. При этом возникают картины, напоминающие плоских червей. Однако, в соответствии с законом Долло (о необратимости эволюции), исчезнувшая паренхима замещается производными целотелия (в том числе ботриоидной тканью — рис. 85, *11, 13, 15*).

Уже у Acanthobdelliformes целом заметно редуцирован, хотя кишечник у этих пиявок на всем его протяжении окружен узкой вторичной полостью. Метамерия все еще ярко выражена, так как сохраняются диссепименты, имеющие, правда, широкие

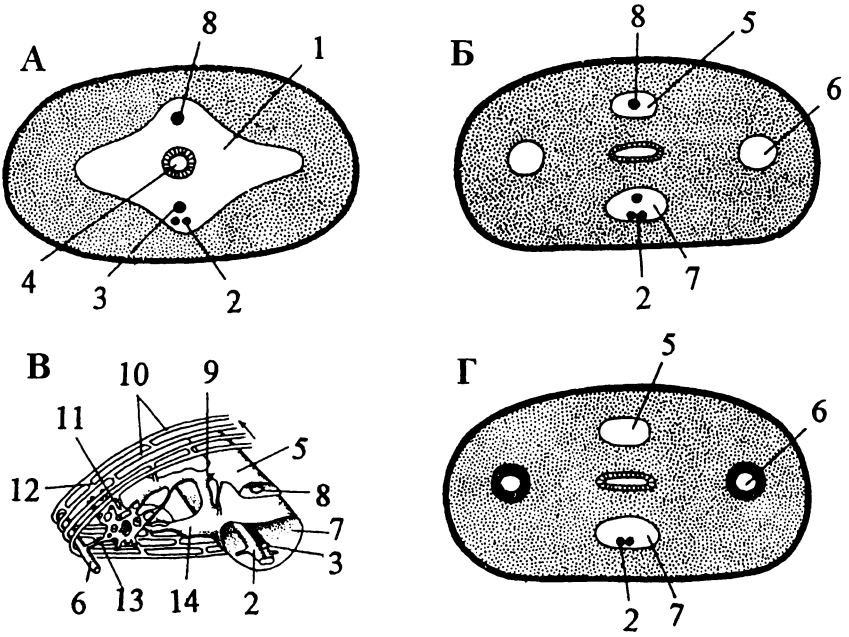


Рис. 86. Строение целома и кровеносной системы пиявок (А, Б, Г — Догель, 1981; В — Иванов и др., 1983): А — поперечный разрез через Acanthobdelliformes; Б—В — Rhynchobdelliformes; Б — поперечный разрез через *Piscicola*; В — реконструкция лакунарной системы в средней части тела у *Glossiphonia complanata*; стрелка показывает направление движения крови; Г — поперечный разрез через Gnathobdelliformes (*Hirudo medicinalis*); *1* — целом; *2* — брюшная нервная цепочка; *3* — брюшной кровеносный сосуд; *4* — кишка; *5* — спинная лакуна; *6* — боковая лакуна; *7* — брюшная лакуна; *8* — спинной кровеносный сосуд; *9* — спинная соединительная лакуна; *10* — кожные капиллярные лакуны; *11* — промежуточные лакуны; *12* — кожная соединительная лакуна; *13* — боковая соединительная лакуна; *14* — брюшная соединительная лакуна

просветы между сомитами дорсально и вентрально. В результате получаются как бы два широких канала целома, идущие по всей длине тела и лишь по бокам соединяющиеся метамерными поперечными каналами (рис. 86 А).

У Rhynchobdelliformes такое состояние наблюдается в области задней усваивающей кишки и отчасти в преклителлярной области. На большем протяжении тела боковые межсегментные участки редуцируются и целом представлен спинным и брюшным каналами, в которых лежат спинной и брюшной кровеносные сосуды и брюшная нервная цепочка (рис. 86 Б, В). В передних и задних сегментах оба канала целома сливаются, образуя переднюю и заднюю медиальные лакуны. Боковые лакунарные каналы тянутся вдоль узких боковых краев. Они соединяются сложной системой поперечных лакун (рис. 86 В).

Такое состояние — норма для всех Gnathobdelliformes, однако у них уже отсутствуют кровеносные сосуды, а у семейства Erpobdellidae дорсальный канал также может совершенно редуцироваться (рис. 86 Г).

Параллельно этому развивается периферический целом в виде системы полостей во внутренней мезенхиме и далее в стенке тела до покровного эпителия включительно. Оно достигает максимального развития у Gnathobdelliformes, так как у них каналы целома принимают на себя не только трофическую, но и дыхательную функцию. Об этом свидетельствует появление в их целомической жидкости гемоглобина, окрашивающего ее в красный цвет.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

Особенности пищеварительного аппарата пиявок связаны с выработкой своеобразного паразитарного хищничества. Они выражены, с одной стороны, в развитии своеобразного глоточного и усваивающего отделов, а с другой — в смещении ануса, вызванном образованием задней присоски.

Наиболее вариабельно у пиявок строение глоточного отдела. У Acanthobdelliformes, эктопаразита лососевых с их нежными покровами, передний отдел тела пиявки фиксируется на теле рыбы с помощью щетинок. В связи с этим расположенное субтерминально ротовое отверстие ведет в очень небольшую ротовую полость, в которую вдается начало глотки. Последняя представляет собой трубку с сильной кольцевой мускулатурой, тянущуюся до первого преклителлярного сегмента. Там она переходит в короткий пищевод, в свою очередь впадающий в эндодермальную среднюю кишку. Пакеты крупных желез, лежащих в мезенхиме, открываются на брюшной поверхности сомитов головного отдела или в третьем сегменте — непосредственно в глотку.

У прочих пиявок с исчезновением щетинок и образованием присоски развивается либо хобот у Rhynchobdelliformes, либо валик с челюстями или без них у Gnathobdelliformes. У Pharyngobdelliformes глотка в сечении приобретает очертания правильного равностороннего треугольника. В глотке развивается радиальная мускулатура, способствующая насасыванию жидкой пищи — крови хозяина.

У Gnathobdelliformes ротовая полость расширяется благодаря смещению ротового отверстия вглубь присоски. Одновременно начало глотки преобразуется в три мускулистых валика — один спинной и два латеровентральных. На них открываются железистые протоки. Каждая челюсть играет роль режущего диска, в связи с чем на них развиваются двойные ряды кутикулярных зубцов, как у пилы. При сокращении мышц челюсти производят круговой надрез, после чего в ранку впрыскивается секрет, препятствующий свертыванию крови.

Энтодермальный отдел кишечника, тянущийся от преклителлярного и клителлярного сегментов до предпоследних сомитов туловища, разделен на два отдела (рис. 87). Передний, кончая восьмым постклителлярным, представлен резервуаром с боковыми метамерными выростами. В нем накапливается насасываемая кровь как пищевой запас. Этот отдел получил название желудка. Среди выростов желудка особенно выделяется по своему развитию задняя их пара, которая тянется назад почти до конца туловища.

Лежащий позади него участок энтодермальной средней кишки служит для усвоения пищи. У Rhynchobdelliformes здесь под кишечным эпителием имеется обширный кровеносный синус, полностью отсутствующий в среднем отделе (желудке).

Задняя кишка представлена у пиявок своеобразным расширением с мерцательным эпителием и, далее, узким каналом, выстланным кутикулярным эпителием.

ЭКСКРЕТОРНАЯ СИСТЕМА

Метамерные нефридии начинаются с первого преклителлярного сомита и в количестве 17 пар тянутся до четвертого сомита усваивающего отдела кишечника, то есть по всей длине тела (*Hirudo*) (рис. 87). Их количество может редуцироваться у разных групп пиявок до 10 пар (у Ichthyobdellidae).

Нефридии в виде больших петель лежат во внутренней мезенхиме, начинаясь обычно в среднем кольце одного сомита и заканчиваясь нефропором перед средним кольцом следующего. От типичных открытых нефридий олигохет отличаются тем, что, во-первых, всегда замкнуты на внутреннем конце, и, во-вторых, не имеют мерцательных образований. Они утратили связь с целомом. К внутреннему концу нефридия примыкают цилиофагоцитарные органы, которые считают производными нефридиальных воронок.

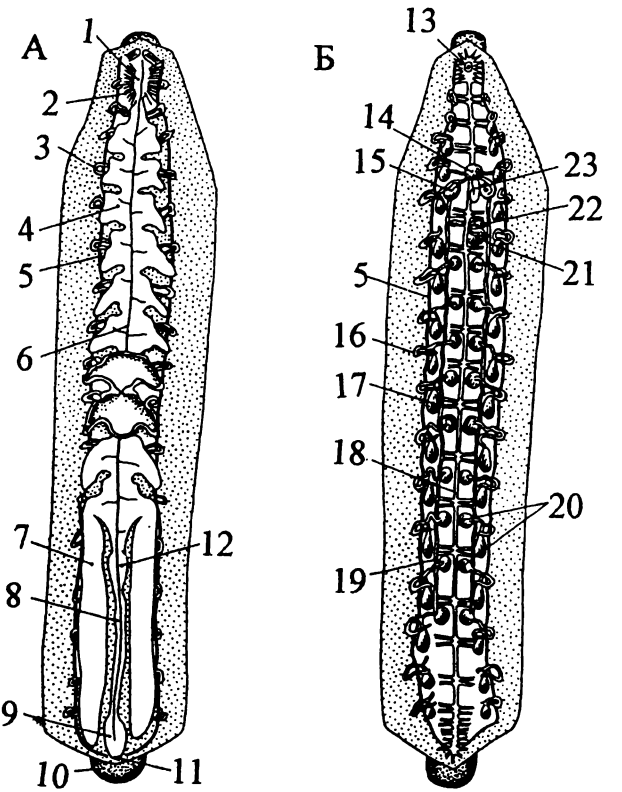


Рис. 87. Внутреннее строение *Hirudo medicinalis* (со спинной стороны) (Иванов и др., 1983):
А – пищеварительная и лакунарная система; Б – нервная, лакунарная и репродуктивная системы; *1* – глотка; *2* – мускулатура глотки; *3* – нефридий; *4* – желудок; *5* – боковой лакунарный канал; *6* – спинной лакунарный канал; *7* – задний вырост желудка; *8* – кишка; *9* – задняя кишка; *10* – присоска; *11* – анальное отверстие; *12* – железистый придаток кишки; *13* – церебральные ганглии; *14* – предстательная железа; *15* – придаток семенника; *16* – железистый отдел нефридия; *17* – мочевой пузырь; *18* – брюшной лакунарный канал; *19* – семяпровод; *20* – семенные мешки; *21* – влагалище; *22* – яйцевой мешок с яичником; *23* – мужской совокупительный орган

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Центральная нервная система, как и у других Annelida, состоит из надглоточного ганглия (мозг), пары окологлоточных коннективов с подглоточными ганглиями и брюшной нервной цепочки.

Подглоточный ганглий лежит не в крошечном простомиуме, а смещен вторично назад и располагается над кишечником в пятом или шестом сомитах. Он состоит из двух половин, связанных коммиссурой (рис. 88). В каждой из них располагаются шесть групп нервных клеток, что соответствует двум невросомитам. Это говорит о малой дифференцированности мозга. От него отходят нервы к простомиуму, передним сомитам и глазам. От каждой половины мозга отходят по обеим сторонам передней кишки вниз и в стороны глоточные коннективы, чтобы сомкнуться с вентральной стороны пищеварительного тракта в подглоточных ганглиях. У некоторых групп пиявок они сливаются в массивное переднее нервное кольцо. Среди нейронов лежат нейросекреторные клетки, выделяющие гормоны, регулирующие процессы размножения, осморегуляции и влияющие на функционирование хроматофоров.

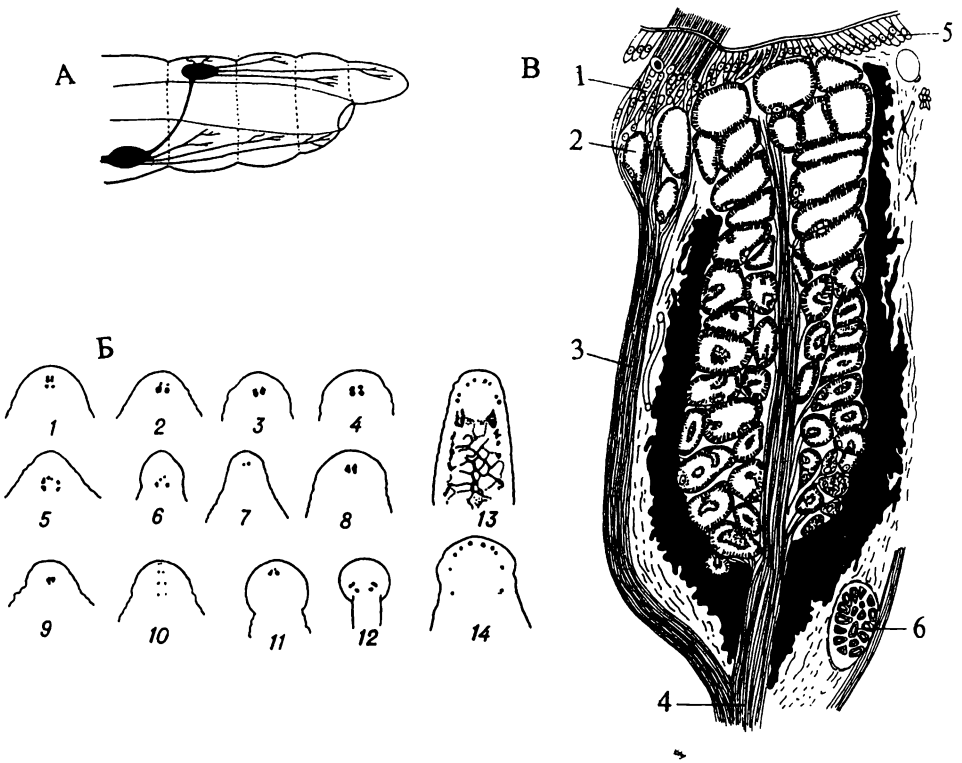


Рис. 88. Нервная система и органы чувств:
А — положение над- и подглоточных ганглиев в теле медицинской пиявки (Meglitsch, Schram, *1991*); Б — глаза пиявок (Лукин, *1977*): *1* — *Glossiphonia complanata*; *2, 3, 4* — *G. concolor*; *5, 6* — *G. heteroclita*; *7* — *Helobdella stagnalis*; *8* — *Boreobdella verrucosa*; *9* — *Batracobdella paludusa*; *10* — *Protoclepsis*; *11* — *Hemiclepsis marginata*; *12* — *Cystobranchus, Piscicola*; *13* — *Erpobdella*; *14* — *Hirudo*; В — продольный срез через глаз *Hirudo medicinalis*: *1* — чувствительные почки с подходящими к ним нервами (*3*); *2* — зрительные клетки; *4* — зрительный нерв; *5* — эпидермис; *6* — поперечный срез через мускул

Брюшная нервная цепочка обычно объединяет 21 пару метамерно расположенных ганглиев.

В области задней присоски располагается анальное или каудальное нервное скопление, образовавшееся благодаря слиянию невросомитов семи задних сегментов (10 у *Erpobdella*).

Каждая пара ганглиев состоит из шести групп нейронов, лежащих, в основном, вентрально и латерально от коннективов. Последние располагаются внутри нервной цепочки рядом друг с другом, в то время как коммиссуры чрезвычайно укорочены. От каждой пары ганглиев отходят с каждой стороны по два нерва, образующих кольца в каждом сегменте сомита. Они иннервируют все органы данного сомита. Нервная цепочка одета мезенхимной нейролеммой, в которой вдоль всей длины брюшной цепочки тянется параллельно ей медианный нерв (так называемый нерв Февре). Его функции не ясны.

Органы чувств пиявок можно подразделить на три группы: органы осязания, хеморецепторы и органы зрения.

Органами осязания и хеморецепторами служат чувствительные клетки, лежащие в эпидермисе каждого сомита. Их ядросодержащие отделы обычно выдаются

над уровнем покровного эпителия, образуя подобие почки. Эти почки располагаются преимущественно дорсально и с боков.

Глаза (рис. 88) располагаются в головной области, а в некоторых случаях и на задней присоске (*Piscicola* и некоторые другие Ichthyobdellidae). Они образованы большим количеством ретинальных клеток, прилегающих сбоку к чувствительной почке, и погружены в слой пигментных клеток, образующих подобие бокала. Отростки ретинальных клеток сливаются в нерв, проходящий по оси глаза, пронизывающий пигментный кубок и сливающийся с нервом чувствительной почки. Расположение и количество глаз варьируется у разных пиявок (от двух до пяти пар) и имеет таксономическое значение (рис. 88 Б).

ПОЛОВОЙ АППАРАТ И РАЗМНОЖЕНИЕ

Как и олигохеты, пиявки облигатные гермафродиты (см. рис. 87). У них чрезвычайно сходно расположение половых сомитов и имеется клителлюм. Половыми и одновременно клителлярными сегментами у пиявок служат 10–12-й сомиты. Это совпадает с тем, что наблюдается у некоторых низших олигохет (Phreodrillidae или Lumbriculidae). Половые отверстия — впереди мужское, позади женское — располагаются: первое — на 10 или 11, второе — на 11 или 12 сомитах. Здесь их положение, будучи постоянным для каждого вида, может варьироваться у разных видов.

Как норма для пиявок 10 сомит мужской, 12 — женский, а 11 — стерилен. Обычно у пиявок семенники в виде округлых мешков располагаются метамерно попарно во внутренней мезенхиме, начиная с первого сомита средней кишки в количестве от четырех (Ichthyobdellida) до 10 (11, 12 у *Hirudo*) и даже до 90 пар у *Harpobdella*. В последнем случае метамерность вторично утрачивается. Связь с целомом сохраняется только у *Acanthobdella*. Выводные протоки состоят из пары длинных каналов, в которые впадают протоки из каждого семенника. В заднем отделе клителлюма каналы переходят в довольно извилистые семяприемники. В переднем отделе клителлюма они сливаются, превращаясь в мускулистый семяизвергательный канал, впадающий в непарный атриум, где у большинства пиявок формируется пакет спермиев — сперматофор.

Женский половой аппарат образован парой яйцевых мешков, то есть обособленными отделами целома второго сомита, содержащими женские гонады. Они располагаются в брюшном и спинном целомах, заканчиваясь в начале области «желудка». Яйцевые мешки под кишечником переходят в выводные протоки — довольно широкие яйцеводы и непарную матку.

Пиявки размножаются исключительно половым путем. Оплодотворение внутреннее. На одной особи можно обнаружить от 3–4 до шести сперматофоров. Через 5–6 дней после этого самки начинают откладывать коконы. Из них через 3–4 дня выходят молодые особи, прикрепляющиеся к брюшной поверхности матери в области средней кишки.

СИСТЕМАТИКА

Класс Hirudinea делится на четыре отряда: Acanthobdelliformes, Rhynchobdelliformes, Gnathobdelliformes, Pharyngobdelliformes.

- **Acanthobdelliformes (Щетинконосные пиявки)** (рис. 89)

Тело круглое в сечении, лишь впереди уплощенное. Состоит из простомиума и 30 сегментов. Имеется лишь задняя присоска, состоящая из четырех метамеров. 1–5 сегменты с двумя парами пучков щетинок, несущим каждый по две щетинки. Имеется целомическая полость вокруг средней кишки, отделенная от остальной части тела диссепиментами. Кишечник без дивертикул. Кровеносная система состоит из дорсального, вентрального и кольцевых метамерных сосудов. Имеется одна пара семенников. Длина тела 2–3,7 см.

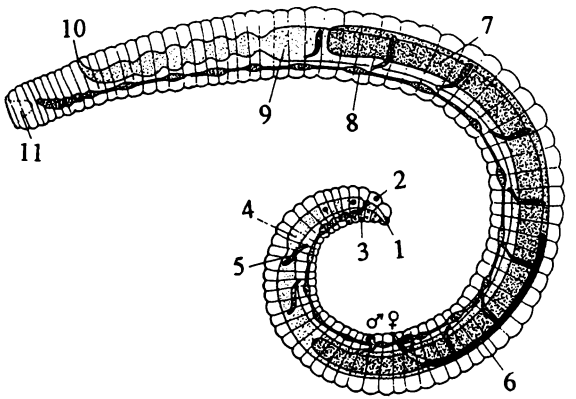


Рис. 89. План организации пиявки *Acanthobdella peledina* (Acanthobdelliformes) (Hartmann, Schröder, 1993): *1* — ротовое отверстие; *2* — глаз; *3* — щетинки; *4* — пищевод; *5* — нефридий; *6* — яйцевод; *7* — семенной мешок; *8* — брюшная нервная цепочка; *9* — средняя кишка; *10* — анальное отверстие; *11* — задняя присоска

В состав отряда входят два вида — эктопаразиты лососевых рыб: *Acanthobdella peledina* (европейский север) и *A. livanovi* (Сибирь). Оба вида — эктопаразиты лососевых рыб.

• Rhynchobdelliformes (Хоботные пиявки)

Тело цилиндрическое или уплощенное, состоит из простомиума и 33 сомитов. Имеются передняя и задняя присоски, в состав последней входят семь сегментов. Щетинки отсутствуют. Вторичная полость тела редуцирована до целомических каналов. Передний отдел кишечника образует хоботок. Желудок и кишечник с дивертикулами. Кровеносная система состоит из дорсального и вентрального сосудов. Кольцевые сосуды также имеются, но потеряли метамерность расположения. Семенников больше, чем одна пара, объединены протоками в единую систему. Длина тела от 1 до 30 см (*Haementeria ghilianii*, живущая в бассейне Амазонки и Французской Гвиане; нападает на позвоночных животных).

В состав отряда входят два семейства (Ichthyobdellidae и Glossosiphonidae). К первым относятся пресноводные и многочисленные морские виды, обычно паразиты рыб, но Ozobranchus, например, паразитирует на черепахах. Вторые — исключительно пресноводные. Паразиты водоплавающих птиц, рыб, беспозвоночных и позвоночных (рис. 90).

• Gnathobdelliformes (Челюстные пиявки)

Тело дорсовентрально уплощено, состоит из простомиума и 33 сомитов. Имеются передняя и задняя присоски, в состав последней входят семь сегментов. Щетинки отсутствуют. Целом редуцирован до сети узких каналов, замещающих исчезнувшую кровеносную систему. Целомическая жидкость циркулирует по этим каналам и содержит гемоглобин. Позади ротового отверстия обычно располагаются три линзообразно выпуклые режущие придатка — челюсти. Желудок имеет дивертикулы, а кишечник лишен их. Более одной пары семенников. Мужской атриум может выворачиваться, образуя пенис.

В состав отряда входят также два семейства (Hirudinidae, Haemadipsidae). Первое — хищники и эктопаразиты, пресноводные и наземные формы. Второе — хищные формы, водные и полуназемные. Длина тела 8–15 см. Сюда относится *Hirudo officinalis* — медицинская пиявка, а также обитающие в юго-восточной Азии представители рода *Haemadipsa*, перешедшие к жизни на суше. Это кровососущие эктопаразиты, нападающие в том числе на людей (см. рис. 90).

• Pharyngobdelliformes (Глоточные пиявки)

Тело дорсовентрально уплощено, состоит из простомиума и 33 сомитов. Имеется передняя и обычно задняя присоски, в состав последней входят семь сег-

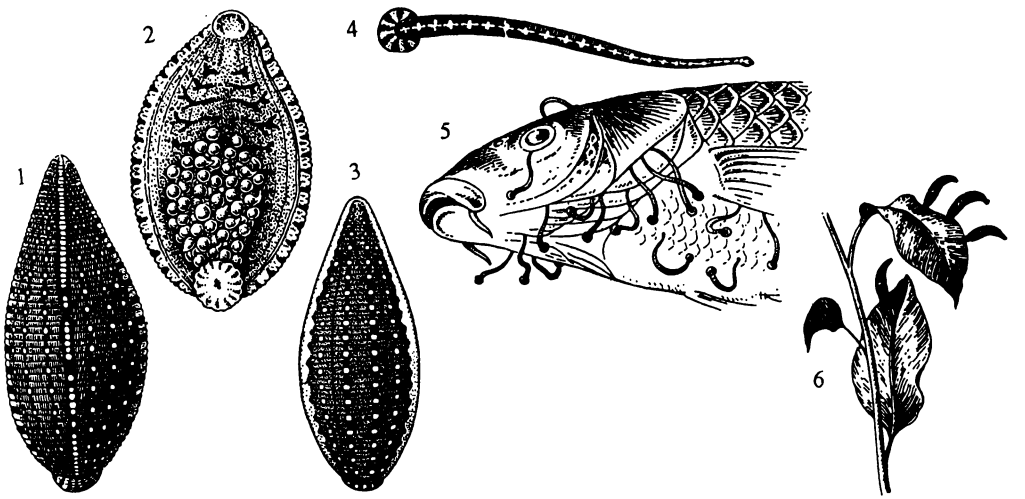


Рис. 90. Представители класса Hirudinea (Лукин, 1968):
1, 2 – Haementeria costata (со спинной и с брюшной стороны; видны прикрепленные к брюху коконы с зародышами); *3 — Glossiphonia complanata*; *4, 5 — Piscicola geometra*, паразитирующая на карпе; *6* — тропическая наземная пиявка *Haemadipsa ceylonica*

ментов. Щетинки отсутствуют. Целом редуцирован до системы каналов, пронизывающих мезенхиму и замещающих исчезнувшую кровеносную систему. Хоботок и челюсти не развиты (иногда имеются рудименты последних или стилетообразные зубы). Глотка очень длинная, пронизывающая всю переднюю часть тела. В поперечном сечении Y-образная. В промежутках между впячиваниями располагается мощная радиальная и кольцевая мускулатура. Это говорит о том, что глотка выполняет функцию насоса. Дивертикулы кишечника в зоне желудка обычно отсутствуют. Многочисленные семенники, как правило, располагаются не метамерно. Пенис не развит.

В состав отряда входят три семейства (Erpobdellidae, Semiscolecidae, Xerobdellidae). Пресноводные и наземные формы. Хищники и кровососы. Длина тела 4–6,6 см.

ЭКОЛОГИЯ

Все представители немногочисленной группы пиявок (около 300 видов в мировой фауне и около 50 видов в фауне России) — хищники, то есть животные, более или менее активно нападающие на свою добычу. По способам добывания пищи среди них можно обнаружить и типичных нападающих хищников, активно преследующих добычу, и хищников-засадчиков, нападающих на свои жертвы из укрытия, и, наконец, кровососов. Последних тоже можно отнести к хищникам-макрофагам, нападающим на добычу, значительно превышающую размеры тела хищника. Медицинская пиявка (*Hirudo medicinalis*), например, сочетает активную охоту на олигохет, других пиявок, с нападением на крупных млекопитающих, в том числе и на человека. От кровососания достаточно прост переход к эктопаразитизму, что демонстрируют рыбные пиявки из семейства Ichthyobdellidae, перешедшие, в отличие от других пиявок, предпочитающих пресные воды, к паразитизму на морских рыбах. Виды из рода *Protoclepsis* паразитируют на водоплавающих птицах.

Кровососание делает пиявок удобными промежуточными хозяевами для целого ряда паразитов, в том числе именно пиявки служат переносчиками большого количе-

ства видов трипанозом, окончательными хозяевами которых служат многие пресноводные виды рыб, среди которых большинство — промысловые объекты.

С другой стороны, пиявками питаются рыбы, водные птицы. Обнаруживают их в питании такого ныне редкого животного, как выхухоль (водяная землеройка).

Медицинская пиявка с незапамятных времен и по сегодняшний день довольно широко используется в медицинских целях, для чего ее специально разводят.

≡Тип Pogonophora≡

В тип Pogonophora входят три класса: Oweniida, Pogonophora и Vestimentifera. Они охватывают все вместе около 200 видов. Это первично-гетерономные черви, обитающие в своеобразных кожистых трубках (то есть они относятся к так называемым тубикольным червям). Длина тела составляет от первых сантиметров до 1,5 м при диаметре от 0,1 до 20–25 мм.

Судьба открытия червей, относимых к этому типу, чрезвычайно интересна и поучительна. Представители класса Oweniida известны очень давно и относятся к достаточно часто встречающимся обитателям бентоса Средиземного моря, бореальных и арктических морей. Они давно вызывали интерес со стороны исследователей, так как, будучи целомическими метамерными тубикольными червями, отличались целым рядом признаков от других седентарных полихет. Это ставило их особняком среди таковых.

Открытие червей из классов Pogonophora и Vestimentifera явилось одним из самых неожиданных событий зоологии последних десятилетий. Причина этому и их высокий таксономический ранг, и их роль в сообществах абиссали, и то, что их исследование ответило на целый ряд вопросов общебиологического значения и поставило не менее значимые вопросы перед наукой. Но не меньшую роль — по своей поучительности — сыграла та дискуссия, которая сопровождала их открытие и описание и продолжается сейчас.

Первый представитель Pogonophora (*Siboglinum weberi*) был описан Коллери в 1914 году в сборах голландской экспедиции знаменитого судна «Зибога», сделанных в морях Малайского архипелага. Коллери сразу отметил высокий таксономический ранг находки и поместил нового червя после классов Enteropneusta и Pterobranchia, как дополнение к Hemichordata. Коллери отметил и уникальное отсутствие кишечника у свободноживущего червя, но это парадоксальное явление он объяснил тем, что найденный экземпляр, который был к тому же лишен заднего отдела тела — телосомы — это оторвавшийся зооид полиморфной колонии.

Второй вид из этой группы — *Lamellisabella zachsi* (рис. 94 А)— был найден в Охотском море выдающимся исследователем полихет П. В. Ушаковым. Характерная внешность тубикольного червя, напоминающего седентарных полихет, ввела Ушакова в заблуждение и заставила причислить найденного червя к полихетам семейства Sabellidae. В 1937 году Йогансен установил, что это животное не имеет ничего общего с Annelida, и выделил его в особый класс Pogonophora. Именно Йогансен описал, что тело погонофор состоит из трех отделов, которые он ошибочно посчитал сегментами (как упоминалось выше, последний отдел тела — телосома или опистосома — тогда еще не был обнаружен).

К 1950-м годам авторитетом целого ряда исследователей, занимающихся общими вопросами анатомии, морфологии и филогении беспозвоночных (среди них были такие выдающиеся, как В. Н. Беклемишев), погонофоры в виде отдельного типа были поставлены наравне с типами Chaetognatha, Tentaculata (= Prosopygia), Enteropneusta (= Hemichordata) и Echinodermata.

Лишь в 1949 году был описан третий представитель Pogonophora — *Lamellisabella gorbunovi*, на этот раз из Северного Ледовитого океана. Далее благодаря исследовани-

ям советских экспедиций на судне «Витязь» (1949–1958 гг.) в западной части Тихого океана последовало лавинообразное увеличение числа новых форм. А. В. Ивановым было описано 17 видов из шести родов. В это же время датская экспедиция на судне «Галатея» обнаружила еще один род в море Целебес. Затем начали появляться описания погонофор из самых разных концов земного шара. Этот процесс продолжается до сих пор. Но в 1960 году появилась монография А. В. Иванова, в которой были обобщены все материалы советских экспедиций и проведен исчерпывающе полный морфоанатомический анализ организации этой группы, по уровню и глубине проработки сразу поставивший ее в ряд с давно изучаемыми. Монография, несомненно, явилась серьезным вкладом в науку.

К сожалению, одновременно она явилась невольной попыткой канонизации двух серьезных заблуждений об этих животных. Первое из них досталось А. В. Иванову от предшественников и относилось к таксономическому статусу погонофор. Само по себе это и не так страшно, но отнесение их к олигомерным целомическим животным, объединяемым в группу так называемых Deuterostomia (Вторичноротые), не ограничивалось неверным положением группы на филогенетическом древе. Оно заставляло неправильно трактовать сам план их организации. Из-за этого спинной стороной Pogonophora считалась та, где находился нервный ствол, то есть животное буквально перевернули с живота на спину.

Второе заблуждение было сформулировано самим А. В. Ивановым. Оно было вызвано фактом парадоксального отсутствия кишечного тракта у свободно живущих червей, каковыми являются Pogonophora, и наличием своеобразной кроны щупальцев. На том уровне изученности гипотеза о внекишечном пищеварении погонофор казалась вполне правдоподобной.

В 1962 году появилась работа Н. А. Ливанова и Н. А. Порфирьевой, которые, используя материал монографии А. В. Иванова, дали ему кардинально иное толкование. Они провели последовательное сравнение организации погонофор с червями из семейства Oweniidae, относимыми тогда к полихетам, и исчерпывающе доказали гомологию тагмозиса этих червей и погонофор, а также целого ряда ведущих систем органов (нервная, дыхательная, кровеносная) и других анатомических структур (прикрепительных органов и т. п.). Выводы Н. А. Ливанова и Н. А. Порфирьевой было блестяще подтверждены последовавшей вскоре за выходом их работы находкой до этого неизвестной телосомы у Pogonophora. Это поставило на повестку дня задачу перенесения погонофор в Annelida или сближения с ними.

В самое последнее время стало ясно (работы О. В. Бубко и Ю. С. Миничева): черви из семейства Oweniidae настолько отличаются от других Polychaeta, что несомненна их независимость от них. Видимо, возникнув одновременно с полихетами, предки Pogonophora сразу адаптировались к жизни в трубках, дав впоследствии две ветви: погонофор с вестиментиферами и овениид. Это предположение и послужило основанием для объединения их всех в один тип.

То, что гипотеза внекишечного пищеварения неверна, выяснилось лишь в последние годы, когда началось активное изучение дна океана с помощью обитаемых подводных аппаратов. Именно тогда были открыты уникальные сообщества абиссальных гидротерм, в которых одним из ведущих организмов оказались близкие к погонофорам Vestimentifera, выделяемые в отдельный класс. Первый представитель вестиментифер был добыт в 1966 году на глубине 1125 м на континентальном склоне Калифорнии подводным аппаратом «Deepstar», принадлежащим военно-морским силам США. Всеобщее внимание они приобрели после открытия гидротермальных оазисов, в которых вестиментиферы оказались доминирующей группой организмов. В 1981 году появилось описания гигантских вестиментифер *Riftia pachyptila*. Оно принадлежало Мередиту Л. Джонсу. У них обнаружен своеобразный симбиоз с хемо-

синтезирующими бактериями, живущими в специальном отделе тела червя — трофосоме. В настоящее время вопросам физиологии, биохимии и молекулярной биологии этого вида посвящены сотни работ. Позднее наличие аналогичного симбиоза было установлено и у некоторых погонофор.

Так завершилась оригинальная и в то же время во многом типичная история открытия и описания крупной таксономической группы морских животных, сопровождавшаяся столкновением мнений, своеобразной драмой идей, перефразируя А. Эйнштейна. В конечном итоге она завершилась открытием биоценозов черных курильщиков — важнейшего и широко распространенного экологического явления, не имеющего аналогов в наземной среде. Процессы хемосинтеза в оазисах, возникающих вокруг черных курильщиков, в большой степени способствуют снабжению абиссали органическим веществом.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

Тело подразделяется на тагмы: протосому, мезосому, метасому и телосому (опистосому). Протосома несет щупальца, не гомологичные таковым седентарных полихет. Они служат околоротовыми придатками, несут богатую капиллярную сеть и выполняют дыхательную функцию. Параподии рудиментарны или исчезают совсем. Щетинки также рудиментарны или имеются только в телосоме. Зато развиваются своеобразные кольцевые пояса щетинок седентарного типа (tori uncinigeri) — от 2–6 до 16 поясов (отсутствуют у Vestimentifera), лежащих близ задней половины метасомы. Они вместе с системой псевдометамерно располагающихся папилл служат для закрепления червя в трубке. В тех частях метасомы, где располагаются пояса щетинок, покровы образуют два дорсолатеральных железистых поля. Более или менее строгая метамерность целома соблюдается лишь в телосоме. В остальных отделах тела диссепименты сохраняются, как правило, лишь в качестве перегородок между тагмами.

Центральная нервная система в виде нервного кольца в протосоме и первично непарного брюшного мозга в виде прямого тяжа в эпидермисе вентральной поверхности тела.

Целомодукты и их производные характеризуются постсептальными воронками и пресептальными выводными протоками.

☐ Класс Oweniida

Овениды — целомические полимерные черви с ларвальными и постларвальными сегментами, с параподиальным комплексом, живущие в трубках. Это первично гетерономные животные, у которых на первичную гетерономность накладывается вторичная, благодаря чему складывается ряд черт строения уникального характера.

Тело овениид цилиндрической формы, обычно состоит из сегментов разной длины (рис. 91). Простомиум маленький, слит с перистомиумом, может нести или не нести жаберные перепонки, или же иметь или не иметь пару разветвленных щупальцев. Параподии редуцированы до состояния валиков или папилл. Нотоподии с простыми волосовидными щетинками, невроподии с продольно вытянутыми крючками, образующими кольцевые пояски щетинок (tori uncinigeri), подобно тем, что имеются у седентарных полихет. Они начинаются у железистого скопления, тянущегося вдоль срединной брюшной линии. Количество поясков со щетинками может достигать 16 и более. Щетинки имеют двигательный аппарат в виде продольных и кольцевых волокон в субэпителиальной пограничной мембране и веерообразно расходящихся тонофибрилл, расположенных в эпителии кольцевого пояска.

Покровы Oweniida — железистый эпителий, эпителиальные клетки которого могут нести жгутики. Это уникальное явление среди целомат.

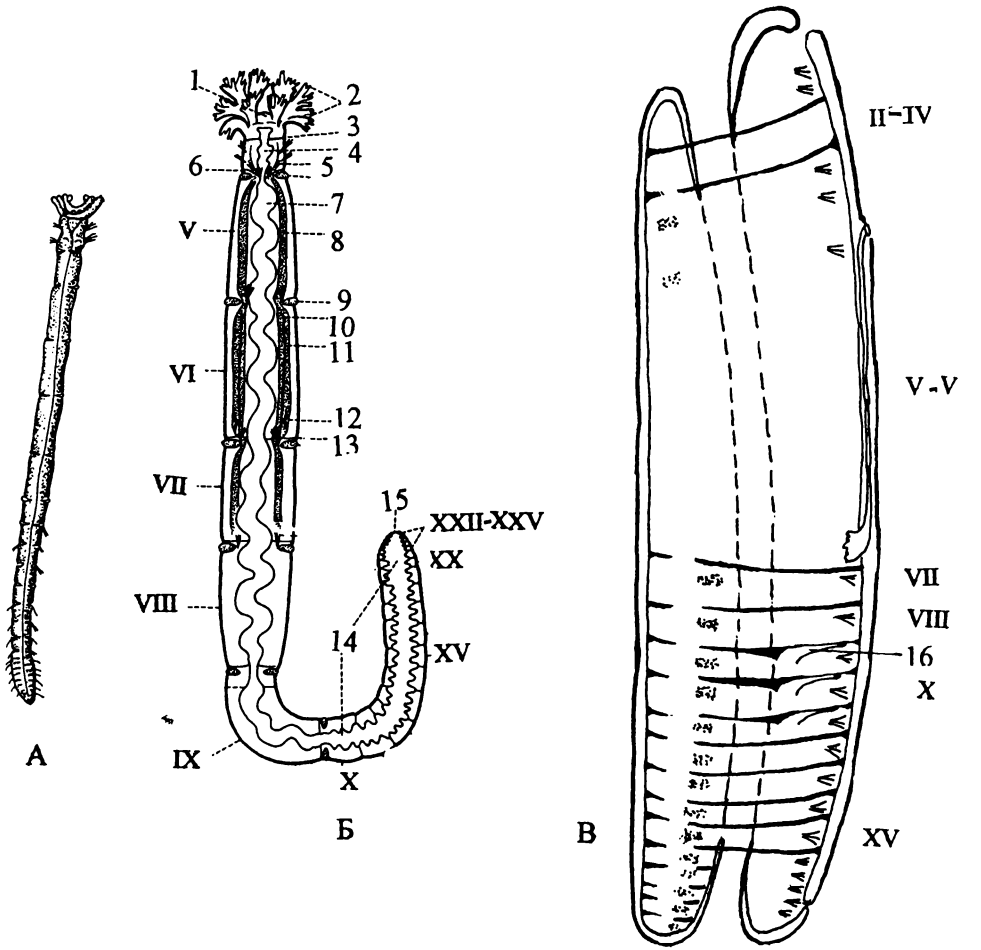


Рис. 91. План организации Oweniida на примере *Owenia fusiformis*:
А – внешний вид (Hartmann, Schröder, 1993); Б – план организации *Owenia fiisiformis* (Liwanow, Porfirjewa, 1967); В – план организации Oweniida (Миничев, Бубко, 1992). Римскими цифрами обозначены соответствующие сомиты тела; *1* – губной орган; *2* – околоротовые щупальца; *3* – диссепимент между протосомой и мезосомой; *4* – пищевод; *5* – щетинки нотоподий; *6* – диссепимент между мезо- и метасомой; *7* – средняя кишка; *8* – дорсолатеральная железистая полоска; *9* – tori uncinigeri; *10* – отверстие целомодукта; *11* – целомодукт; *12* – воронка целомодукта; *13* – диссепимент между мета- и телосомой; *14* – задний отдел кишечника; *15* – анальное отверстие; *16* – септальная трубка

Тело Oweniida состоит из четырех тагм, типичных для всех представителей типа.

Головной отдел (протосома) образован рудиментарной головной лопастью, слившейся с первым сомитом. Он может нести придатки, располагающиеся в таком случае полукругом по краю субтерминальной ротовой воронки. Они не гомологичны подобным придаткам полихет, так как принадлежат первому сомиту тела. Голова отделена от следующего отдела тела диссепиментом и лишена нотоподиев со щетинками. Щупальцевый аппарат, развитый у представителей рода *Owenia*, представлен шестью пластинчатыми выростами стенки тела, располагающимися на переднем крае сомита по три справа и слева от ротовой воронки. Эти пластинки многократно дихотомиче-

ски ветвятся, образуя разветвленную крону. Внутренняя сторона щупальцев покрыта мерцательным, а снаружи — кутикулярным эпителием. Между пластинками эпителия проходит узкий просвет целома с кровеносными сосудами, образующими на выходе из щупальцев синусы вблизи диссепимента и вокруг рта. Это говорит о том, что щупальца выполняют в первую очередь функции жабр, а также и седиментации пищевых частиц, переносимых затем мерцательным эпителием ко рту.

Щупальца иннервируются близлежащими участками диффузного нервного плексуса, образующего сплошной слой в основании эпителия (см. ниже). С вентральной стороны ротовой полости под широкой воронкой глотки располагается так называемый «губной орган», образованный овальным валиком прозрачных эпителиальных клеток. Он окружен бороздкой с очень тонкой эпителиальной выстилкой. Считается, что он играет роль в выработке защитной трубки.

Головной отдел имеет обширную головную полость, своими отрогами заходящую в щупальца. Она открывается наружу специальным непарным отверстием. К этому отделу тела принадлежит также глоточная часть пищеварительного тракта.

Следующий отдел, мезосома, или торакальный отдел, несколько более длинный, содержит пищевод и состоит из трех сомитов. Он сохранил редуцированные параподии, но только в виде трех пар пучков щетинок нотоподиев (невроподии редуцированы полностью). Задняя пара нотоподиев редуцирована заметно сильнее двух первых. Кольцевые пояса с крючковидными щетинками отсутствуют. Имеются три пары тубипарных (вырабатывающих вещество трубки) желез. Это мешковидные железистые трубки, находящиеся в целоме соответствующих метамер. Открываются наружу у основания нотоподия. Для торакального отдела характерно наличие медиовентральной ресничной полосы — нейротрохоида. Торакальный отдел служит как бы подставкой для головного благодаря сильному развитию кольцевой мускулатуры кожно-мускульного мешка. В других отделах она развита слабо. Торакальный отдел ограничен сзади мускулистой септой, аналогичной той, что отделяет его впереди от головного отдела.

Следующий отдел тела (метасома или передний абдоминальный) состоит из пяти очень длинных сомитов (с пятого по девятый). Он содержит передний отдел энтодермальной кишки в виде равномерно широкой трубки и составляет большую часть длины тела червя.

В шестом сомите располагается пара мерцательных воронок (рис. 91 Б), протоки которых в виде интраэпителиальных каналов продолжаются вперед в покровах до пятого сегмента, где и открываются наружу. Функция их не совсем ясна. По мнению Н. А. Ливанова это целомодукты, служащие для выведения половых продуктов. По мнению Ю. С. Миничева и О. В. Бубко, которые несколько по-иному располагают на схеме, показывающей план строения овениид (рис. 91 В), это органы выделения. Н. А. Ливанов отмечает, что у *Owenia* под слоем продольных мышечных волокон располагается слой пузырчатых клеток целенхимы, покрытый однослойным целотелием, в котором аккумулируется зернистость экскреторного характера. Если прав Н. А. Ливанов, первый абдоминальный отдел можно считать половым отделом тела.

В этом отделе также имеются парные тубипарные железы в пределах каждого сомита.

Далее с 10 по 25 сомиты тянется телосома или задний абдоминальный отдел. Его иногда предлагают разделить на две части (см. ниже). Метамеры этого отдела значительно короче. Они содержат заднюю часть энтодермальной кишки, которая имеет другой характер, нежели в предыдущем отделе, давая боковые расширения соответственно диссепиментам.

Невроподии в пределах телосомы сохраняют щетинки, теряя вид кольцевых валиков.

В 9–11 сегментах имеются несколько коротких узких септальных трубок, которые осуществляют сообщение целомов с наружной средой. Они располагаются в межклеточном пространстве (между листками диссепиментов).

Анальная область вместе с несколькими узкими сегментами, прилегающими сзади, предлагают выделить в самостоятельный отдел тела, специализированный для выполнения репродуктивных функций (при условии, что мерцательные воронки не выполняют их). Некоторые исследователи считают, что в целоме преданальных сегментов накапливаются половые продукты. Этому предшествует сарколиз, характерный для эпитокных форм полихета. Вымет половых продуктов у овениид происходит, по мнению этого автора, в результате перистальтических движений через пару специальных околоанальных отверстий. Они не обладают мерцательными воронками и носят неметамерный характер. Дифференцировка этого отдела подчеркивается особенностью его иннервации. Брюшной нервный ствол проходит по анальной лопасти и, загибаясь, продолжается в эпителии кишечной трубки.

Расчленение тела на тагмы не могло не сказаться на строении кожно-мускульного мешка, который в целом характеризуется слабым развитием (вплоть до исчезновения в некоторых частях тела) кольцевой мускулатуры. Продольные мускульные волокна нематоидного типа.

Висцеральный листок целома образован эпителиально-мускульными клетками, в результате чего образуется единый целотелиально-мускульный слой. Мышечные волокна соматического листка отдифференцированы и образуют слой продольных мышц.

Кровеносная система замкнутая, полихетного типа. Собственные стенки сосудов отсутствуют. Для нее характерно образование на брюшном сосуде в абдоминальном отделе боковых выростов — ампул, которые вдаются в целом и связаны с расположением гонад. В вентральном выросте переднего конца тела имеются лакунарные расширения — пара боковых лакун, придающих в результате жесткость (ригидность) этому участку тела.

Нервная система полностью располагается в эпидермисе, примыкая к базальной мембране (рис. 92 А, *10*). Значительная ее часть представлена нервным сплетением, образующим сплошной нервный пласт в эпидермисе переднего отдела тела и в эпителии переднего отдела кишки. Центральные отделы нервного аппарата являются лишь дифференцированными участками общего нервного плексуса. Они представлены мозгом, окологлоточными коннективами, дополнительной окологлоточной дугой, брюшным нервным стволом и пятью дополнительными продольными тяжами (рис. 92 Б).

Мозг в виде дугообразного тяжа расположен дорсально в основании щупальцевой кроны и переходит в более тонкие окологлоточные коннективы. На поверхности тела положение мозга отмечено глубоким и узким эпидермальным желобком.

От боковых участков мозга и окологлоточных коннективов отходят многочисленные нервные волоконца, которые, близко располагаясь друг к другу и переплетаясь, образуют сплошной слой в эпидермисе щупальцев. Он пронизан сократительными волокнами (тонофибриллами) и содержит нервные клетки.

Брюшной нервный ствол по строению сходен с мозгом. Он лежит в эпидермисе вентральной поверхности тела в виде прямого тяжа с двумя расширениями в области диссепиментов 4 и 9 сегментов, отделяющих метасому от мезосомы с одной и телосомы — с другой стороны (рис. 92 Б).

От брюшного нервного ствола на всем его протяжении отходят множество боковых нервов. Из-за неравномерного развития сомитов в их состав попадает разное количество боковых нервов. Они сопровождаются субэпителиальным нервным плексусом.

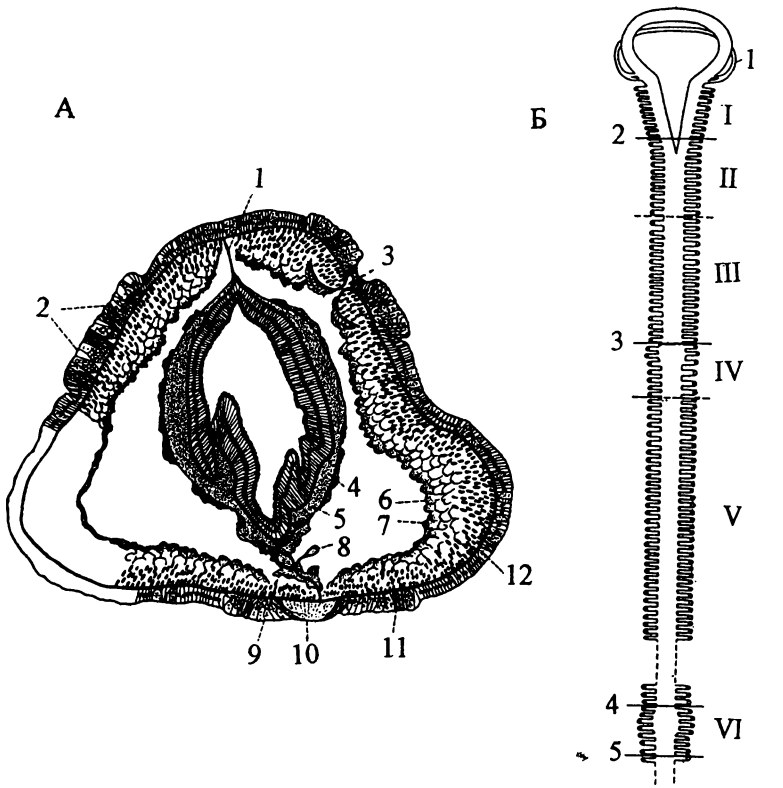


Рис. 92. Внутреннее строение Oweniida:
А — поперечный срез через шестой сегмент в районе воронки целомодукта (Liwanow, Porfirjewa, 1967): *1* — дорсальный мезентерий; *2* — продольная дорсолатеральная железистая полоска; *3* — воронка целомодукта; *4* — эпителий кишечника; *5* — синус кровеносной системы; *6* — пузырчатая целенхима; *7* — целотелий; *8* — ампула брюшного сосуда (*9*); *10* — нервный плексус; *11* — медиовентральный железистый валик; *12* — продольная мускулатура; Б — строение нервного плексуса (Бубко, Миничев, 1972): *1* — дополнительная надглоточная дуга; *2* — диссепимент-1; *3* — диссепимент-2; *4* — диссепимент-6; *5* — диссепимент-7. Римскими цифрами обозначены номера сегментов

Органы чувств представлены довольно примитивными глазами (у *Owenia* — на основании щупальцевой кроны на вентральной поверхности тела), а иногда также нухальными органами (у *Myriochele*, например).

Яйца *Owenia*, небольшие по размерам, откладываются в воду, где оплодотворяются, и развитие их ведет к пелагической личинке оригинального строения — митрарии (рис. 93 А). Бросающейся в глаза особенностью строение митрарии является развитие специальных гипертрофированных щетинок, которые сильно увеличивают общую поверхность тела личинки, позволяя ей парить в толще воды. Митрария относится к типу так называемых эндоларвальных личинок, для которых характерно сильное разрастание верхней, надротовой, части — эписферы. Она полностью скрывает личиночное тело. Личинка претерпевает катастрофический метаморфоз, в процессе которого дефинитивная эктодерма обрастает кишку, вытесняя личиночную эктодерму митрарии (рис. 93 Б).

В состав класса входит отряд Oweniida с единственными семейством Oweniidae, с пятью родами.

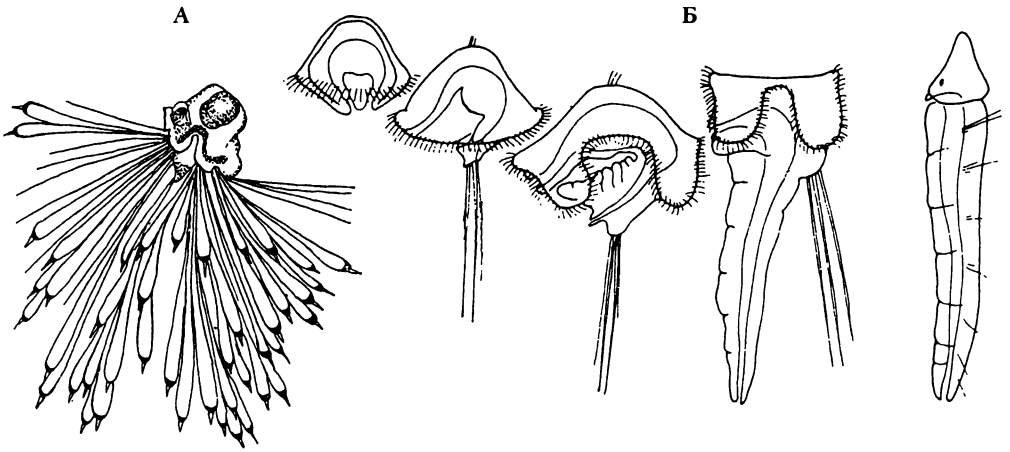


Рис. 93. Личиночное развитие овениид:
А – личинка митрария (Hartmann, Schröder, 1993); Б – личиночное развитие Owenia (Барнс с соавт., 1992)

☐ Класс Pogonophora

Погонофоры — живущие в трубках целомические черви с первично гетерономной метамерией, которая достигла такого уровня специализации, что отдельные участки тела превратились в отделы (тагмы), выполняющие конкретные комплексы функций. Это сопровождается частичной или полной потерей внешних признаков метамерии. В настоящее время известно около 180 видов, относящихся к этому типу (рис. 94 А, 95).

Длина тела погонофор варьируется в широких пределах. К числу миниатюрных форм относится, например, *Siboglinum pellucidum*, у которого тело имеет не более 5,5 см в длину при ширине 0,1 мм. Длина одной из самых крупных погонофор — *Zenkevitchiana longissima* — достигает 36 см при ширине тела 0,8 мм. Такие пропорции очень характерны. У одной из наименее вытянутых погонофор — *Spirobrachia beklemischevi* — длина в 100 раз больше ширины, тогда как у *Siboglinum caullery* эти соотношения достигают 600 : 1.

Мелкие и среднего размера формы полупрозрачны, почти бесцветны или беловаты. Сквозь стенку тела просвечивают наполненные красной кровью кровеносные сосуды. Крупная Spirobrachia grandis отличается от других кирпично-красной окраской тела.

ОТДЕЛЫ ТЕЛА

Тело погонофор состоит из типичных для типа Pogonophora четырех тагм — протосомы, мезосомы, метасомы и телосомы (или опистосомы). Протосома снабжена выступающей вперед срединной или головной лопастью и длинными щупальцами. Мезосома и метасома лишены придатков. Телосома сохраняет метамерность и несет поперечные ряды щетинок (см. рис. 94 А).

Отчетливое внешнее выражение всех отделов тела характерно не для всех погонофор. У некоторых форм протосома может быть слита с метасомой (см. рис. 95 А).

Протосома — передний, самый короткий отдел тела. Ее длина редко превышает ширину. Передний конец протосомы, как правило, образует сужающуюся терминальную головную лопасть. Протосома несет длинные щупальца. Их число варьируется от 1 до 200 с лишним.

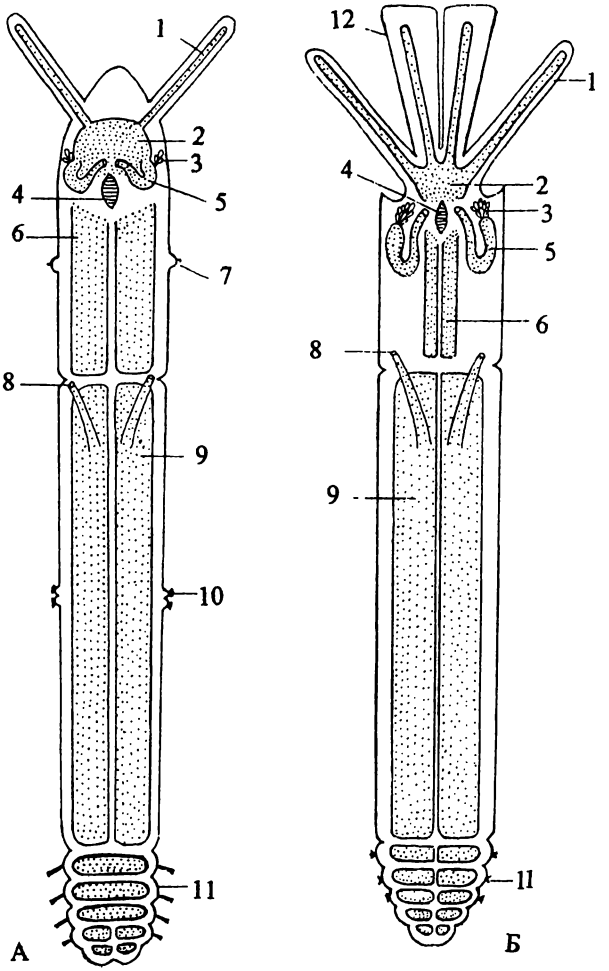


Рис. 94. План организации классов (А) Pogonophora и (Б) Vestimentifera (Малахов, Галкин, 1998):
1 — щупальца; *2* — передняя часть периваскулярного целома (протоцель); *3* — протонефридий; *4* — сердце; *5* — выделительные каналы; *6* — задняя часть периваскулярного целома (мезоцель); *7* — уздечка; *8* — половые отверстия; *9* — туловищный целом; *10* — аннули; *11* — телосома (опистосома); *12* — обтюракулы

Мезосома имеет цилиндрическую форму или слегка сжата дорсовентрально. У большинства видов она снабжена так называемой уздечкой (frenulum), представленной парой бурых или черных кутикулярных килей, развитых в передней части отдела. Кили начинаются медиально на спинной стороне, проходят косо вперед к боковой поверхности отдела, затем переходят на брюшную поверхность, постепенно утончаясь. Они обычно лежат на более или менее высоких эпидермальных валиках.

Полагают, что уздечка позволяет цепляться за внутреннюю поверхность трубки при передвижении животного внутри нее или служит для временной фиксации переднего конца червя внутри трубки.

Мезосома отделена от протосомы и метасомы хорошо выраженными диссепиментами.

Метасома отличается необычной длиной и составляет большую часть тела. От мезосомы на поверхности тела отделена резкой кольцевой бороздкой. Во внешнем строении метасомы хорошо различаются две главные области: передняя, преаннулярная, простирающаяся до особых поясков (annulus), и задняя, постаннулярная, расположенная позади нее.

Преаннулярная область в своей передней части снабжена довольно широким дорсальным желобком, сглаживающимся позади. Он ограничен с боков валиками, несущими каждый по одному ряду прикрепительных папилл, с маленькими кутикулярными пластинками. У подавляющего большинства погонофор расположение папилл в передней части метасомы производит впечатление метамерного. Чем дальше назад, тем больше эта метамерность нарушается и вскоре папиллы, которые выполняют, как считают, прикрепительную функцию, рассеиваются более или менее беспорядочно вдоль всей длины преаннулярной области.

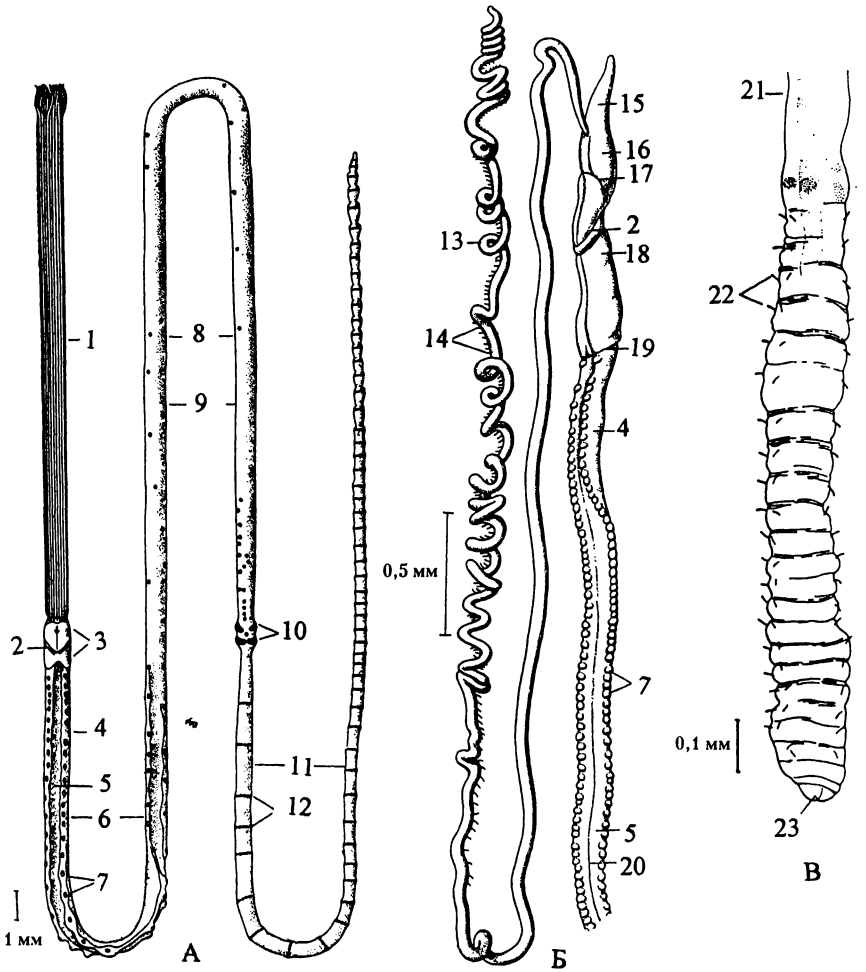


Рис. 95. Внешнее строение погонофор (Иванов, 1960):
А – *Lamellisabella zachsi*, вид со спинной стороны, без телосомы; Б – *Siboglinum caulleryi*, передняя половина тела с правой и отчасти со спинной стороны; В – *Siboglinum caulleryi*, телосома (Иванов, 1964); *1* – щупальцевая крона; *2* – уздечка; *3* – передний отдел, образовавшийся благодаря слиянию протосомы и мезосомы; *4* – метасома; *5* – спинной желобок; *6* – псевдометамерный участок метасомы; *7* – папиллы; *8* – преаннулярная область метасомы; *9* – участок метасомы, лишенный внешних признаков метамерии; *10* – пояски; *11* – постаннулярная область метасомы; *12* – поперечные дорсальные ряды папилл; *13* – щупальце; *14* – пиннулы; *15* – головная лопасть; *16* – протосома; *17* – бороздка между прото- и мезосомой; *18* – мезосома; *19* – бороздка между мезо- и метасомой; *20* – просвечивающий спинной кровеносный сосуд; *21* – соединительный участок между мета- и телосомой; *22* – щетинка; *23* – терминальная лопасть

Эта область туловища отличается также наличием широкой вентральной ресничной полоски покровов. Она начинается от переднего края метасомы, тянется обычно до конца метамерного участка.

В передней части метасомы лежат пояски зубчатых пластинок, гомологичных tori uncinigeri Oweniida. Чаще всего имеются два пояска, расположенные рядом, один позади другого, на мускулистых валиках. На спинной стороне они обычно прерваны. Количество таких поясков у разных погонофор колеблется от двух до шести. Каждый

поясок состоит из двух или нескольких рядов очень мелких овальных хитиновых пластинок, поверхность которых покрыта мельчайшими зубцами. Каждая пластиночка представляет собой «головку» погруженной в покровы щетинки.

Позади поясков обычно имеется заметное сужение. Вслед за ним начинается постаннулярная область. Она очень длинная, имеет более или менее цилиндрическую форму, сужается к заднему концу метасомы. У некоторых погонофор этот участок метасомы может иметь крупные вентральные железистые щитки, или более или менее правильно расположенные дорсальные поперечные ряды мелких прикрепительных папилл с кутикулярными палочковидными пластинками.

На метасоме лежит одна пара половых отверстий. У самцов они помещаются на выпуклых половых папиллах, лежащих дорсально впереди первой пары метамерных прикрепительных папилл. У самок латеральные половые отверстия лежат в средней части метасомы.

Телосома как бы отделена от метасомы коротким цилиндрическим участком плотной консистенции, диаметр которого равен диаметру дистального конца метасомы и заметно уже ширины телосомы. На заднем конце она оканчивается терминальным углублением, как бы делящим его на две лопасти. У *Siboglinum caullery* телосома несет 17–21 ряд щетинок. В каждом таком поперечном ряду имеется шесть щетинок: две латеральные, две дорсальные и две вентральные. Ширина телосомы точно соответствует ширине просвета трубки, благодаря чему щетинки имеют возможность прочного сцепления с нею и фиксации тела погонофоры.

Для телосомы характерна хорошо выраженная сегментация (рис. 95 В). Каждому сегменту соответствует один поперечный ряд щетинок. Щетинки расположены поодиночке, каждая на две трети погружена в щетинконосный мешочек. На заднем конце отдела имеется зона роста сегментов. Отдельные сегменты отделены друг от друга мускулистыми септами. Кожно-мускульный мешок отдела развит очень слабо. Кольцевые волокна почти незаметны, продольные несколько сильнее развиты на брюшной стороне и располагаются на некотором расстоянии друг от друга.

ЩУПАЛЬЦЕВЫЙ АППАРАТ

Щупальца погонофор представляют собой выросты тела с целомическим каналом внутри. Они прикрепляются на переднем крае протосомы дорсальнее основания головной лопасти и у всех видов, кроме однощупальцевых *Siboglinum*, формируют так называемую щупальцевую крону (рис. 96). Количество щупальцев у разных родов погонофор варьируется от одного (*Siboglinum*) до более 200 (*Spirobrachia grandis* – 223). Как правило, наиболее примитивные формы имеют небольшое количество щупальцев. В процессе эволюции прослеживается их увеличение, но, судя по особенностям иннервации, единственное щупальце *Siboglinum* — результат вторичной олигомеризации их числа.

У многощупальцевых *Polybrachia* и *Galathealinum*, а также у ряда других погонофор сохраняется подковообразное основание кроны, демонстрирующее их гомологию щупальцам Oweniida. У *Spirobrachia* произошло сильное удлинение правого колена подковообразного основания кроны и закручивание его в спираль в центростремительном направлении. При сохранении однорядного расположения щупальцев общее число их значительно возросло и сформировалась спирально закрученная крона. Максимальное увеличение количества щупальцев было достигнуто винтовым их расположением на штопорообразном выросте протосомы – лофофоре, лежащем внутри основания кроны и несущем большую часть щупальцев (рис. 96 А).

Каждое щупальце снаружи одето довольно плотной кутикулой, а внутри складывающие его клетки эпителия несут реснички. Эпителиальные клетки, обращен-

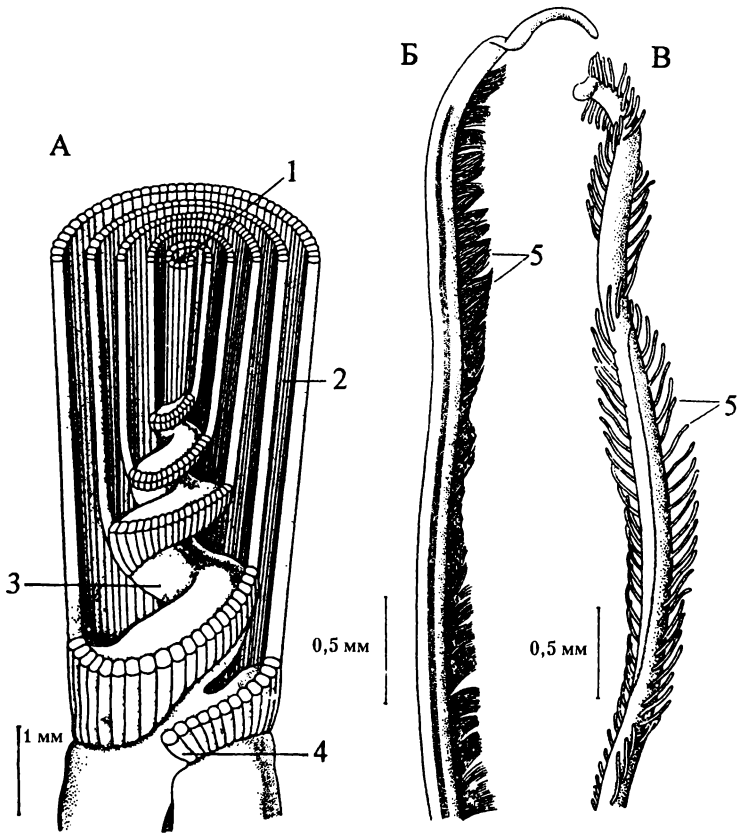


Рис. 96. Строение щупальцев у погонофор (Иванов, 1960):
А – щупальцевая крона *Spirobrachia grandis*; вид со спинной стороны; спинные щупальца удалены; Б – дистальный участок щупальца *Lamellisabella zachsi*; В – то же, *Siboglinum plumosus*; *1* – краевое внутреннее щупальце; *2* – межщупальцевая полость; *3* – лофофор; *4* – краевое наружное щупальце; *5* – гашнулы

ные внутрь кроны, на всем протяжении щупальца, кроме его базальной части, дают выросты, образуя очень тонкие и нежные нитевидные пиннулы. Длина их не более 0,75 мм и они скорее напоминают ворсинки. Пиннулы как бы заполняют межщупальцевое пространство (рис. 97).

Длина щупальцевой кроны у всех погонофор весьма значительна, одновременно превышая диаметр тела в 20–30 раз. Единственное и необычайно длинное щупальце *Siboglinum* лишено пиннул. Оно может сворачиваться в спираль, образуя трубку.

ПОКРОВЫ

Характерной особенностью покровов является мощное развитие кутикулы, которой покрыта вся поверхность тела, в том числе, как упоминалось выше, и та часть щупальцев, которая лишена пиннул (рис. 97, *10*).

Эпидермис погонофор состоит из эпителиальных и железистых клеток и нервных элементов — ганглиозных и чувствительных клеток и более или менее толстого слоя нервных фибрилл. Он лежит на базальной мембране, к которой примыкает кольцевой мускулистый слой. Клетки вентральной ресничной полоски снабжены густыми и сравнительно короткими ресничками.

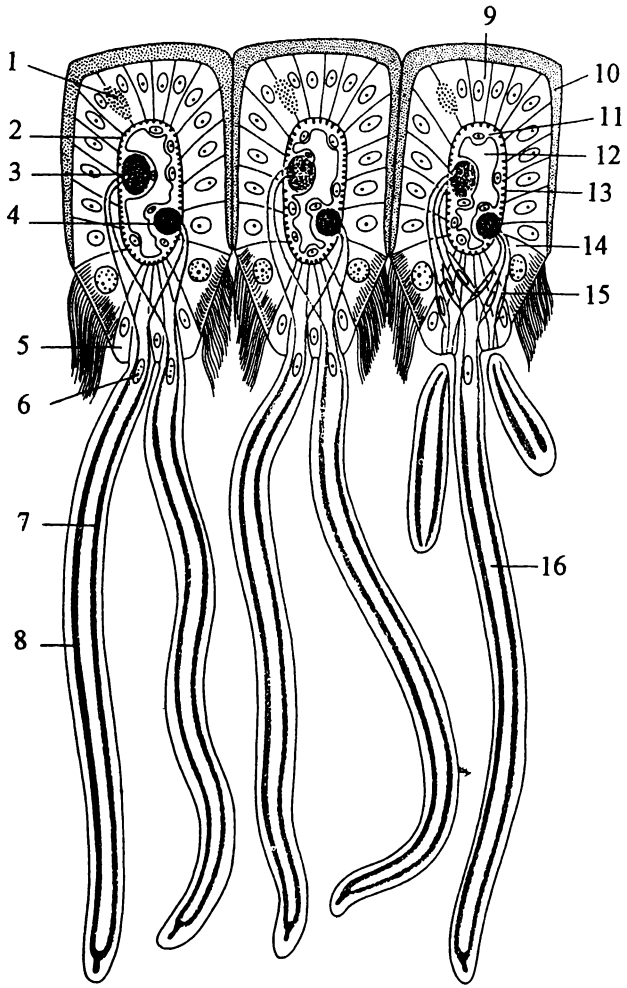


Рис. 97. Схема-реконструкция поперечного разреза трех соседних щупалец *Lamellisabella zachsi* (Иванов, 1960):
1 — нерв щупальца; *2* — продольные мускульные волокна; *3* — выносящий сосуд щупальца; *4* — приносящий сосуд щупальца; *5* — железистая клетка; *6* — ядро пиннулы; *7* — приносящий капилляр пиннулы; *8* — выносящий капилляр пиннулы; *9* — эпидермис; *10* — кутикула; *11* — перитонеальный эпителий; *12* — целом; *13* — базальная мембрана; *14* — ресничная клетка; *15* — клетка, прилегающая к капилляру; *16* — пиннула

Одноклеточные железы особенно многочисленны на переднем конце тела. Среди них выделяются слизистые, тубипарные и белковые железы. Помимо одноклеточных в составе эпидермиса все Pogonophora имеют еще многоклеточные железы кожного происхождения, погруженные в целом и также выделяющие вещество трубки (рис. 98 А). Одни из них лежат в целомах мезосомы и метасомы, другие помещаются в целомических полостях прикрепительных папилл. Эти железы имеют колбообразную форму с более или менее длинным многоклеточным протоком, открывающимся на поверхности тела. Снаружи железа одета тонким слоем мускульных волокон и перитонеальным эпителием. Их наружные отверстия желез часто хорошо заметны при рассмотрении животного.

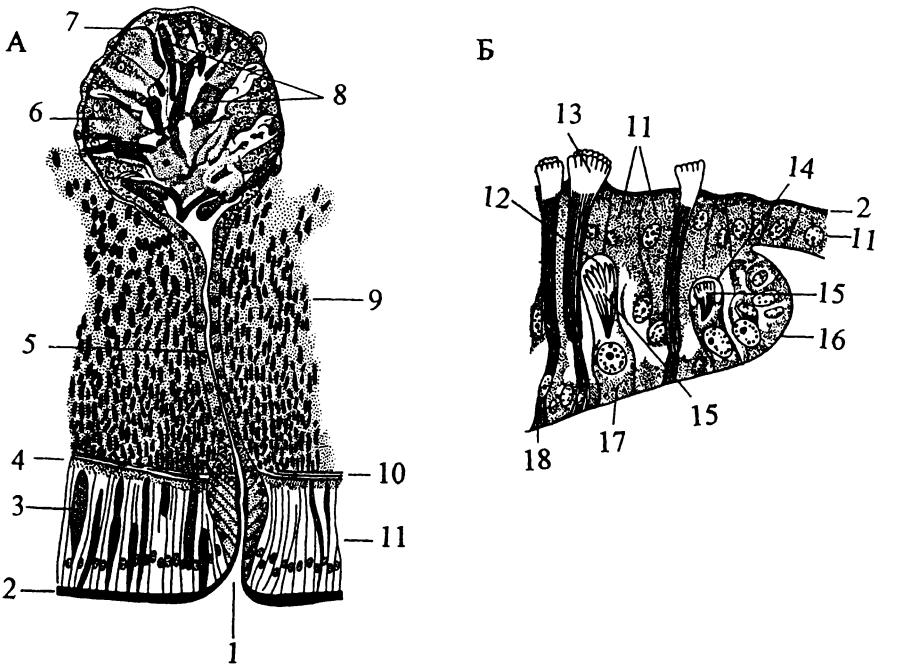


Рис. 98. Элементы покровов погонофор (Иванов, 1960):
А – тубипарная железа из метасомы *Spirobrachia grandis*; Б – эпителий поясков зубчатых щетинок *Lamellisabella zachsi*; *1* – пора железы; *2* – кутикула; *3* – железистая клетка; *4* – нервный плексус, лежащий вентрально в слое эпидермиса; *5* – проток тубипарной железы; *6* – зернистый секрет; *7* – мускульное волокно железы; *8* – секрет пластинчатой формы; *9* – продольная мускулатура; *10* – кольцевой мускульный слой; *11* – эпителий; *12* – вакуоль вокруг растущей щетинки; *13* – зубчатая пластинка (головка) щетинки; *14* – колпачок над зубцами развивающейся щетинки; *15* – молодые развивающиеся щетинки; *16* – базальная мембрана; *17* – хетогенная клетка; *18* – базальная клетка щетинки

Секрет тубипарных желез имеет двойственную структуру: зернистый и в виде пластинчатых овальных телец (рис. 98 А). В обоих случаях по своему химическому составу это полисахариды.

К эпидермальным образованиям относятся и tori uncinigeri, служащие для фиксации тела червя внутри трубки (рис. 98 Б). Каждая такая щетинка образуется из одной клетки.

МУСКУЛАТУРА

Pogonophora обладают настоящим кожно-мускульным мешком, состоящим из гладких мышечных волокон. Непосредственно под базальной мембраной эпидермиса залегает кольцевой слой, за ним следует более мощный продольный слой мускулатуры. Мощность кожно-мускульного слоя уменьшается спереди назад. Слабее всего он развит в постаннулярной области туловища.

Кольцевой слой мышц очень тонок, но имеется у всех погонофор. Его мускульные волокна представлены очень длинными и тонкими веретеновидными клетками. За счет кольцевого слоя образуется мускулатура уздечки.

Продольная мускулатура образует плотный слой, достигающий у крупных форм значительной мощности. Она состоит из очень длинных лентовидных волокон, располагающихся на поперечном срезе перпендикулярно к кольцевому мускульному

слою. Нередко они образуют один ряд (у мелких форм). Часто продольная мускулатура представлена нематоидными клетками.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Нервная система Pogonophora целиком залегает в толще эпителия (рис. 98, 99). Нервный слой образует почти сплошной плексус с местными утолщениями, более или менее богатыми ганглиозными клетками. Однако он настолько неясно отделен от остальной части эпидермиса, что границы центрального отдела нервного аппарата установить довольно трудно.

В сильно утолщенном эпидермисе вентральной стороны протосомы залегает объемистая нервная масса. Впереди она заходит далеко вперед за уровень прикрепления щупальцев, а сзади простирается до задней границы протосомы. На уровне прикрепления щупальцевого аппарата мозг расширяется в боковые выросты, заходящие на спинную сторону, где они сливаются. Так образуется полное нервное кольцо. От боковых участков кольца отходят нервы щупальцев. Сзади от брюшного отдела мозга берет начало непарный продольный нервный тяж, тянущийся до заднего конца тела. Он носит волокнистый характер и беден ганглиозными клетками.

К органам чувств, кроме одиночных рассеянных чувствительных клеток головной лопасти, можно отнести с некоторой вероятностью лишь вентральную ресничную полоску метасомы, служащую, вероятно, хеморецептором.

ЦЕЛОМ И ЕГО ПРОИЗВОДНЫЕ

Первичная гетерономность метамерии погонофор отразилась и на строении целома. Его расчленение соответствует расчленению тела погонофор на отдельные тагмы и в первых трех отделах потеряла всякие следы первичной метамерии, еще заметные у Oweniida. Каждый из этих отделов тела обладает собственной вторичной полостью тела, а телосома имеет до 30 непарных целомических мешков, соответственно количеству слагающих ее сомитов. Парные целомы мезосомы и метасомы соприкасаются в сагиттальной (продольной вертикальной) плоскости, образуя мезентерий (рис. 99). Все целомические полости ограничены перитонеальным эпителием, одевающим также поверхности внутренних органов.

Протосома имеет всегда непарный целом — первый целом тела, или процель. Он очень мал по сравнению с целомами других тагм и занимает незначительную часть протосомы, помещаясь у основания щупальцевого аппарата. От него берут свое начало целомические каналы щупальцев и через его полость проходят приносящие и выносящие сосуды кровеносной системы. В полость протоцеля открываются внутренние концы передней пары целомодуктов. Его стенки образованы низким перитонеальным эпителием.

Обширные мешки целома мезосомы — мезоцели — отделены от протоцеля значительным промежутком, заполненным соединительной тканью и более или менее рыхлыми мускульными волокнами различных направлений. Здесь же лежит пульсирующий отдел спинного сосуда («сердце») и — целиком или частично — целомодукты (рис. 100). Хорошо выраженного диссепимента или мускулистой диафрагмы нет. Мезоцели разделены тонким мезентерием, поддерживающим спинной и брюшной кровеносные сосуды. В этом отделе тела целомодукты отсутствуют. Стенки мезоцелей образованы перитонеальным эпителием.

От целомических мешков метасомы мезоцели отделены очень хорошо развитой поперечной мускульной диафрагмой.

Целомические мешки метасомы — метацели — тянутся на протяжении всего третьего отдела тела. Они также образуют мускульный мезентерий. Несколько впереди

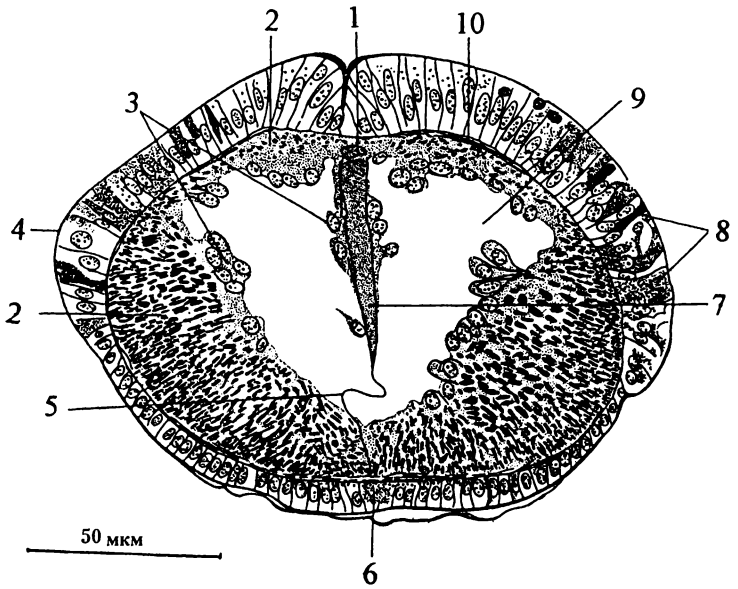


Рис. 99. Поперечный разрез *Siboglinum caulleryi* в области мезососмы (Иванов, 1960): *1* – спинной кровеносный сосуд; *2* — продольная мускулатура; *3* — перитонеальный эпителий; *4* — кутикула; *5* — мезентерий; *6* — нервный плексус; *7* — брюшной кровеносный сосуд; *8* — железистые клетки эпидермиса; *9* — целом мезосомы; *10* — кольцевая мускулатура

поясков средняя часть мезентерия между спинным и брюшным сосудами исчезает и здесь на некотором протяжении правый и левый целомические мешки сообщаются.

Стенки метацелей одеты перитонеальным эпителием. На поверхности брюшного сосуда и его многочисленных боковых ветвей, отчасти на спинном сосуде, перитонеум образован высокими тесно сжатыми клетками, как правило, переполненными зернистым содержимым, напоминающим экскреты.

Перитонеальный эпителий метасомы может давать модификации в виде своеобразной губчатой ткани, напоминающей паренхиму (*Lamellisabella zachsi*) или в виде складчатых разрастаний, связанных с мощно развитой сосудистой сетью (у многих погонофор). Вероятно, как и у вестиментифер (см. ниже), это связано с особенностями питания и может считаться трофосомой (подробнее — см. в соответствующем разделе о вестиментеферах).

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ

Экскреторные органы залегают в протосоме (рис. 94, 100). Они представлены парой целомодуктов и, возможно, гомологичны головной поре Oweniida. Это два извитых канала, которые сообщаются с дорсальным целомом и заканчиваются экскреторными порами на дорсальной стороне животного. Пара протосомальных целомодуктов хорошо развита у подавляющего большинства Pogonophora, представляя собой эпителиальные ресничные каналы, связывающие протоцель с внешней средой. Каждый целомодукт состоит из внутреннего канала, сообщающегося с целомом, экскреторного отдела в виде U-образно изогнутой петли и выводного протока. Последний образует в толще эпидермиса ампулу, открывающуюся наружу порой. Внутренние каналы целомодуктов всегда соединяются поперечным протоком, проходящим дорсальнее брюшного сосуда. Целомодукты всегда связаны с кровеносными сосудами.

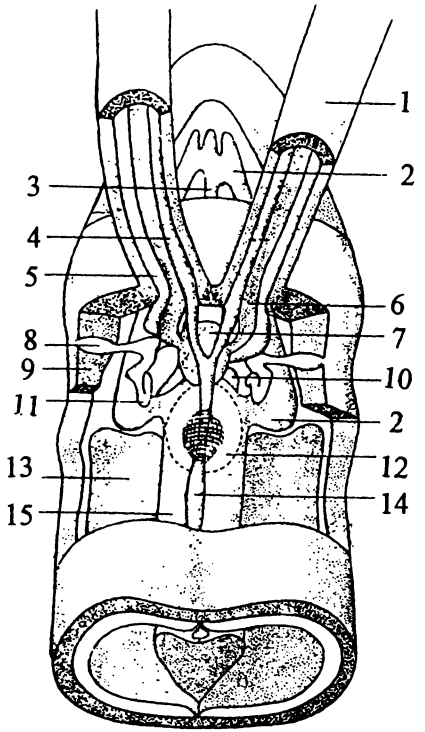


Рис. 100. Схема строения переднего конца тела *Nerellinum murmanicum* (Дмитриева, 1966):
1 — щупальце; *2* — боковой головной сосуд; *3* — медиальный головной сосуд; *4* — приносящий сосуд щупальца; *5* — выносящий сосуд щупальца; *6* — целомический канал щупальца; *7* — протоцель; *8* — концевая ампула целомодукта; *9* — стенка тела; *10* — воротничок; *11* — дистальный канал целомодукта; *12* — перикардий; *13* — мезоцель; *14* — спинной кровеносный сосуд; *15* — брюшной кровеносный сосуд

Помимо них у погонофор имеются также парные фильтрационные органы. Степень их развития зависит от размеров тела животного и у крупного вида (*Siphonobrachia lauensis*) имеется напоминающая виноградную гроздь группа соленоцитов, вдающихся в вентральный сосуд. В других отделах тела эту функцию выполняют, вероятно, некоторые клетки перитонеального эпителия, служа почками накопления.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Для Pogonophora характерна мощно развитая кровеносная система замкнутого типа. Вдоль всего тела тянутся два главных сосуда — спинной и брюшной (см. рис. 99), соединяющиеся впереди через систему сосудов щупальцевого аппарата, а сзади — через боковые сосуды. В передней половине тела оба сосуда залегают в мезентерии. Участок спинного сосуда в области протосомы дифференцирован в качестве пропульсаторного органа — сердца (см. рис. 100). Внутри сосудов имеется так называемое сердечное тело.

Брюшной сосуд достигает наибольшей ширины впереди, на уровне целомодуктов. У подкласса Thekanephria он даже охватывает снизу и с боков экскреторные отделы целомодуктов, образуя вокруг них так называемую «почечную область», омываемую почти со всех сторон кровью. Впереди уровня сердца брюшной сосуд заметно сужается. Здесь со спинной стороны в него открывается узкий сосуд, выносящий кровь из щупальцевого аппарата. От переднего расширяющегося участка брюшного сосуда берут начало три слепо замкнутые впереди ветви, проникающие в головную лопасть.

В области мезосомы брюшной сосуд сжат латерально и его боковые стенки образуют многочисленные слепые выпячивания. Спинной сосуд на всем протяжении сохраняет приблизительно одинаковый диаметр, только впереди, в протосоме, сильно расширяется, образуя мускулистое сердце. Впереди сердца он утончается, загибается на брюшную сторону и проникает в протоцель. Здесь он делится на две симметричные ветви — сосуды щупальцевой кроны, от которых берут начало приносящие сосуды щупальцев.

В целомическом канале каждого щупальца проходят два сосуда — приносящий и выносящий, сообщающиеся друг с другом через капилляры пиннул.

Стенки кровеносных сосудов состоят из бесструктурной мембраны — интимы, которая связана с системой пограничных образований. Оба главных сосуда одеты снаружи кольцевым слоем мышечных клеток нематоидного типа. Следовательно, оба сосуда являются пропульсаторными.

Сердце, таким образом, представляет собой лишь участок спинного сосуда с особенно мощно развитой мантией мускульных волокон. Его размеры находятся в прямой зависимости от степени развития щупальцевого аппарата. Чем больше щупальцев в его составе, тем объемистее сердце.

Почти у всех Pogonophora внутри спинного сосуда имеется своеобразная клеточная структура, называемая сердечным телом. Это непрерывный тяж, состоящий из крупных вакуолизированных светлых клеток, прикрепленных к вентральной стенке спинного сосуда. В мезосоме оно всегда отсутствует. Одна из его функций — в накоплении запасных питательных веществ.

Погонофоры имеют красную кровь. У *Oligobrachia masikoi* в крови был обнаружен гигантский внеклеточный гемоглобин, по составу близкий к гемоглобину, находимому у Annelida и Vestimentifera.

ПИТАНИЕ POGONOPHORA

Еще первые исследователи погонофор обнаружили отсутствие у них кишечника. Сейчас точно установлено, что у всех представителей класса он не появляется даже во время эмбрионального развития. Исходя из этого, а также из того факта, что именно щупальцевый аппарат является ведущим модулем в эволюции погонофор, А. В. Ивановым была предложена гипотеза о внекишечном пищеварении погонофор. Однако в последнее время, после открытия симбиоза Vestimentifera и хемосинтезирующих бактерий, появились предположения, что это же явление характерно и для Pogonophora.

Поскольку у вестиментифер существует специальный отдел тела — трофосома, предназначенный для симбиотических микроорганизмов, была предпринята попытка найти аналогичный орган у погонофр. В настоящее время считается, что таковым служит описанный еще А. В. Ивановым «медианный целомический канал», который представляет собой протяженный слепой канал, залегающий в метасоме, в ее постаннулярной части. Он состоит из внутреннего однослойного эпителия и наружного многорядного целомического эпителия. Два эпителия разделены базальной мембраной. Бактерии локализованы только во внутреннем эпителии, который, вероятно, гомологичен энтодермальной выстилке кишечника, а полость внутри — его просвету. Между базальной мембраной и клетками наружного эпителия проходят многочисленные кровеносные сосуды.

Вероятно, в отличие от вестиментифер, связанных с серобактериями в зонах истечения гидротермальных флюидов или интерстициальных вод (см. ниже), погонофоры находятся в симбиозе с метанопереработывающими микроорганизмами. Об этом косвенно свидетельствуют и находки погонофор рода *Siboglinum* у Новой Зеландии и в Скагерраке в местах с высоким содержанием метана.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

У Pogonophora известно лишь половое размножение. Они раздельнополы; половой диморфизм отсутствует. Различия между полами ограничены положением половых отверстий. Все Pogonophora характеризуются наличием одной пары гонад, лежащих в метасоме. У самцов они локализуются в задней, а у самок — в передней половине этого отдела тела (рис. 101). Целомодукты метасомы превращаются в половые протоки. Характерно также, что, как у Oweniida, пора, которой они открываются наружу, расположена ближе к переднему концу, чем воронка целомодукта.

У самцов в полости семенных мешков находится жидкость, переполненная массой плавающих в ней мужских половых клеток (гоноцитов). Семенные мешки, как и у олигохет, представляют собой обособившиеся участки целома. Семяпроводы в виде длинных толстостенных трубок, в проксимальных участках которых формируются сперматофоры.

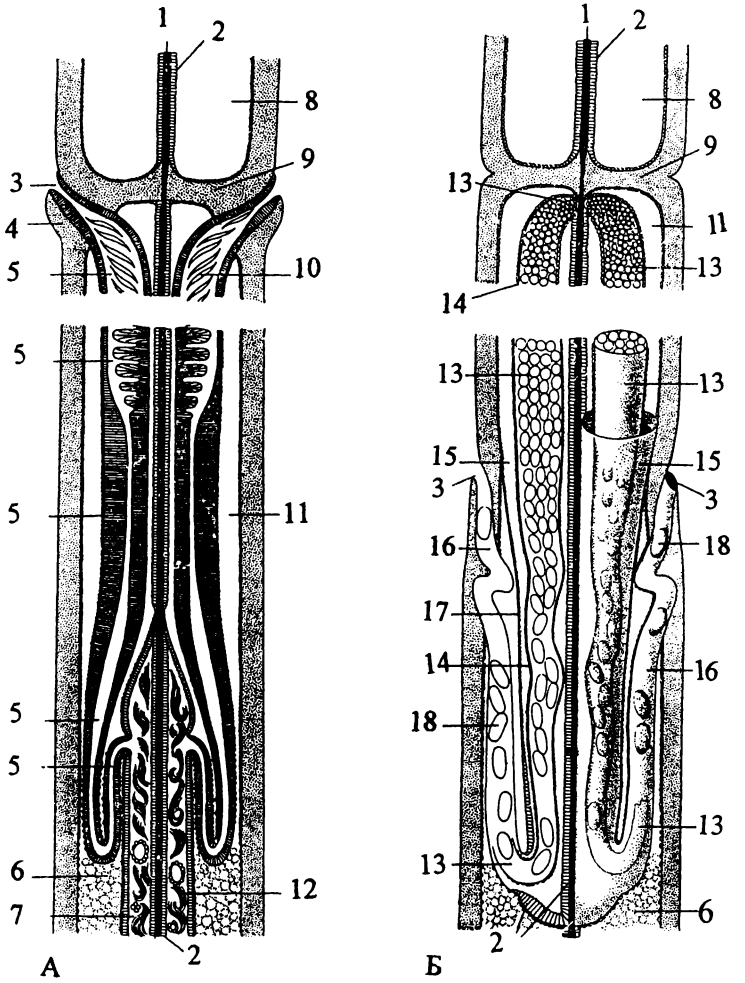


Рис. 101. Репродуктивная система погонофор (Иванов, 1960):
А — схема мужской половой системы Lamellisabella; Б — схема женской половой системы Pogonophora; *1* — брюшной кровеносный сосуд; *2* — целотелий; *3* — половое отверстие; *4* — половая папилла; *5* — различные участки семяпровода, отличающиеся гистологическим строением; *6* — трофосома; *7* — семенной мешок; *8* — мезоцель; *9* — диссепимент; *10* — сперматофор; *11* — метацель; *12* — спермин; *13* — яичник; *14* — перитонеальная стенка яичника; *15* — воронка целомодукта; *16* — яйцевод; *17* — стенка воронки целомодукта; *18* — яйца

Женская половая система представлена парой длинных яичников. Их полость обычно заполнена половыми клетками. Самые крупные ооциты и зрелые яйца занимают задние участки гонад.

Самки Pogonophora откладывают свои яйца в передний участок собственной трубки, где и протекает эмбриональное развитие.

ЭКОЛОГИЯ

Погонофоры, как и все представители типа Pogonophora, тубикольные, то есть трубкоживущие организмы. Их трубки никогда не ветвятся и имеют почти цилиндрическую форму, так как хотя и расширяются от заднего конца к переднему, но очень

постепенно. Длина их превышает длину самого животного в несколько раз и колеблется от 15–20 см (у мелких видов *Siboglinum*) до 1,5 м (у *Zenkevitchiana longissima*). Диаметр их варьируется от 0,1 мм (*Siboglinum minutum*) до 2,8 мм (у *Spirobrachia grandis*). Материал трубки по своему химическому составу является хитином. Строение и свойства трубки у всех погонофор сходны, хотя детали их строения часто служат хорошими видовыми признаками.

Pogonophora — процветающая группа, освоившая преимущественно абиссальные глубины. Если судить по обилию пустых и разлагающихся трубок, приносимых тралами с этих глубин, они играют важную роль в формировании грунта во многих местах абиссали.

Из описанных видов погонофор около 60 % обитают глубже 3000 м, а около 20 % — глубже 6000 м. Однако некоторые виды обитают на меньших глубинах, и даже на сублиторали. Наибольшая известная глубина нахождения погонофор — 9735 м.

Судя по характеру обрастания трубок эпибионтами, у некоторых видов значительная часть трубки торчит более или менее вертикально над поверхностью грунта. У других видов с нежными кольчатыми трубочками они, видимо, полностью погружены в грунт.

В поселениях погонофор отдельные особи должны быть довольно плотно расположены по отношению друг к другу, так как они лишены пелагических личинок. Замечено, что погонофоры — обычные, а иногда и довольно многочисленные, обитатели прибрежных глубоководных желобов, но никогда не встречаются в желобах открытого океана.

О том, что Pogonophora тяготеют к районам дна, характеризующимся повышенным содержанием метана, уже упоминалось выше. Но среди погонофор обнаружена небольшая и своеобразная группа, выделенная даже в подкласс Monilifera, которая приспособилась к обитанию на гниющих кусках затонувшего дерева. Эта группировка возникла в совершенно определенных районах океана, так называемых зонах конвергенции, где поверхностные водные массы, сталкиваясь между собой, погружаются. Сюда сносится плавник с огромных акваторий. Именно здесь пропитанное водой дерево, теряя пловучесть, опускается на дно. Этот процесс повторяется регулярно в течение многих тысячелетий, что создает своеобразный постоянный и довольно обильный источник органического вещества, накапливающегося на дне.

☐ Класс Vestimentifera

Этих животных называют еще «гигантскими трубочными червями», так как при общем сходстве с Oweniida и Pogonophora, некоторые Vestimentifera отличаются значительно более крупными размерами (1–3 см в диаметре при длине до 2 м). В настоящее время известны 13 видов вестиментифер, которые распространены очень неравномерно по Мировому океану (рис. 102).

Вестиментиферы, так же, как и остальные представители типа Pogonophora, трубикольные черви. Они живут в трубках, прикрепленных к твердому субстрату базальным и открытым во внешнюю среду апикальным концом трубки. У крупных экземпляров *Riftia pachyptila* из Галапагосского рифта трубки достигают длины 2,5 м при толщине стенки до 3 мм. У этого вида диаметр трубки не меняется вдоль своей длины. У других вестиментифер они расширяются к апикальному концу трубки, а у *Ridgeia* и *Oasisia* на переднем конце образуется расширение — раструб или воротничек. Во многих случаях вестиментиферы образуют сростки, состоящие из десятков особей. Трубки могут быть гибкими, белыми и полупрозрачными или непрозрачными, окрашенными в различные оттенки — от беловатого до коричневого. Предполагается, что у вестиментифер характерен апикальный рост трубок. При повреждении они могут восстанавливать по тем или иным причинам оторванную заднюю часть трубки и прирастать к субстрату вновь.

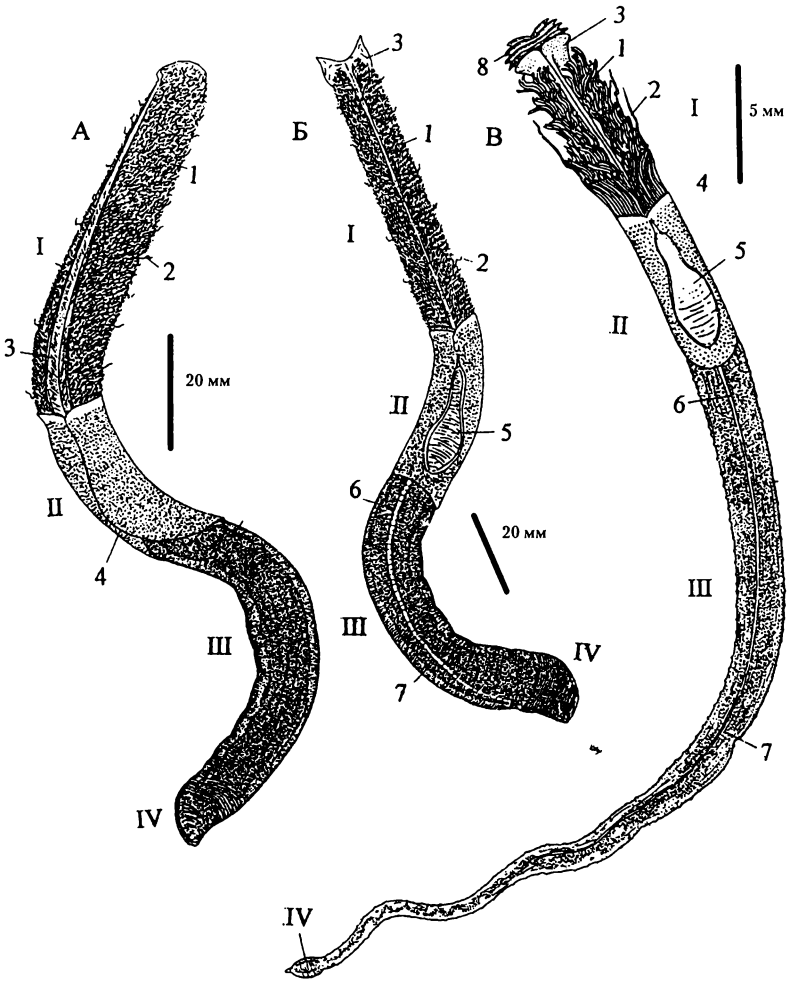


Рис. 102. Внешнее строение вестиментифер (Малахов, Галкин, 1998):
А — *Riftia pachyptila*, вид вполоборота, дорсально, справа; Б — то же, с брюшной стороны; В — *Ridgeia piscesae*, вид с брюшной стороны; I — обтюракальный отдел (просома); II — вестиментальный отдел (мезосомоа); III — туловищный отдел (метасома); IV — описто- или телосома; *1* — щупальца (жаберные филаменты); *2* — сенсорные щупальца; *3* — обтюракулы; *4* — вестиментальные крылья; *5* — брюшное ресничное поле; *6* — просвечивает брюшной нервный плексус; *7* — трофосома; *8* — крышечки обтюракул

По разным данным у самого крупного представителя вестиментифер за год трубка может увеличиться на длину от 10–25 до 50 см .

В состав трубок входят два главных компонента: белок и бета-хитин. По своему составу они близки к белку и хитину трубок погонофор, матрикса моллюсков, щетинок некоторых полихет.

ОТДЕЛЫ ТЕЛА

Как и у всех остальных погонофор, тело вестиментифер подразделяется на четыре отдела: просому или обтюракуральный, метасому или вестиментальный, мезосому или туловищный и, наконец, телосому или опистосому (рис. 102, 103).

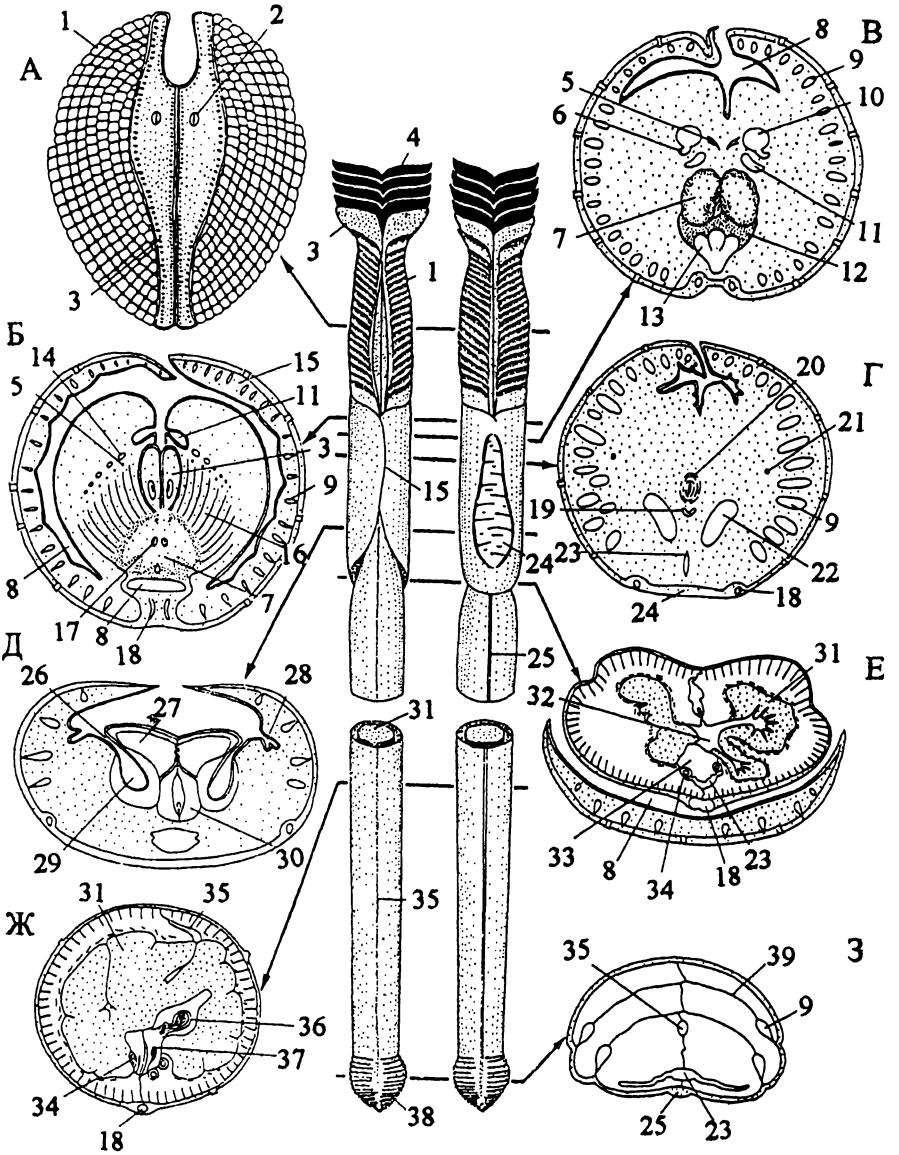


Рис. 103. Схема анатомического строения вестиментифер на примере представителей рода *Ridgeia*. В центре внешний вид (слева — со спинной, а справа — с брюшной стороны); А–З — разрезы на соответствующих уровнях, показанных стрелками (Малахов, Галкин, 1998):

1 — щупальца; *2* — обтюракальные целомы; *3* — обтюракулы; *4* — крышечки; *5* — приносящие сосуды щупальцевых ламелл; *6* — вестиментальные вены; *7* — мозг; *8* — вестиментальная полость; *9* — грушевидные губинарные железы; *10* — субтентакулярный венозный синус; *11* — экскреторные каналы; *12* — выделительное дерево; *13* — вентральный венозный синус; *14* — выносящие сосуды щупальцевых ламелл; *15* — вестиментальные крылья; *16* — щупальцевые ламеллы; *17* — обтюракальные сосуды; *18* — гигантские нервные волокна; *19* — субдорсальные вены; *20* — сердце; *21* — вестиментальные вены; *22* — выделительный мешок; *23* — вентральный кровеносный сосуд; *24* — ресничное поле; *25* — вентральный передний отдел нервной системы, вид сверху; *26* — половые отверстия; *27* — целом метасомы; *28* — ресничная бороздка; *29* — яйцевые мешки; *30* — периваскулярный целом; *31* — трофосома; *32* — мезентериальный сосуд; *33* — половой целом; *34* — гонодукты; *35* — дорсальный сосуд; *36* — ресничные воронки; *37* — половой тяж; *38* — опистосома; *39* — диссепименты между сегментами опистосомы

Обтюракулярный отдел поддерживается парой специальный лопастей — обтюракул, окруженных огромным количеством щупальцев (рис. 102, 103, *1, 3*).

Фронтальная поверхность обтюракул служит для плотного закрывания отверстия трубки при втягивании в нее тела червя. Поэтому она часто несет специальный кутикулярные образования, служащие крышечкой.

Собственно обтюракулы — это две симметричные лопасти, представляющие собой выросты переднего конца тела. У *Lamellibrachia* обтюракулы на значительном протяжении спаяны вместе и действуют как функционально единая структура. Они одеты однослойным эпителием толщиной 10–12 мкм. Апикальные концы эпителиальных клеток несут микроворсинки, пронизывающие примыкающий к клеткам относительно толстый (4–5 мкм) слой кутикулы. В состав эпителия входят разрозненные железистые клетки.

Под эпителием имеется тонкий слой кольцевой мускулатуры. У некоторых видов в нем обнаруживают эпителиально-мышечные клетки, хотя не все исследователи с этим согласны.

Толща обтюракул образована хрящеподобным материалом, состоящим из неклеточного основного вещества, в котором лежат отростчатые соединительно-тканные клетки. Продольная мускулатура обтюракул лежит в цилиндрических пустотах по периферии основного вещества. Полагают, что мышцы наружного и внутреннего краев обтюракул действуют как взаимные антагонисты. Их сокращение обеспечивает изгиб обтюракул так, что крышечки плотно замыкают вход в трубку при втягивании внутрь трубки переднего конца червя.

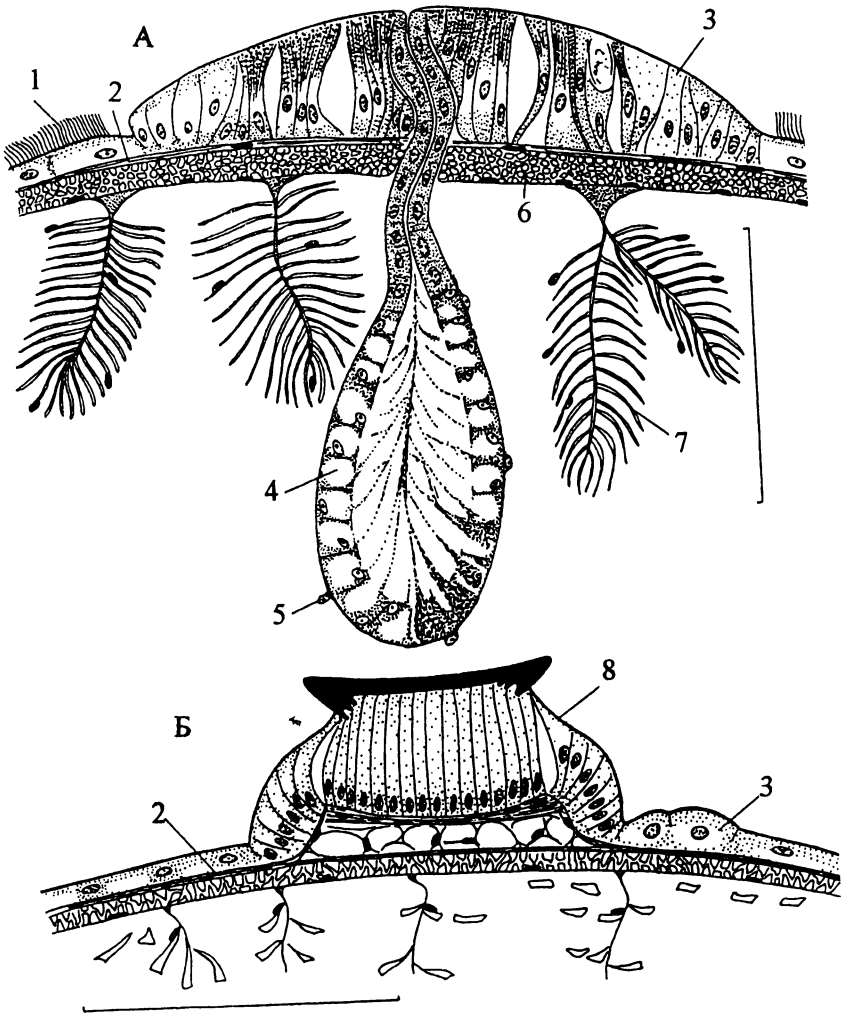
В центре каждой обтюракальной лопасти проходит выстланный целотелием целомический канал. Канал содержит кровеносный сосуд, стенка которого образована наружным мышечным слоем и пластинкой основного вещества. Целомические каналы обтюракулума образуют многочисленные изгибы (преимущественно в дорсовентральной плоскости) в толще основного вещества и заканчиваются слепо у переднего конца обтюракул. Также слепо заканчиваются проходящие в целомах кровеносные сосуды. Кровь, следовательно, может совершать в них только реверсивные движения. Это должно приводить к изменению гидростатического давления в целомических каналах, что играет важную роль в процессе распрямления обтюракул.

Вестиментальный отдел несет пару боковых выростов тела, загибающихся на спинную сторону — вестиментальных крыльев (рис. 102, 103, *15*). Полость между стенкой тела и крыльями представляет собой так называемую вестиментальную полость. Она расширяется спереди — назад, широко открываясь дорсально на заднем конце. В передней трети отдела крылья представляют собой небольшие перекрывающиеся складки на дорсальной стороне животного. В задней трети вестиментальной полости открываются половые отверстия. В ее передней части на дорсальной стороне открываются парные, реже одиночные отверстия экскреторных органов.

Наружная поверхность вестиментального отдела несет большое количество тубипарных желез грушевидной формы (грушевидные железы) и папиллы с кутикулярными бляшками (рис. 103, *9*, 104). Те и другие особенно многочисленны на переднем конце отдела. Внутренняя поверхность вестиментальной полости, как правило, лишена папилл и грушевидных желез.

На вентральной стороне вестиментального отдела располагается вентральное ресничное поле. Это участок специализированного ресничного эпителия, окаймленного вентральными нервными стволами с гигантскими нервными волокнами.

Туловищный отдел (мезосома) — самый длинный отдел тела, достигающий 80 % его длины. У всех вестиментифер за исключением *Riftia* он постепенно сужается к заднему концу тела. На брюшной поверхности туловищного отдела хорошо виден проходящий в покровах нервный ствол с единственным гигантским нервным волокном. Со



рушевидная железа и прикрепительная папилла из туловищного отдела вестиментиферы *Ridgeia piscesae*. Масштаб 0,1 мм (Малахов, Галкин, 1998):
евидная железа; Б — прикрепительная папилла; *1* — эпибионтные бактерии; *2* — кольцевая мус-
3 — поддерживающие клетки; *4* — грушевидная железа; *5* — целотелий; *6* — продольная мускулатура; *7* — перьевая мускулатура; *8* — кутикулярная поверхность папиллы

і стороны обычно заметен спинной кровеносный сосуд. Большую часть туло-
э отдела занимает трофосома, просвечивающая через полупрозрачные покро-
годаря этому туловищный отдел окрашен в коричневатый или зеленовато-бу-
т. В тканях трофосомы встречаются скопления элементарной серы.
ледний отдел тела — телосома или опистосома — состоит из множества очень
х сегментов, границы которых хорошо различимы благодаря бороздкам на по-
ти тела. Эти бороздки прерываются на брюшной и спинной сторонах. Наружная
ия соответствует внутреннему расчленению, которое обеспечивается диссепи-
ı. Дорсовентральный мезентерий делит полость каждого сегмента на правую и

левую половины. Трофосома в опистосому не заходит и дорсовентральный мезентерий поддерживает лишь вентральный и дорсальный кровеносный сосуды.

Общее число сегментов опистосомы увеличивается с возрастом. Сегменты передней части опистосомы несут щетинки, расположенные двумя полукольцами, прерывающимися дорсально и вентрально. Обычно щетинки располагаются в один ряд. Лишь у гигантской *Riftia pachyptila* в каждом полукольце насчитывается до пяти рядов щетинок (рис. 102, 104, *38*).

Опистосома может раздуваться и сжиматься. Это позволяет ей заякоривать задний конец червя в трубке. В покровах опистосомы имеются отдельные грушевидные железы.

ЩУПАЛЬЦЕВЫЙ АППАРАТ

Сложно устроенный щупальцевый аппарат опирается на обтюракулы. Отдельные щупальца или жаберные филаменты имеют в сечении четырехугольную форму. Щупальца собраны в пластины — ламеллы, в которых они спаяны друг с другом на большем или меньшем протяжении. Они выполняют функцию жаберных филаментов. На своих свободных дистальных концах щупальца несут один, два или три ряда выростов, имеющих многоклеточное строение — пиннул (у погонофор пиннулы являются выростами отдельных клеток). Там же имеются отдельные щупальца без пиннул, выполняющие роль органов чувств. На каждом щупальце имеется две продольных ресничных полоски. Щупальца богато иннервированы. Внутри щупальца проходит целомический канал, выстланный изнутри эпителиально-мышечными клетками продольной мускулатуры (рис. 105).

Количество щупальцев в ламелле и самих ламелл варьируется от вида к виду. Так, у *Riftia pachyptila* число щупальцев в одной ламелле достигает 340, а число самих ламелл может достигать 334 пар. Следовательно, общее число щупальцев у одной особи составляет более 200 тыс. Благодаря богатому снабжению кровью, щупальца живых вестиментифер окрашены в ярко-красный цвет. Контраст между яркой окраской «головного» отдела этих червей с остальным телом бросается в глаза при рассматривании цветных фотографий, сделанных в подводных оазисах.

У большинства вестиментифер щупальцевые ламеллы ориентированы вдоль оси тела и концентрически вложены друг в друга. Этих червей поэтому объединяют в подкласс Basibranchia. Среди известных ныне форм лишь у гигантской *Riftia pachyptila* щупальца направлены перпендикулярно к оси тела. Род *Riftia* выделяют по этому признаку в подкласс Axonobranchia. Благодаря этой особенности щупальцевого аппарата *R. pachyptila* способна неограниченно наращивать число щупальцевых ламелл без увеличения диаметра трубки. По этой же причине лишь у этого вида обтюракулярный отдел может в два или даже в три раза превосходить вестиментальный, а диаметр трубки не меняется вдоль всей ее длины.

У всех вестиментифер проксимальные участки щупальцев одеты толстым слоем кутикулы, как и у Oweniida с Pogonophora. К дистальной части щупальца кутикула истончается.

Щупальцевый аппарат закладывается у личинок вестиментифер в виде пары личиночных щупальцев, подобных тем, что имеются у погонофор. Затем появляются следующие щупальца, располагаясь билатерально симметрично, в виде подковы, концы которой направлены на спинную сторону, что рекапитулирует строение щупальцев у Oweniida. До стадии 30 щупальцев этот процесс идет так же, как у погонофор, и личиночные щупальца ничем не отличаются от появившихся позднее. Но затем появившаяся первой пара щупальцев начинает быстро расти и на стадии 40–50 щупальцев настолько обгоняет остальные, что превращаются в два крупных выроста, спаянных друг с другом в медиальной плоскости. В результате образуется своеобраз-

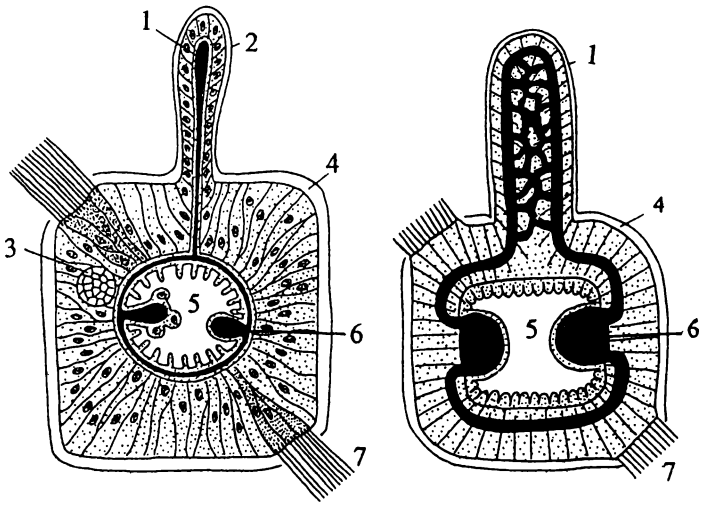


Рис. 105. Схема поперечного среза щупальцев вестиментифер *Lamellibrachia* (слева) и *Riftia* (справа) (Малахов, Галкин, 1998):
1 – слепой сосуд; *2* – пиннула; *3* – тентакулярный нерв; *4* – кутикула; *5* – щупальцевый целом; *6* – щупальцевый сосуд; *7* – ресничные полоски

ная структура, напоминающая разрезанный со спинной стороны цилиндр с оттянутыми дистальными краями – обтюракул. При втягивании червя в трубку он закрывает ее свободный конец.

Щупальца, служащие основным органом газообмена, богато снабжаются кровью. У всех вестиментифер по оси каждого щупальца проходит пара кровеносных сосудов, связанных кольцевыми сосудами в толще эпителия или под его базальной мембраной. У *Lamellibrachia luymesi* в пиннулы заходят слепые кровеносные сосуды, а у *Riftia pachyptila* пиннула содержит два сосуда (приносящий и уносящий), соединенные капиллярами в толще эпителия. Стенки сосудов образованы тонким слоем экстраклеточного вещества и не имеют эндотелиальной выстилки.

ПОКРОВЫ

Тело вестиментифер покрыто тонкой кутикулой, имеющей микровиллярное строение. Микроворсинки эпителиальных клеток пронизывают всю ее толщу и слегка выступают над внешним слоем. Толщина кутикулы сильно варьируется в различных частях тела червя. У *Ridgeia* кутикула туловища не превышает толщину 0,5 мкм, тогда как в районе мозга ее толщина возрастает до 5 мкм.

Кутикула вестиментифер имеет сложное строение. В ее состав входит коллаген, который по некоторым особенностям отличается от коллагена других животных. В частности, это относится к высокому содержанию треонина, что рассматривается как приспособление, обеспечивающее повышенную термическую стабильность.

Эпителий, подстилающий кутикулу в различных частях тела, организован поразному и имеет различную толщину. Различается и форма эпителиальных клеток в зависимости от места их локализации. Они могут быть очень вытянутыми в длину (на внешней стороне вестиментального отдела) и приближаться к кубическим или прямоугольным и даже плоскоэпителиальным (туловищный отдел).

В состав эпителия входят опорные, ресничные, секреторные и чувствительные клетки (см. рис. 104). Опорные клетки снабжены ветвящимися микроворсинками,

которые пронизывают толщу кутикулы. Апикальные участки микроворсинок несут пучки тонких филаментов, выступающих над поверхностью кутикулы. В клетках обнаруживаются тонофибриллы, придающие им необходимую механическую прочность. Ресничные клетки встречаются у вестиментифер на щупальцах, в области вентрального ресничного поля и в генитальных бороздах на спинной стороне тела. Плотность ресничек меняется от 322 до 24 на одну клетку.

Железистые клетки разбросаны в эпителии поодиночке. Это слизистые клетки щупальцев и вестиментального отдела.

Кроме перечисленных выше в базальных частях покровного эпителия встречаются отростчатые клетки соединительно-тканной природы. Это глиеподобные клетки.

В состав эпителия входят специализированные образования — папиллы с кутикулярными бляшками. Они разбросаны по телу неравномерно. Особенно многочисленны они в передней части вестиментального отдела. Их нет вообще на дорсальной стороне вестиментального отдела между крыльями и на внутренней стороне крыльев, а также на опистосоме. На своей апикальной поверхности папиллы несут кутикулярную бляшку. Папиллы подостланы слоем мускулатуры. С ней связаны также мускулы-аддукторы, втягивающие их внутрь. Втягивание бляшек позволяет вестиментифере беспрепятственно двигаться внутри трубки.

Грушевидные железы тоже можно отнести к производным покровов, хотя само тело железы находится в целомической полости. Это многоклеточные образования, стенки которого образованы кубическими или прямоугольными клетками, секретирующими прямо в полость железы. Как мешковидная часть, так и проток железы одеты слоем базальной мембраны, снаружи от которой располагается слой мышечных клеток.

Эти структуры служат тубипарными железами, то есть они отвечают за секрецию материала трубки вестиментифер. Это объясняет и их концентрацию на переднем краю вестиментального отдела, где происходит наращивание трубки в длину.

Щетинки, которые, как говорилось выше, у вестиментифер имеются только на опистосоме, чрезвычайно сходны со щетинками погонофор с той лишь разницей, что у последних зубчиков больше, а сами они мельче.

Эпителий отграничен от подлежащих тканей слоем базальной мембраны. Он состоит из двух гомогенных пластинок неклеточного материала, между которыми находится слой коллагена. Базальная мембрана служит частью обширных пограничных образований в теле вестиментифер, образуя впячивания в толщу мускулатуры, прослойки между другими органами, выстилку сосудов и тому подобное.

МУСКУЛАТУРА

У вестиментифер имеется своеобразно устроенный кожно-мускульный мешок. Он состоит из кольцевых и продольных мышц. Слой кольцевой мускулатуры очень тонок (2–4 мкм на поперечных срезах). В вестиментальном отделе он практически прилегает к эпителию, а в туловищном отделен от него толстым слоем базальной мембраны.

Продольная мускулатура мощнее всего развита в вестиментальном отделе, где занимает весь объем тела, свободный от мозга, сосудов и целомических полостей. Она проходит в своеобразных ячеях, образованных перемычками соединительной ткани. Мощное развитие продольной мускулатуры в вестиментальном отделе и крыльях вероятно связано с подвижностью передней части тела при втягивании и выдвижении обтюрационального отдела.

В туловищном отделе продольная мускулатура состоит из наружного и внутреннего слоев. Наружный прилегает к кольцевой мускулатуре и представлен сплошным поясом равномерной толщины (10–12 мкм), прерываемом только в месте прикрепления к стенке тела дорсовентрального мезентерия. Для внутреннего слоя характер

на своеобразная перьевая мускулатура (рис. 104, 7). Она представляет собой ветвящиеся выросты базальной мембраны внутрь тела, несущие продольные мускульные клетки. На поперечных срезах мышечные клетки перьевой мускулатуры выглядят как пластинки высотой 10–20 мкм, их ядра чаще всего лежат в апикальной части клеток. Перьевая мускулатура глубоко вдается внутрь полости тела.

Мускулатура такого типа очень характерна и для других трубкоживущих организмов из самых разных таксонов полихет (Serpulidae) и даже форонид (тип Prosopygia).

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система вестиментифер — и ее центральные отделы, и периферические нервы — располагается прямо в толще покровного эпителия (интраэпителиально). Она состоит из головного мозга и вентрального отдела, который начинается от мозга парными стволами. На границе вестиментального и туловищного отделов они сливаются воедино.

Головной мозг представляет собой двулопастное образование, расположенное в самой передней части вестиментального отдела в основании щупальцевых ламелл и обтюракул (рис. 106). Передняя часть мозга непосредственно прилегает к вентральной стенке тела в той части вестиментального отдела, где вестиментальные крылья отделяются от тела. От головного мозга отходят нервы в щупальцевые ламеллы.

Мозг прободают два целомических канала, в которых располагаются кровеносные сосуды обтюракул. Кроме того, через мозг проходит канал, заполненный у крупных форм соединительной тканью. У молодых особей это рудиментарный кишечник, имеющий вид трубки диаметром около 20 мкм.

В дорсальной части мозга располагаются два гигантских нейрона, представляющих собой эллипсоидальные клетки с прозрачной цитоплазмой 20–22 × 35–37 мкм. От каждого из них отходит по гигантскому нервному волокну.

Вентральный отдел нервной системы отходит от мозга в месте прикрепления вестиментальных крыльев. Его парные ответвления сначала слегка расходятся в стороны, а затем идут назад по вентральной стороне вестиментального отдела. В состав каждой из ветвей входит по гигантскому нервному волокну, которые как бы окаймляют ресничное поле на вентральной поверхности вестиментального отдела. Волокно представляет собой аксон, окруженный многослойной клеточной обкладкой толщиной 2–3 мкм. Вблизи заднего края вестиментального отдела оба гигантских волокна сливаются в одно, при этом толщина его возрастает почти в два раза. Зона реснич-ного поля вестиментального отдела пересечено неупорядоченно расположенными коммиссурами и содержит отдельные нейроны, залегающие между базальными участками эпителиальных ресничных клеток. Позади вестиментального отдела, в туловищном отделе, нервные клетки и вся совокупность их отростков, сопровождающих клеток и тому подобное (нейропиль) располагаются по обе стороны нервного ствола. В опистосоме брюшной нервный ствол представляет собой медианный валик эктодермы, окаймленный двумя глубокими бороздками. В его состав входят две группы нервных клеток и нейропиль, залегающий в базальной части нервного ствола. Гигантское нервное волокно отсутствует.

Можно заключить, что, несмотря на заметно бóльшую концентрацию нервной системы, нежели у Oweniida и Pogonophora, нервная система Vestimentifera остается по своей сути нервным плексусом.

Органы чувств вестиментифер представлены уже упоминавшимися выше чувствительными щупальцами. Они иннервированы значительно сильнее обычных щупальцев и лишены пиннул. В их эпителии обнаружены два типа сенсорных клеток. Полагают, что роль органа чувств играет и ресничное поле вестиментального отдела.

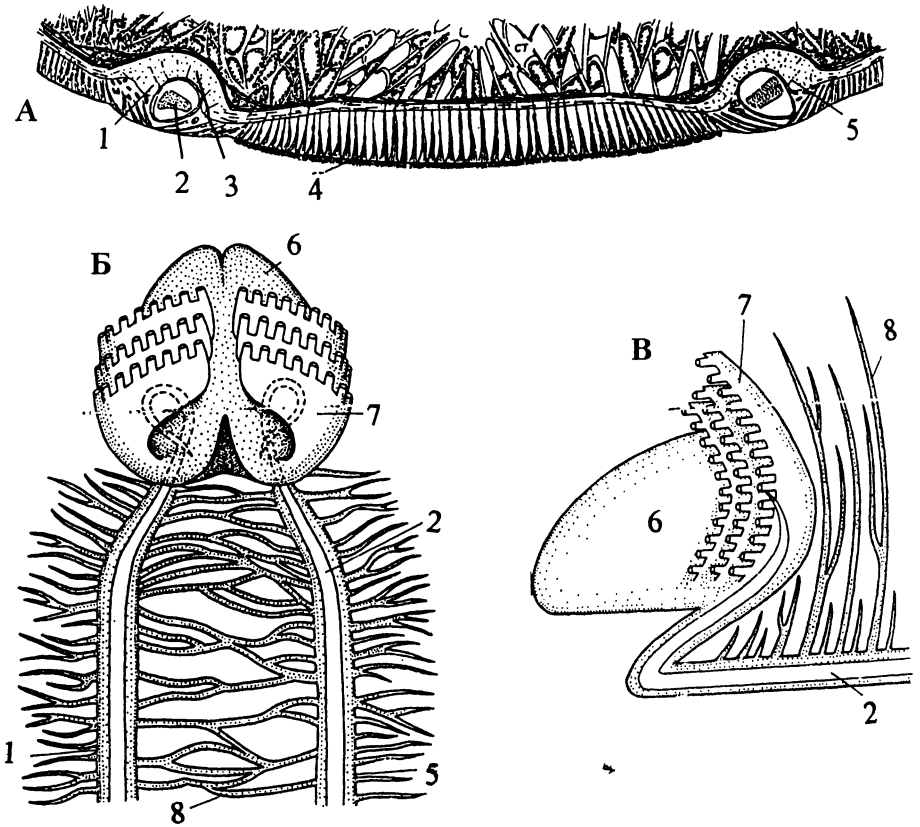


Рис. 106. Строение нервной системы вестиментиферы *Ridgeia piscesae* (Малахов, Галкин, 1998):
А — поперечный срез вентральной части нервной системы в передней трети вестиментального отдела; Б — передняя часть нервной системы, вид сверху; В — то же, вид сбоку; *1* — левая половина брюшного нервного ствола; *2* — поперечный срез через гигантское нервное волокно; *3* — продольные нервные стволы (нейропиль); *4* — ресничное поле; *5* — правая половина брюшного нервного ствола; *6* — головной мозг; *7* — нервы щупальцевых ламелл; *8* — поперечные нервы

ЦЕЛОМ И ЕГО ПРОИЗВОДНЫЕ

Целом вестиментифер представлен следующими отделами: целомические полости щупальцев и обтюракул, берущие начало от передней части так называемого периваскулярного целома, окружающего дорсальный кровеносный сосуд впереди сердца; задняя часть периваскулярного целома, окружающего дорсальный кровеносный сосуд позади сердца; туловищный целом; половой целом; сегментированный целом опистосомы. Вероятно, к целомическим производным следует отнести и выделительные мешки, помещающиеся в вестиментальном отделе (рис. 94 Б, 103, 107).

Стенки целома образованы, с одной стороны, продольной мускулатурой, а с другой — эпителиально-мышечными клетками обкладки сосудов и диссепиментов, а также клетками оболочки трофосомы (см. ниже).

Объем заполненных жидкостью целомических полостей довольно велик. У *Riftia pachyptila* он достигает в сумме 26 % объема тела. Жидкость целомических полостей содержит дыхательный пигмент гемоглобин, который по своим свойствам близок к одному из двух гемоглобинов кровеносной системы.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Вестиментиферы обладают сложно устроенной замкнутой кровеносной системой (рис. 108 Б). Она состоит из двух главных сосудов: дорсального и вентрального, связанных сетью мелких сосудов и капилляров.

Дорсальный сосуд идет вдоль всего тела от опистосомы через мезосому (туловищный отдел) в переднюю часть вестиментального отдела. Здесь располагается пропульсаторный отдел кровеносной системы вестиментифер («сердце»). Это несколько видоизмененный участок дорсального сосуда. В вестиментальном отделе дорсальный кровеносный сосуд помещается в периваскулярном целоме.

Дорсальный сосуд имеет толстую стенку, состоящую из пластинки межклеточного вещества, к которой изнутри прилегают уплощенные клетки — гемоциты, которые образуют прерывистую эндотелиальную выстилку, а снаружи — слой эпителиально-мышечных клеток. В области сердца снаружи к пластинке базальной мембраны прилегает слой вакуолизированных клеток, а затем 2–3 слоя продольной мускулатуры, разделенных кольцевыми мышечными клетками. Снаружи сердце окружено несколькими слоями кольцевой мускулатуры.

В дорсальном кровеносном сосуде имеется особое тело цилиндрической формы, состоящее из кубических или уплощенных клеток. Оно, видимо, выполняет те же функции, что и «сердечное тело» полихет и погонофор, также локализованное у них в дорсальном кровеносном сосуде. У полихет оно ответственно за синтез гемоглобина. У вестиментифер, видимо, оно выполняет ту же функцию, хотя существует предположение, что в целом сердечное тело у них может выполнять функцию клапана, регулирующего движение крови.

Впереди сердца дорсальный сосуд разделяется на четыре сосуда. Два из них несут кровь в щупальца, а два других представляют собой слепые сосуды обтюракул (см. выше). Приносящие и выносящие щупальцевые сосуды образуют сложную сеть, форма которой имеет важное таксономическое значение, поскольку форма этих сосудов соответствует особенностям строения самих щупальцев, объединенных в щупальцевые ламеллы (см. выше).

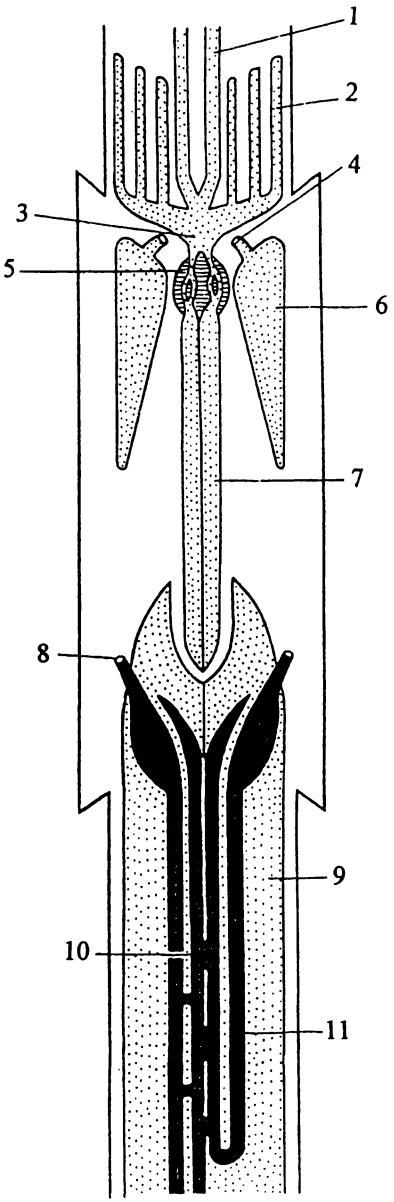


Рис. 107. Схема организации целома у вестиментиферы *Ridgeia piscesae* (Малахов, Галкин, 1998):
1 — обтюракулярные целомы; *2* — целомические каналы в щупальцах; *3* — передняя часть периваскулярного целома; *4* — выделительные отверстия; *5* — сердце; *6* — выделительные мешки; *7* — задняя часть периваскулярного целома; *8* — половые отверстия; *9* — туловищный целом; *10* — половой целом; *11* — выводные протоки гонад (гонодукты)

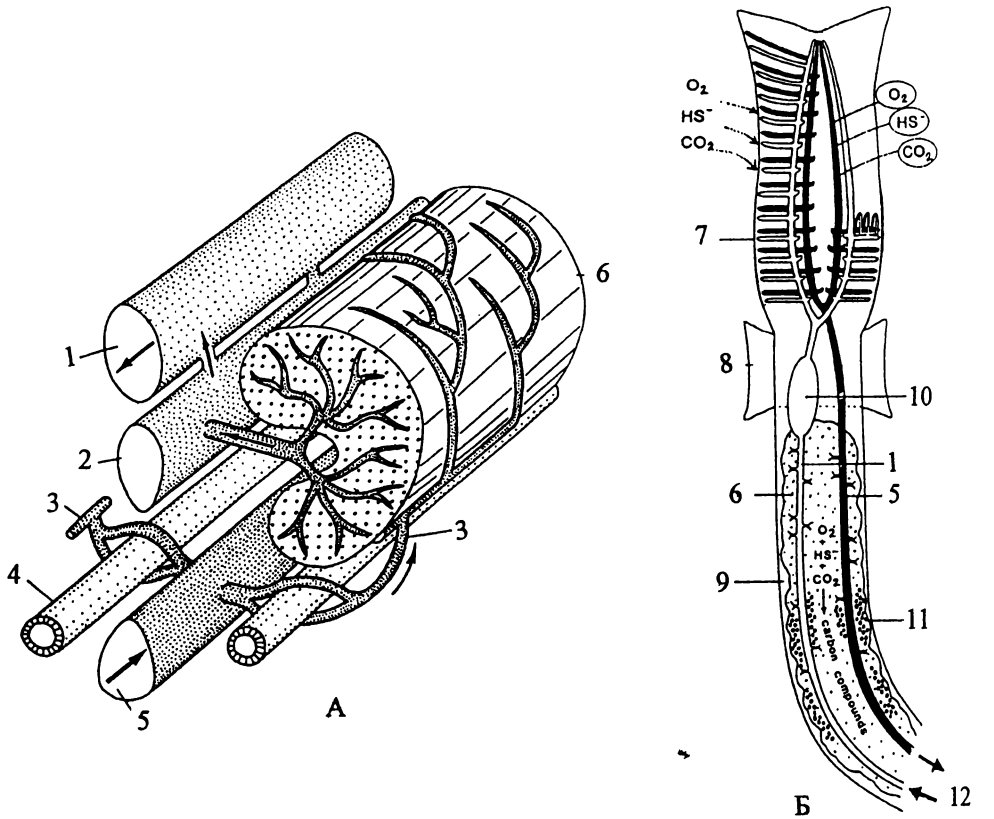


Рис. 108. Питание вестиментифер (Малахов, Галкин, 1998):
А — схема снабжения кровью трофосомы *Ridgeia piscesae*; Б — схема строения кровеносной системы *Riftia pachyptila*; *1* — дорсальный сосуд; *2* — мезентериальный сосуд; *3* — приносящие сосуды трофосомы; *4* — половой проток (гонодукт); *5* — вентральный сосуд; *6* — трофосома; *7* — обтюракулярный отдел; *8* — вестимент; *9* — сердце; *10* — целом; *11* — бактерии; *12* — направление тока крови

В каждом щупальце проходят два продольных кровеносных сосуда: приносящий и уносящий. Эти сосуды соединены друг с другом сложной сетью капиллярных петель, залегающих в толще эпителия щупальцев или между базальными частями эпителиальных клеток и мышечными клетками, выстилающими целомическую полость щупальца. От капиллярных петель у *Lamellibrachia* отходят слепые кровеносные сосуды, проникающие в пиннулы. Когда в эти сосуды нагнетается кровь, пиннулы раздуваются, принимая колбообразную форму. У *Riftia* в каждую пиннулу идут два сосуда, связанные между собой сетью капилляров.

Кровь, выносимая из щупальцевого аппарата, через главные выносящие сосуды попадает в специальные расширения кровеносной системы — венозные синусы. От них отходят два широких сосуда — правая и левая вентролатеральные вены, которые идут на вентральную сторону тела и, соединяясь под мозгом, вместе формируют вентральный венозный синус. Его стенка очень тонка и у *Ridgeia* очень тесно контактирует с канальцами выделительной системы.

От вентрального венозного синуса берет начало вентральный сосуд, тянущийся через все тело до самого заднего конца. От него берут начало сосуды, идущие к трофосоме. Они начинаются в задней части вестиментального отдела. Особенности стро-

ения кровеносного сплетения (плексуса) на поверхности трофосомы позволяет говорить о существовании замкнутой системы кровоснабжения трофосомы. Аферентные (приносящие) сосуды оплетают ее по поверхности. Эфферентные (уносящие) сосуды, пронизывающие толщу трофосомы, выходя из нее, впадают в тонкостенный мезентериальный сосуд, который тянется под дорсальным сосудом на протяжении всего туловищного отдела и задней части вестиментального отделов. Мезентериальный сосуд соединяется с дорсальным сосудом периодически расположенными перемычками.

В опистосоме дорсальный и вентральный сосуды соединяются между собой парными ответвлениями, залегающими в диссепиментах.

ПИТАНИЕ ВЕСТИМЕНТИФЕР

Во взрослом состоянии вестиментиферы, как и погонофоры, лишены пищеварительного тракта, который существует у них лишь в провизорном состоянии, у эмбрионов. Он состоит изо рта, лежащего на конце брюшного медиального отростка; железистой передней кишки; средней кишки, первоначально состоящей из недифференцированных клеток; тонкостенной короткой задней кишки и ануса. При длине тела 0,13 мм у вестиментиферы еще сохраняются рот и анус, но просвет средней и задней кишок исчезают, заполняясь богатыми желтком клетками. При длине 0,15 мм пищеварительная система вполне развита и в ней имеются бактерии. Уже при длине 0,25 мм начинается редукция пищеварительного тракта (рис. 110).

Взрослые особи целиком переходят на симбиотрофику. Объектом питания вестиментифер служат симбиотические хемоавтотрофные бактерии, развивающиеся внутри клеток специального органа, лежащего в целоме туловищного отдела — трофосомы (рис. 103, *31*, 108).

Трофосома — один из наиболее характерных органов вестиментифер. Она представляет собой орган, масса которого у гигантской *Riftia pachyptila* составляет в среднем 15,3 % от всей массы тела. Трофосома подвешена на дорсовентральном мезентерии и подразделена на множество лопастей, которые на ее большем протяжении собраны в компактную массу цилиндрической формы. У некоторых вестиментифер могут существовать несколько самостоятельных трофосом, тянущихся вдоль туловищного отдела. Снаружи трофосома оплетена мышечным плексусом, соединенным с мускулатурой стенки тела. По оси каждой лопасти проходит выносящий кровеносный сосуд, собирающий многочисленные капилляры. Снаружи к лопасти подходят приносящие кровеносные сосуды, распадающиеся на мелкие капилляры в толще трофосомальной ткани (см. рис. 108).

В состав трофосомы входят клетки различной природы. Непосредственно вокруг кровеносного сосуда лопасти в один или два слоя лежат так называемые неспециализированные клетки. Там же, вблизи кровеносных сосудов, попадаются группы мышечных клеток. Однако основная масса клеток трофосомы представлена бактериоцитами. Это крупные клетки овальной и многоугольной формы, достигающие 30–40 мкм. Каждый бактериоцит имеет ядро, которое порой выглядит деформированным телами близлежащих бактерий. Все остальные органеллы попадаются редко. Бактериоциты связаны друг с другом десмосомами и так называемыми септированными контактами, которые обычно присущи эпителиальным клеткам. Полагают, что это служит доводом в пользу происхождения бактериоцитов от клеток средней кишки. Однако некоторые исследователи считают, что трофосома развивается из клеток целомического эпителия, одевающего кишечник личинки вестиментифер, а образующийся у особей с длиной тела 176–272 мкм сквозной пищеварительный тракт (см. рис. 110) улавливает симбионтных бактерий в момент прорыва анального отверстия. После заражения анус зарастает и пищеварительный тракт подвергается редукции.

Интересно отметить, что гидротермальные оазисы содержат обильную бактериальную флору — до 200 видов и штаммов бактерий, использующих окисление соединений серы как источник энергии. Однако все особи *Riftia pachyptila* содержат один и тот же вид симбионтов.

Симбионты вестиментифер — это грамотрицательные бактерии, которые обычно помещаются в отдельных вакуолях. Бактрии занимают от 15 до 35 % от объема трофосомы. 1 г трофосомы может содержать до 10 миллиардов бактерий. Это автотрофные бактерии, окисляющие сероводород. Результатом первых этапов окисления сероводорода является так называемая «элементарная сера» или политионат $S_n(SO_3)_2$ — соль политионовой кислоты, накапливающейся в трофосоме вестиментифер и служащей резервным веществом для жизнедеятельности симбионтов. Сера может составлять 6–10 % и более от сырого веса трофосомы.

Оптимальное пространственное расположение бактерий в цитоплазме бактериоцитов поддерживается трехмерной сетью специальных цитоплазматических фибрилл.

В бактериоцитах можно проследить все этапы инфицирования их бактериями, размножения последних в цитоплазме и, наконец, утилизации бактерий внутри клеток. Объем зоны, в которой протекают последние этапы утилизации бактерий, составляет от 28 до 50 % общего объема (в крупных лопастях трофосомы).

Строение трофосомы *Riftia* позволяет предположить, что новые бактериоциты возникают из неспециализированных клеток вблизи кровеносных сосудов. Там они заражаются бактериями от уже инфицированных клеток. Постепенно зараженные клетки отодвигаются в периферическую зону, где в них начинается лизис (буквально «растворение», то есть внутриклеточное переваривание) бактерий. На первом этапе происходит перенос питательных веществ за счет переваривания симбиотических бактерий в цитоплазме бактериоцитов, а на завершающем этапе — за счет деградации самих периферических бактериоцитов. Неспециализированные клетки являются камбием трофосомы.

Кровь рифтий своим цветом обязана гемоглобину с повышенной способностью к переносу O_2. Это объясняется тем, что он нужен как для бактериального хемотрофного метаболизма, так и для дыхания самой рифтии.

Но сульфиды, казалось бы, не должны переноситься кровью, так как они вступают в стабильные соединения с гемоглобином, из-за чего он не может связывать O_2. Эти соединения сильно токсичны, так как подавляют внутриклеточные ферментативные реакции дыхания. Кроме того, в присутствии кислорода сульфиды окисляются и становятся недоступны бактериям.

Особенностью гемоглобина рифтий оказалась способность к переносу кислорода на геме с одновременным переносом сероводорода на белковой части пигмента. Фиксация сероводорода белковой частью молекулы гемоглобина одновременно защищает организм червя от его токсических свойств. Благодаря этому гемоглобин может транспортировать на разных частях молекулы кислород и сероводород, связываемые на уровне султана щупальцев, бактериям трофосомы.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Выделительная система вестиментифер (рис. 109), как и у погонофор, расположена в передней части метасомы (в данном случае — вестиментального отдела) и представлена парными выделительными органами, открывающимися одной (у Lamellibrachia и *Escarpia*) или двумя (у всех остальных вестиментифер) порами.

Главный орган выделительной системы вестиментифер — так называемое выделительное дерево. Это непарная лопастная структура, расположенная на уровне задней части головного мозга. Она образована множеством трубочек диаметром

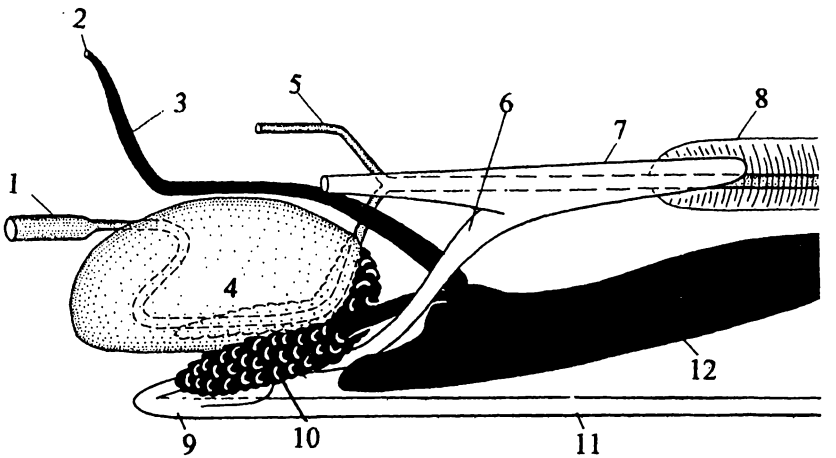


Рис. 109. Схема строения выделительной системы вестиментиферы *Ridgeia piscesae* (Малахов, Галкин, 1998):
1 – обтюракальные сосуды; *2* – выделительные отверстия; *3* – выделительные протоки; *4* – мозг; *5* – приносящие сосуды щупальцевых ламелл; *6* – вентролатеральный сосуд; *7* – субтентакулярный венозный синус; *8* – сердце; *9* – вентральный венозный синус; *10* – выделительное дерево; *11* – выделительный мешок; *12* – вентральный кровеносный сосуд

5–8 мкм. Трубочки выстланы длинными ресничками. Природа этой морфоанатомической структуры еще не выяснена полностью. Некоторые специалисты считают эти трубочки внутриклеточными образованиями. Полагают также, что выделительное дерево вестиментифер не что иное, как расщепившийся на множество канальцев целомодукт, открывающийся в полость целома. Имеется также предположение, что выделительная система вестиментифер представляет собой сильно развитые протонефридии. Трубочки выделительного дерева *Ridgeia* заканчиваются терминальными клетками, несущими ресничное пламя. Терминальные клетки примыкают к стенке венозного синуса и обтюракальным целомам, но напрямую не связаны ни с полостью кровеносной системы, ни с полостью целома.

В участках выделительной системы, примыкающей к вентральному синусу и обтюракальным целомам, происходит фильтрация жидкости через стенку кровеносной системы в полости трубочек выделительного дерева. Поскольку протонефридии, как правило, одеты слоем специального экстраклеточного матрикса, это исключает потери целомического гемоглобина.

Трубочки выделительного дерева объединяются в два пучка, впадающих в выделительные каналы. Последние у *Ridgeia* впадают в обширные выделительные мешки. Они представляют собой две вытянутые в длину полости в толще соединительной ткани вестиментального отдела. От них отходят выводные каналы, открывающиеся парными порами в дорсальную борозду на уровне передней части мозга.

У некоторых вестиментифер описаны цистообразные тела, лежащие в соединительной ткани вблизи тубипарных желез. Предполагают, что они также выполняют экскреторную функцию.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

Вестиментиферы — раздельнополые животные. Внешне самцы отличаются от самок наличием длинных, тянущихся до переднего конца вестиментального отдела и окаймленных эпителиальными гребнями генитальных бороздок. Они предназначе-

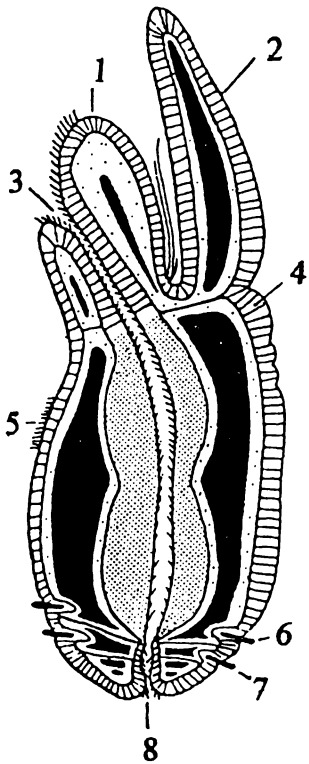


Рис. 110. Схема строения ювенильной особи *Ridgeia piscesae* (Малахов, Галкин 1998):
1 — головная лопасть; *2* — щупальца; *3* — рот; *4* — эпидермис; *5* — брюшная ресничная полоска (невротрох); *6* — щетинки туловищного отдела; *7* — щетинки опистосомы; *8* — анальное отверстие

ны для транспортировки семени в переднюю часть вестиментального отдела.

Строение гонад (полового целома) варьируется от вида к виду. Они лежат в туловищном целоме под трофосомой по сторонам от дорсовентрального мезентерия над брюшным кровеносным сосудом. Видимо, исходно они парные и симметричные (как у *Riftia pachyptila*), но у самок *Ridgeia piscesae* они дисимметричны (правая короче), а у некоторых других видов эта дисимметрия усугубляется вплоть до редукции одной из гонад.

В половых отделах целома происходит рост и созревания яйцеклеток. Полости обоих целомов сообщаются с яйцеводами ресничными воронками. Каждая воронка, сделав несколько петель, впадает в гонодукт. Ресничные воронки заполнены сперматозоидами, проникшими сюда через яйцеводы. Следовательно, они выполняют функции семяприемников. Яйцеводы, которые связывают полости половых целомов (=яичники) с внешней средой, с морфологической точки зрения нужно рассматривать, как и у Oweniida, в качестве целомодуктов туловишного целома.

Семенники также представляют собой видоизмененный туловищный целом. Трубочки семенников лежат латерально от трофосомы. У некоторых видов оформленных семенников нет и герминативный эпителий выстилает заднюю часть семяпроводов. Последние представляют собой пару трубок, расположенных на вентральной стороне туловищного отдела и примыкающих к брюшному кровеносному сосуду. У части видов с семяпроводами связаны семенные мешки, а у *Riftia pachyptila* созревшие сперматозоиды скапливаются в передней половине каждого семяпровода. Семенные мешки — это тонкостенные пузыревидные органы, открывающиеся в семяпроводы. Они выполняют функцию накопления семени.

Форма сперматозоидов сильно отличается от таковой у организмов с наружным оплодотворением, зато хорошо адаптирована к передвижению по половым путям самки. У самцов *Ridgeia* находили спермиальные массы, приклеившиеся в основании борозды, разделяющей обтюракулы под передним краем вестиментальных крыльев, а также на вершине обтюракул.

Как известно, вестиментиферы образуют плотные поселения, содержащие сотни особей, обитающих рядом друг с другом. Самцы могут передавать спермиальные массы соседним самкам, высовывая и наклоняя щупальцевый отдел. Наблюдения за живыми вестиментиферами на месте через иллюминаторы подводных обитаемых аппаратов показывают, что торчащие из трубок яркие султаны щупальцев колышутся на течении и касаются друг друга. Это делает возможным обмен половыми продуктами в одном поселении, особенно между близко живущими особями.

У вестиментифер развиваются относительно мелкие яйца диаметром 105–115 мкм. Это говорит (по аналогии с другими беспозвоночными) о том, что плодовитость вестиментифер может варьироваться от несколько миллионов до нескольких десятков миллионов яиц за один нерест. Яйца имеют положительную плавучесть. Это говорит о том, что для вестиментифер, в отличие от погонофор, характерен жизненный цикл с планктонной личинкой.

Дробление яйца спиральное, полное, неравномерное. Через восемь суток появляется шарообразная (у *Escarpia*) личинка с двумя венчиками простых ресничек, вероятно, соответствующих прото- и метатроху.

Наличие планктонной личинки, которая должна проводить в толще воды довольно много времени, позволяет вестиментиферам заселять протянувшиеся на сотни и тысячи километров системы рифтовых долин, в пределах которых каждый конкретный гидротермальный оазис имеет небольшие размеры и существует ограниченное время.

ЭКОЛОГИЯ

Биотоп всех до сих пор обнаруженных видов класса Vestimentifera — участки дна с повышенной гидротермальной деятельностью, обеспечивающей активные процессы бактериального хемосинтеза. Это могут быть глубоководные рифты, где так называемые черные курильщики выносят растворы полиметаллических сульфидов с температурами 350–370 °С и сероводород. Такие районы дна называются зонами аккреции. Это могут быть также участки дна в зонах субдукции, где гигантское давление пластов выдавливает интерстициальные воды, богатые метаном, аммиаком и сероводородом. Все они расположены на глубинах более 2000–3000 м. Правда, сравнительно недавно в Японии, в бухте Кагосима острова Кюсю, в районе активного фумарольного поля к северо-востоку от действующего вулкана Сакурадзима на глубине всего 82 м обнаружили скопление вестиментифер на площади около 30 тыс. кв. м. Плотность скоплений достигает 3000 экземпляров и 9 кг на 1 кв. м. И здесь вода с температурой 28–30 °С содержит большие количества сероводорода, метана и углекислого газа.

Наконец, некоторые виды вестиментифер могут жить в районах, куда упали трупы крупных животных (например, китов), что, по-видимому, случается время от времени. Донные некрофаги не в состоянии быстро и полностью уничтожить такое количество органики. Богатые жирами кости млекопитающих в течение нескольких десятилетий служат источником органических веществ, при разложении которых выделяется сероводород. Поскольку до погружения на дно такие останки, плавучесть которых поддерживается выделяющимися газами, довольно долго подвержены воздействию поверхностных течений, они должны приноситься в зоны их конвергенции, расположенные квазистационарно, то есть пространственно довольно ограниченных. Так образовались биотопы указанных выше видов.

Примерно такие же условия существуют и в местах глубоководных поселений вестиментифер, хотя диапазон температур воды может варьироваться от места к месту. Так, в Галапагосском рифте вестиментиферы *Riftia pachyptila* обитают при температурах 4–12 °С в одних оазисах, и при 20 °С — в других.

Это явление имеет огромное общебиологическое значение. Чтобы осознать его, нужно представить себе гигантскую протяженность зон аккреции и субдукции (только последняя — около 45 тыс. километров), в любой точке которых могут существовать сообщества симбионтов с хемосинтезирующими бактериями, где одну из ведущих ролей играют вестиментиферы. Это позволит оценить их роль в сообществах глубин океана, в динамике вещества и энергии абиссали.

СИСТЕМАТИКА

Класс Vestimentifera в настоящее время насчитывает лишь 13 видов, которые подразделяются на отряд Lamellibrachiida (с семейством Lamellibrachiidae и единственным родом *Lamellibrachia*, в который входят четыре вида) и отряд Tevniida. В этот отряд входят семейства Riftiidae (с единственным видом *Riftia pachyptila*), Arcovestiidae (с видом *Arcovestia ivanovi*), Escarpiidae (с видами *Escarpia* spicata и *E. laminata*), Tevniidae с родами *Tevnia* (вид *T. jerichonana*), *Oasisia* (*O. alvinae*), *Ridgeia* (*R. piscesae*) и, наконец, семейство Alaysiidae (с видом *Alaysia spiralis*).

ЛИТЕРАТУРА

1. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
2. Беляев Г. М. Глубоководные океанические желоба и их фауна. М.: Наука, 1989. 255 с.
3. Бубко О. В. О систематическом положении Oweniidae и Archiannelida (Annelida) // Зоол. ж. 1973. Т. 52, вып. 9. С. 1286–1296.
4. Бубко О. В., Евдонин Л. А. Некоторые данные об организации митрарии // Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л.: Сб. трудов ЗИН, 1976. Т. 49. С. 48–50.
5. Бубко О. В., Миничев Ю. С. Нервная система *Enchytraeus albidus* (Oligochaeta, Enchytraeidae) // Зоол. ж. 1972. Т. 51, вып. 2. С. 11–17.
6. Бубко О. В., Миничев Ю. С. Нервная система Oweniidae (Polychaeta) // Зоол. ж. 1972. Т. 51, вып. 9. С. 1288–1299.
7. Вагин В. Л. *Asteromyzostomum* n. gen. — новый представитель класса мизостомид (Annelides) // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1954. Т. 72, вып. 4. С. 16–37.
8. Вагин В. Л. О положении мизостомид среди трохофорныъх животных // Вопросы эволюционной морфологии животных. Изд. Казанского унив., 1979. С. 124–135.
9. Дмитриева Н. А. О целоме у *Nerelinum murmanicum* A. Ivanov (Pogonophora) // Зоол. ж. 1966. Т. 45, вып. 5. С. 693–701.
10. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. 7-е изд. М.: Высшая школа, 1981. 605 с.
11. Ерохина Н. М. О плане строения мозга полихет // Докл. АН СССР. 1968. Т. 179, вып. 4. С. 986–989.
12. Евдонин Л. А. Кутикула в онто- и филогенезе аннелид // Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л.: Сб. трудов ЗИН, 1983. Т. 109. С. 156–163.
13. Заварзин Е. Г., Цетлин А. Б. Строение полости тела некоторых аннелид. Предварительные результаты // Зоол. ж. 1990. Т. 69, вып. 7. С. 31–34.
14. Иванов А. В. Погонофоры // Фауна СССР. Новая серия. М.; Л., 1960. Т. 75. 271 с.
15. Иванов А. В. О строении заднего отдела тела у Pogonophora // Зоол. ж. 1964. Т. 43, вып. 4.
16. Иванов А. В. О происхождении целома // Зоол. ж. 1976. Т. 55, вып. 6. С. 805–814.
17. Иванов А. В. О морфологической природе обтуракулов у Pogonophora // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. № 3. С. 758–759.
18. Иванов А. В. Monilifera — новый подкласс погонофор // Докл. АН СССР. 1991. Т. 319. № 2 С. 505–507.
19. Иванов А. В., Мончадский А. С., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Типы: кольчатые черви, членистоногие. М.: Высшая школа, 1983. Ч. 2. 543 с.
20. Иванов А. В., Селиванова Р. В. Новый вид погонофор, обитающий на гниющей древесине, — *Sclerolinum javanicum* sp. n. К вопросу о классификации Pogonophora // Биол. моря. 1992. № 1–2. С. 27–33.
21. Иванов Д. Л., Цетлин А. Б. Возникновение и эволюция кутикулярного глоточного вооружения у трохофорных животных с вентральной глоткой // Зоол. ж. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1445–1454.

22. Изосимов В. В. Класс малощетинковых (Oligochaeta) // Руководство по зоологии. II. Беспозвоночные. Кольчатые черви, моллюски. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1940. С. 157–204.
23. Лагутенко Ю. П. Структура нервного плексуса *Nephthys ciliata* (Polychaeta) // Зоол. ж. 1986. Т. 65, вып. 1. С. 28–35.
24. Ливанов Н. А. Класс полихет (Polychaeta) // Руководство по зоологии. II. Беспозвоночные. Кольчатые черви, моллюски. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1940. С. 9–134.
25. Ливанов Н. А. Класс пиявок (Hirudineaa) // Руководство по зоологии. II. Беспозвоночные. Кольчатые черви, моллюски. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1940. С. 205–257.
26. Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М.: Советская наука, 1955. 396 с.
27. Ливанов Н. А., Порфирьева Н. А. Организация погонофор // Тр. Общ-ва Естествоиспытателей Казанского университета. 1962. Т. 65. С. 102–120.
28. Ливанов Н. А., Порфирьева Н. А. Об «аннелидной гипотезе» происхождения погонофор // Зоол. ж. 1965. Т. 44, вып. 2. С. 161–168.
29. Лобье Л. Оазисы на дне океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 156 с.
30. Лукин Е. И. Класс пиявки (Hirudinea) // Жизнь животных в 6 томах. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 1. С. 509–525.
31. Лукин Е. И. Класс пиявки Hirudinea // Определитель беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеоиздат,1977. С. 201–212.
32. Малахов В. В., Обжиров А. И., Тарасов В. Г. О связи погонофор рода *Siboglinum* с зонами высоких концентраций метана // Докл. АН (Россия). 1992. № 1. С. 195–197.
33. Малахов В. В., Галкин С. В. Вестиментиферы — бескишечные беспозвоночные морских глубин // KMK Scientific Press Ltd. M., 1998. 206 с.
34. Миничев Ю. С., Бубко О. В. Можно ли считать Oweniidae полихетами? // Многощетинковые черви и их экологическое значение. Иссл. фауны морей. ЗИН РАН СПб. 1992. Т. 43 (51). С. 47–51.
35. Свешников В. А. Класс многощетинковые кольчецы (Polychaeta) // Жизнь животных. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 1. С. 473–488.
36. Селиванова Р. В. О гомологии жаберных нитей Vestimentifera щупальцам Pogonophora // ДАН СССР. 1989. Т. 308, № 3. С. 760–761.
37. Старобогатов Я. И. Брахицельная (гидроцельная) гипотеза происхождения целома // Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л.: Сб. трудов ЗИН, 1983. Т. 109. С. 111–122.
38. Тамарин А. Л. Ультраструктура кутикулы полихет // Многощетинковые черви. Морфология, систематика. Иссл. фауны морей. ЗИН АН СССР. Л., 1985. Т. 34 (42). С. 124–127.
39. Ушаков П. В. Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР // Определители по фауне СССР. Л.: Изд. АН СССР, 1955. № 56. 446 с.
40. Ушаков П. В. О классификации многощетинковых червей // Многощетинковые черви. Морфология, систематика. Иссл. фауны морей. ЗИН АН СССР. Л., 1985. Т. 34 (42). С. 5–9.
41. Федотов Д. М. Специализация и деградация в строении мизостомид под влиянием образа жизни // Сборник к 80-летию акад. Н. В. Насонова. АН СССР, 1937. С. 49–82.
42. Цетлин А. Б. *Ophryotrocha schubravyi* sp. n. и проблема эволюции челюстного аппарата Eunicemorpha // Зоол. ж. 1980. Т. 59, вып. 5. С. 666–676.
43. Цетлин А. Б. Эволюция пищедобывательного аппарата у многощетинковых червей отряда Capitellida // Зоол. ж. 1991. Т. 70, вып. 12. С. 10–22
44. Цетлин А. Б. Эволюция пищедобывательного аппарата многощетинковых червей (Annelida). Автореф. дис. М., 1992. 46 с.
45. Чекановская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР // Определители по фауне СССР. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1962. Т. 78. 411 с.
46. Beckhaut I., McHugh D., Mardulin P., Tiedeman R.,Monteyne D., Jangoux M., Milinkovitch M. C. Myzostomida: A link between trochozoan and faktworms? // Proc. Royal Soc. Biol. Sci. Ser. B. №. 267. P. 1383–1392.
47. Brusca R. C., Brusca G. J., Haver N. J. Invertebrates // Sinauer Associated, Inc. 1990. Sunderland, Massachusets.
48. Gardiner S., James S. R., Jones M. L. On the transient digestive system and trophosome of juveniles of *Ridgeia* sp. (Vestimentifera) // Amer. Zool. 1991. Vol. 31, № 5. P. 27A

49. Gierc O., Conway N. M., Gastrock G., Schmidt C. «Regulation» of gutless annelid ecology by endosymbiotic bacteria // Mar. Ecol. Progr. Ser. Vol. 68. P. 287–299.
50. Hartmann-Shcröder G. 15. Stamm Annelida // Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 3. Teil: Mollusca, Sipunculida, Echiurida, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 276–470.
51. Hashimoto J., Miura T., Fujikara K., Ossaka J. Discovery of vestimentiran tube-worm in the euphotic zone // Zool. Sci. 1993. Vol. 10, № 6. P. 1063–1067.
52. Jägersten G. Zur Kennttnis der Morphologie, Entwiclung und Taxonomie der Myzostomida // Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis. 1940. Ser. IV. Vol. 11, № 8. S. 5–84.
53. Liwanow N. A., Porfirjiewa N. A. Die Organisationder Pogonophoren und deren Beziehungen zu den Polychдten //Biologisches Zentralblatt. 1967. Bd. 86. Heft 2. S. 178–204.
54. Meglitsch P. A., Schram F. R. Invertebrate Zoology. Oxford University Press. 1991.
55. Prenant M. Classe des Myzostomidaes // Traite des Zoologie. 1959. Vol. 5. P. 714–784.
56. Stummer-Traunfels R. Myzostomida // Handbuch der Zoologie. 1926. Bd. 3. S. 132–210.
57. Tzetlin A. B., Purschke G., Westheide W., Saphonov M. V. Ultrastructure of enteronephridia and general description of the alimentary canal in *Trochonerilla mobilis* and *Nerillium troglochaetoides* (Polychaeta, Nerillidae) // Acta Zoologica (Stockholm). 1992. Vol. 73, № 3. P. 163–176.
58. Zrzavy J., Hypsea V., Tietz D. F. Myzostomida are not annelids: molecular and morphological support for a clade of animals with anterior sperm flagella // Cladistics. 2001. № 17. P. 170–198.

Часть 4

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

СОДЕРЖАНИЕ ЧАСТИ 4

Тип Arthropoda ... 561
Общая характеристика ... 561
Общие черты строения скелета членистоногих ... 564
Подтип Trilobitomorpha ... 566
Класс Trilobita ... 566
Подтип Branchiata ... 571
Надкласс Crustacea ... 574
Общая характеристика ... 574
Расчленение тела (тагмозис) ... 574
Покровы и линька ... 576
Мускулатура ... 578
Нервная система ... 580
Органы чувств ... 582
Пищеварительная система ... 586
Кровеносная система ... 587
Дыхательные органы ... 588
Экскреторные органы ... 589
Репродуктивная система ... 589
Размножение ... 590
Личиночное развитие ... 590
Характеристика отдельных таксонов ... 591
Класс Remipedia ... 591
Класс Cephalocarida ... 592
Класс Branchiopoda ... 594
Отряд Notostraca ... 594
Отряд Anostraca ... 597
Отряд Conchostraca ... 600
Отряд Cladocera ... 602
Класс Ostracoda ... 606
Класс Mystacocarida ... 608
Класс Copepoda ... 610
Свободноживущие Copepoda ... 613
Отряд Calanoida ... 613
Отряд Harpacticoida ... 615
Отряд Cyclopoida ... 616
Отряд Misophrioida ... 617
Паразитические Copepoda ... 617
Отряд Monstrilloida ... 617
Отряд Siphonostomatoida ... 617
Отряд Poecilostomatoida ... 618
Класс Tantulocarida ... 618
Класс Branchiura ... 620
Класс Cirripedia ... 621
Отряд Thoracica ... 622
Отряд Acrothoracica ... 626
Отряд Ascothoracida ... 628
Отряд Rhizocephala ... 630
Класс Malacostraca ... 633
Подкласс Phyllocarida ... 635
Отряд Leptostraca ... 635
Подкласс Hoplocarida ... 636
Отряд Stomatopoda ... 636
Подкласс Eumalacostraca ... 638
Надотряд Syncarida ... 639
Отряд Anaspidacea ... 640
Отряд Stygocaridacea ... 640
Отряд Bathynellacea ... 642
Надотряд Peracarida ... 643
Отряд Thermosbaenacea ... 643
Отряд Spelaeogriphacea ... 644
Отряд Mictacea ... 645
Отряд Mysidacea ... 647
Отряд Cumacea ... 650
Отряд Isopoda ... 652
Отряд Tanaidacea ... 657
Отряд Amphipoda ... 659
Надотряд Eucarida ... 664
Отряд Euphausiida ... 664
Отряд Amphionidacea ... 669
Отряд Decapoda ... 670
Подтип Chelicerata ... 684
Класс Xiphosura ... 686
Класс Euripterida ... 689
Класс Arachnida ... 690
Отряд Scorpiones ... 695
Отряд Thelyphonidae ... 696
Отряд Schizomida ... 696
Отряд Amblypygi ... 697
Отряд Araneae ... 697
Отряд Palpigradi ... 698
Отряд Pseudoscorpiones ... 698
Отряд Solifugae ... 699
Отряд Ricinulei ... 699
Отряд Acari ... 700
Отряд Opiliones ... 700
Класс Pantopoda ... 702
Подтип Tracheata ... 704
Класс Chilopoda ... 705
Класс Symphyla ... 709
Класс Pauropoda ... 710
Класс Diplopoda ... 711
Класс Insecta ... 714
Морфология ... 715
Анатомия ... 722
Таксономия ... 731
Систематика класса Insecta ... 731
Краткий обзор отрядов насекомых ... 732
Литература ... 774

≡Тип Arthropoda≡

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Тип Arthropoda — Членистоногие — самая крупная группа животных в ранге типа. Количество видов, объединяемых в этом типе, по разным оценкам колеблется от более чем одного до более чем шести миллионов. Некоторые авторы идут еще дальше, предполагая, что только количество видов жуков (отряд Coleoptera) должно достигать 8,8 миллионов, а общее число видов членистоногих — свыше 30 миллионов. В любом случае ясно: именно представители этого типа, в первую очередь насекомые, доминируют на нашей планете, составляя основу ее биологического разнообразия. Доля всех остальных животных не превышает в лучшем случае 5–10 %. Разнообразие членистоногих поражает воображение. Не удивительно, что они завоевали все адаптивные зоны биосферы. Они встречаются в море и пресных водах, а также на суше, живут в пещерах, поднимаются в горы до линии снегов и, освоив полет, достигают скоростей почти в 100 км в час и высоты подъема более километра. Среди них преобладают свободноживущие формы, но они могут демонстрировать изощреннейшие формы паразитизма. Как правило, это одиночные животные, но у некоторых насекомых мы можем обнаружить чрезвычайно высокий уровень социальности.

По основным характеристикам плана организации членистоногие представляют собой прямое продолжение эволюции кольчатых червей (Annelida), их базовой группы — полихет. Олигохеты и пиявки — боковая ветвь эволюции аннелид. Их план строения тела сформировался в результате приспособления у первых — к жизни в субстрате, а у вторых — к своеобразному хищничеству и паразитизму. Членистоногие же сложились как активно подвижные полимерные организмы, живущие в придонных слоях воды, под знаком выработки с одной стороны защитного покрова, а, с другой, — максимального развития рычажного локомоторного аппарата. Первый из ведущих признаков получил свое оригинальное развитие уже у аннелид в виде прочной, но эластичной кутикулы, прободенной многочисленными порами, через которые эктодерма червя осуществляет контакт с внешней средой.

У членистоногих кутикула существенно упрочняется за счет появления характерного азотосодержащего производного полимерных углеводов — хитина. Он относится к так называемым опорным полисахаридам. Хитин встречается не только у членистоногих. Он также служит компонентом клеточной стенки грибов и некоторых зеленых водорослей. Подобно целлюлозе, он образует высокоупорядоченные надмолекулярные структуры, благодаря чему не растворяется в воде. Он способен образовывать сложные комплексы с белками, пигментами, солями кальция. Поэтому производные хитина в виде различных деталей скелета и других опорных структур в теле членистоногих играют чрезвычайно важную роль в формировании их колоссального многообразия.

Одновременно с защитными наружный панцирь выполняет и опорную функцию, то есть служит экзоскелетом. Он вырабатывается всей эктодермой, в результате хитиновую выстилку имеют и эктодермальные отделы кишечного тракта.

Сочетание эффективной брони, каковой является экзоскелет членистоногих, и рычажного локомоторного аппарата, прототипом которого у аннелид служили параподии, возможно только в случае, если отсутствует сплошной покров тела наподобие кутикулы нематод, если наружная броня расчленена, то есть состоит из большого количества подвижно соединенных друг с другом элементов.

Чередование участков кутикулы разной толщины, что повышает подвижность тела, наблюдается уже у некоторых полихет (например, Eunicidae, у которых можно наблюдать появление более тонких межкольцевых бороздок). У членистоногих

этот процесс достигает своего максимального выражения. Их экзоскелет состоит из большего или меньшего количества жестких элементов — склеритов, и соединяющих склериты тонких и эластичных перепонок.

Так устроен в общих чертах опорный модуль членистоногих. Именно кажущаяся диффузность его строения, которая на самом деле характеризуется очень высокой степенью упорядоченности, обеспечила возникновение такого богатства форм, которое для них характерно. И прочие основные модули членистоногих сложились во многом под влиянием этого.

Появление наружного скелета, характеризующегося высокой степенью расчлененности, и рычажных конечностей привело к перестройке исходного типа организации, унаследованного членистоногими от кольчатых червей.

Благодаря наружному скелету опорная функция целома оказалась утраченной. У членистоногих мускулатура тела опирается уже не на гидроскелет, каковым был целом у кольчецов, а на склериты. Это приводит к распаду целомической полости. Полость тела теперь представляет собой сложную систему щелевидных пространств между внутренними органами. Она лишена собственной выстилки. Такие полости тела называются схизоцелями, то есть буквально расщепленными полостями. Из-за того что эта полость представляет собой результат слияния целома и бластоцеля (полости бластулы), ее еще называют миксоцелем («смешанной полостью»).

Уже у кольчатых червей исчезает классический кожно-мускульный мешок. Их кольцевая мускулатура прерывается на границах сегментов, а продольная представляет собой несколько лент, прерываемых мускулатурой параподий. Лишь у некоторых паразитических форм членистоногих подобие кожно-мускульного мешка может возникать вторично. Как правило, отдельные склериты и отдельные членики рычажных конечностей между собой связаны отдельными мышцами или их пучками. Такой тип мускулатуры так и называется — пучковая.

Появление рычажных конечностей у членистоногих — также чрезвычайно важное приобретение. Не зря именно это дало основание для получения ими названия «членистоногие». Рычажные конечности характерны и для кольчецов тоже. Но благодаря им аннелиды могли отталкиваться от субстрата, продолжая «вписываться» в него. Членистоногие получили возможность не только оторвать тело от субстрата и нести его над ним. Они смогли пересекать с помощью своих членистых ног неровности рельефа, освоив благодаря этому третье измерение (напомним, что простейшие воспринимают окружающее пространство как одномерную среду, турбеллярии — как двумерную).

Принцип рычага, реализованный в рычажных конечностях, дал членистоногим не только выигрыш в силе, но и позволил им совершать чрезвычайно тонкие и точные движения. Например, прикреплять сперматофор возле полового отверстия самок, строить очень сложные гнезда и тому подобное. Это, в свою очередь, требует высочайшей степени координации, что достигается совершенствованием нервной системы.

Эволюционные потенции каждого модуля целиком определяются его внутренними возможностями. Для исходного типа локомоторного модуля членистоногих характерно большое количество примерно одинаково устроенных многочленистых конечностей. Многочисленные конечности стали прекр асным исходным материалом для их специализации к выполнению самых разных функций — не только двигательных. Колоссальное разнообразие членистоногих в некоторой степени является отражением эволюционных потенций их локомоторного аппарата.

Закономерным следствием возникновения пучковой мускулатуры стало преобладание поперечно-полосатых мышц. Это объясняется следующим образом. Любая членистая конечность состоит из отдельных члеников, приводимых в движение

сложным комплексом мышц — сгибателей и разгибателей, состоящих из отдельных пучков. На исполнение одного двигательного акта (например, отведение-приведение конечности), который должен занимать очень короткий отрезок времени, отдельный пучок мышц ограничен еще более коротким временным интервалом. Относительно медленно сокращающиеся гладкие мышцы для этого неприменимы.

Уже у кольчатых червей мы сталкиваемся с тем, что происходит разделение физиологического труда между разными частями тела. Прежде всего это выражается в процессе цефализации: образовании головного отдела тела. Он имеется у всех кольчатых червей без исключения. Это делает понятие о гомономности метамерии скорее теоретическим. В процессе эволюции кольчатых червей прослеживается процесс тагмозиса: образования отделов тела (тагм), каждый из которых предназначен к выполнению определенного комплекса функций. Так формируется гетерономная метамерия, столь характерная для седентарных полихет, олигохет, пиявок и погонофор.

У членистоногих тагмозис выражен еще сильнее. Он осуществляется в результате разрастания одних сегментов тела за счет других или объединения вместе групп сегментов. Внешнему изменению сегментации тела соответствуют изменения в строении внутренних органов. Этот процесс прослеживается как в пределах всего типа, так и внутри отдельных более мелких групп, и его особенности определяют направления эволюции членистоногих в целом и каждой группы в отдельности.

Еще одна особенность всех членистоногих — незамкнутая кровеносная система и отсутствие хорошо развитых кровеносных сосудов. Капиллярная сеть у членистоногих отсутствует полностью. Изливающаяся из сосудов жидкость омывает внутренние органы, собирается в специальные полости — синусы — и оттуда попадает опять в перикард и сердце. Считают, что это явление связано с потерей кожно-мышечного мешка. Передвижение крови по капиллярам осуществляется благодаря перистальтике кожно-мышечного мешка. Его исчезновение привело к исчезновению капилляров.

Обращает на себя внимание: чем крупнее членистоногое, тем лучше у него развиты сосуды. У очень мелких видов от кровеносной системы может остаться одно лишь сердце, сокращение которого перемешивает полостную жидкость — гемолимфу, выполняющую функцию крови.

Еще одно общее следствие развития наружного скелета у членистоногих — невозможность непрерывного роста. Для увеличения размеров тела членистоногое должно периодически избавлять от панциря — линять. Линька характерна не только для членистоногих, но и для ряда других животных с наружным скелетом, например, для нематод.

Членистоногие с их распыленным скелетом должны были выработать специальную систему регуляции этого процесса, чтобы стимулы к линьке одновременно поступали ко всем склеритам тела, к каждой клетке организма. Это реализуется благодаря развитию сложной нейрогуморальной системы, то есть объединению некоторых отделов нервной и кровеносной систем (см. ниже). Благодаря тому что линька каждый раз представляет собой критический период в жизни членистоногих, их эволюция, с одной стороны, шла по пути уменьшения количества линек в онтогенезе, а с другой — по пути координации многих других важных процессов, имеющих циклический характер (например, репродуктивного цикла) с линочным циклом.

Важность процессов линьки подчеркивается еще и тем, что на его обеспечение у некоторых членистоногих идет до половины всего вещества и энергии, потребляемых ими с пищей.

Появление толстой наружной кутикулы привело еще к нескольким важным следствиям. Во-первых, несмотря на проницаемость кутикулы для газов благодаря наличию в ней пор, их диффузия через покровы членистоногих заметно ограничена. Это ограничение тем сильнее, чем плотнее кутикула. Плотность кутикулы заметно

возрастает с увеличением размеров тела, что привело к появлению специализированных органов дыхания. Они развиты тем сильнее, чем крупнее животное, и могут полностью отсутствовать у мелких водных членистоногих.

Во-вторых, наличие плотной кутикулы облегчило членистоногим выход на сушу, так как она послужила защитой от потерь воды телом.

В-третьих, именно кутикула стало причиной того, что членистоногие не смогли достигнуть по-настоящему крупных размеров. Увеличение массы животного пропорционально кубу, а его поверхности — квадрату длины тела. Это значит, что, если линейные размеры животного обозначить через l, объем (массу) через v, поверхность тела через s, то $v = al^3$, $s = bl^2$ (где a, b — некоторые коэффициенты). Это означает, что масса возрастает быстрее поверхности или (что то же самое) с возрастанием массы животного его относительная поверхность тела сокращается. В результате этого нагрузка на наружный скелет возрастает быстрее, чем поверхность, на которую она распределяется. Поэтому с некоторого момента удельная нагрузка на единицу поверхности тела или превысит прочность кутикулы, или толщина последней превысит некоторый предел, при котором еще возможна линька и нормальное функционирование организма. Существует некоторое оптимальное соотношение между прочностью наружного скелета и массой животного. Самые крупные животные на нашей планете — позвоночные, имеющие внутренний скелет.

В это вмешивается и сила тяжести, которая значительно сильнее воздействует на наземных животных. Поэтому наземные членистоногие никогда не достигают таких крупных размеров, как водные.

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Как уже было сказано выше, огромное разнообразие членистоногих в первую очередь связано с чрезвычайно большими эволюционными потенциями их наружного скелета, поэтому не удивительно, что он также демонстрирует широчайшее разнообразие форм. Несмотря на это, у всех членистоногих наружный скелет имеет ряд общих черт, характеризующих общий план организации этого модуля, что обусловлено общностью происхождения членистоногих от аннелид.

Главная общая черта строения всех членистоногих — метамерия. Она бывает утеряна у некоторых очень специализированных форм, переходящих к паразитизму или сидячему образу жизни, сохраняясь в таком случае лишь у эмбрионов. У всех членистоногих можно обнаружить на этой стадии онтогенеза акрон, гомологичный головной лопасти аннелид, и тельсон, гомологичный их пигидию. Между ними располагается большее или меньшее количество сомитов (от 9 до нескольких десятков), которые объединены, как правило, в три тагмы: голову, грудь и брюшко. В отдельных группах членистоногих наблюдаются разные варианты такого объединения. У некоторых появляется еще одна тагма — хвостовой отдел (например, креветки). В разных группах членистоногих границы между одноименными тагмами могут не совпадать. Это свидетельствует о том, что членистоногим присуща первичная гетерономность метамерии, особенности которой формировались независимо в каждой крупной группе.

Скелет каждого метамера состоит из определенного количества плотных кутикулярных пластинок, соединяющихся между собой значительно более тонкими мембранами. Пластинки называются *склеритами*. Основными склеритами являются *тергит* (спинной), *стернит* (брюшной) и пара *плейритов* (боковые) (рис. 1 А). Это и есть главные структурные элементы скелета членистоногих. У ряда членистоногих (многие ракообразные, трилобиты) имеется надротовой склерит, называемый *эпистомой* или верхней губой *(лабрум)*. Лишь у трилобитов имеются также две околоротовые таблички — *гипостома* и *метастома*.

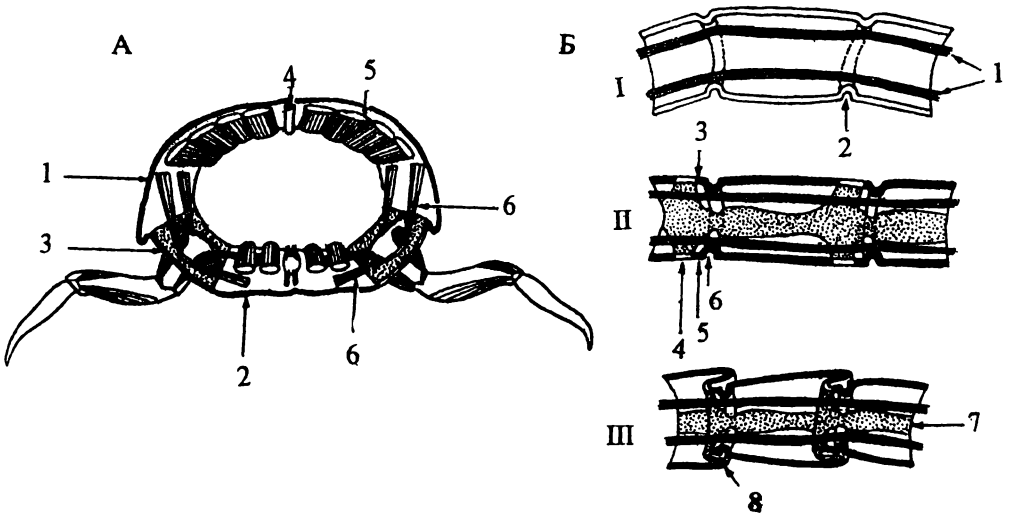


Рис. 1. Особенности строения скелета и сегментации членистоногих (Заренков, 1982):
А – основные склериты, из которых состоит наружный скелет: *1* – тергит; *2* – стернит; *3* – плейрит; *4* – спинной сосуд; *5* – продольные спинные мышцы; *6* – мышцы конечностей; Б – пути становления сегментации членистоногих: I–III – направление эволюции сегментации; *1* – продольные мышцы; *2* – межсегментальная складка покровов; *3* – акротергит; *4* – соединительная перепонка, становящаяся при возникновении вторичной сегментации межсегментальной; *5* – акростернит; *6* – антекоста; *7* – плейрит; *8* – загиб заднего края склерита вторичного сегмента

У некоторых членистоногих сохраняется еще очень примитивное состояние скелета (например, у жаброногих ракообразных). Это проявляется в том, что их кутикула тонкая и довольно однородная, склериты практически отсутствуют, а границы между сомитами обозначены лишь кольцевым желобком (складкой). Он вдается внутрь на месте соединения соседних сегментов и к нему крепятся концы мышц. Благодаря этому наружная метамерия согласована с метамерией мышечной системы.

Упрочение кутикулы в процессе эволюции низших членистоногих приводило к тому, что относительно гибкая кутикула заднего края склеритов подворачивалась и образовывалась тонкая межсегментная перепонка, спрятанная под более прочными участками кутикулы. Кольцевая же складка, напротив, утолщалась, так как к ней крепилась мышца (рис. 1 Б). В результате на месте первичной пограничной складки возник прочный гребень, к которому прикрепляются продольные мышцы (антекоста – буквально «переднее ребро»). Впереди антекосты лежало кутикулярное кольцо также упрочненной кутикулы, которое получило название акротергит (спинная часть) и акростернит (брюшная часть). Обе они представляют собою участки переднего сомита, приросшие через посредство антекосты к лежащему позади сегменту. Межсегментная перепонка оказывается по происхождению утоньшенной задней частью сегмента. Следовательно, фактическая метамерия членистоногих не совпадает с метамерией их аннелидных предков. Такую метамерию можно назвать вторичной.

В процессе эволюции членистоногих отдельные склериты (как правило, тергиты) могут сильно разрастаться или срастаться между собой, приводя порой к полной внешней потере метамерности.

Соединение отдельных члеников конечности между собой осуществляется несколько иначе. Это объясняется тем, что они связаны друг с другом системой мышц антагонистов (сгибателей и разгибателей) и каждый членик по отношению

к соседнему может двигаться лишь в единственной плоскости. Для этого в местах сочленения имеются один или два мыщелка — сочленовные поверхности, которые вставлены в соответствующие углубления на краю соседнего членика (рис. 2). Все остальное пространство затянуто тонкой сочленовной мембраной. Мыщелки располагаются в плоскости, перпендикулярной плоскости сгибания члеников по отношению друг к другу. Но плоскости сгибания смежных члеников не совпадают друг с другом, в результате каждая конечность имеет столько осей сгибания, сколько в ней имеется члеников. Например, торакальная (грудная) конечность креветок состоит из семи члеников — коксы, базиса, исхиума, меруса, карпуса, проподуса и дактилюса. Следовательно, она может сгибаться в семи плоскостях, расположенных под углом друг к другу. Это обеспечивает выполнение такой конечностью очень сложных движений.

Для членистоногих характерны еще целый ряд общих черт. У них отсутствует мерцательный эпителий. Имеются своеобразные сложные глаза и т. п. Это будет обсуждаться в соответствующих разделах, посвященных отдельным группам членистоногих. Мы, вслед за В. А. Догелем, принимаем, что тип Arthropoda подразделяется на четыре подтипа: Trilobiomorpha (трилобитообразных), Branchiata (жабродышащих), Chelicerata (хелицеровых) и Tracheata (трахейнодышащих).

Trilobiomorpha и Chelicerata в некоторых руководствах по зоологии объединяют в один подтип Arachnata (или Amandibulata) на основании сходства между целиком ископаемыми трилобитами и ископаемыми предствителями хелицеровых. Их сближают такие особенности морфологии, как дорсовентрально сплющенное тело, имеющее своеобразно расширенный головной щит, а также разделение его на осевую и две боковых части. Очень характерно то, что дорсально покровы тела сильно склеротизированы, а вентральная кутикула тонкая и перепончатая. Для тех и других характерны огромные сложные глаза, располагающиеся на боковых возвышениях. Поле зрения у обеих групп лежит в горизонтальной плоскости. У тех и других очень похожи личинки, так называемые протасписы. Имеются и другие черты сходства.

— Подтип Trilobitomorpha —

Все представители этого подтипа членистоногих животных известны только в ископаемом состоянии. Подтип включает в себя три неравных по объему класса: очень крупный и разнообразный класс Trilobita и небольшие классы Tetracephalasomata и Trilobitida. Два последних объединяют морских среднекембрийских членистоногих, найденных в штате Британская Колумбия (Канада).

Для всех членов подтипа характерно, что их голова несет одну пару усиков и четыре пары двуветвистых конечностей.

Некоторые ученые включают в этот же подтип так называемых псевдокрустацей (Pseudacrustacea) — большую группу раннепалеозойских и более крупных ископаемых членистоногих, которые по внешнему облику напоминают ракообразных, иногда хелицеровых или даже многоножек. Система этих членистоногих до сегодняшнего дня не устоялась. Относительно одного и того же материала имеется большое количество противоречивых мнений. Поэтому здесь мы рассматриваем только представителей лишь класса Trilobita.

☐ Класс Trilobita

Трилобиты — морские палеозойские членистоногие с удлиненным сегментированным телом, состоящим из головного щита, туловища и хвостового щита. Двумя продольными линиями тело разделено на три части: осевую и две боковых (отсюда название класса, буквально: трехлопастные, трехдольные). Тело трилобитов со спи-

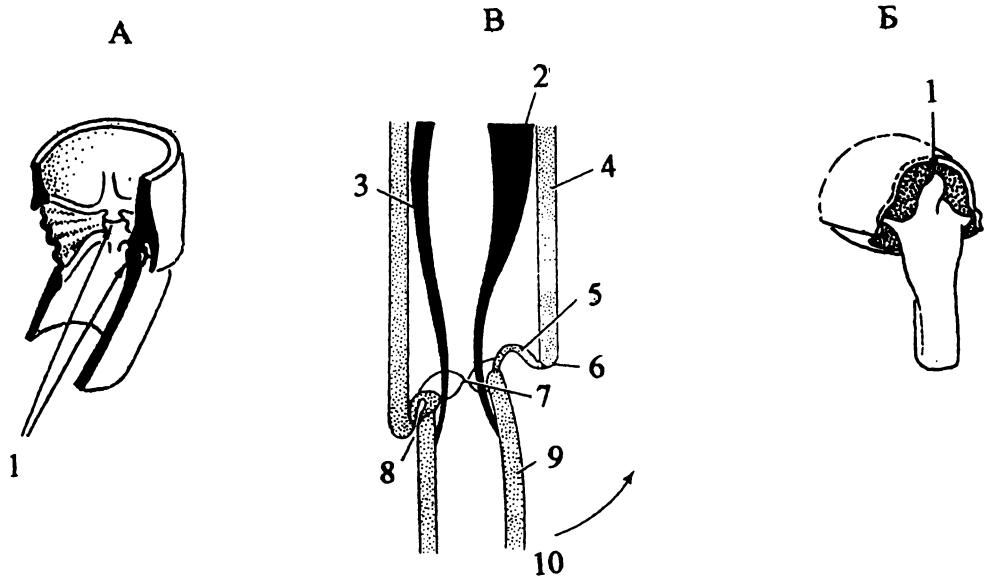


Рис. 2. Суставы членистых конечностей:
А – вид изнутри; Б — вид снаружи (Заренков, 1982); В — мускулатура конечностей (R. Brusca, G. Brusca, 2002):
1 – мыщелки; *2* — мышца-сгибатель; *3* — мышца-разгибатель; *4* — проксимальный членик конечности; *5* – мембрана сгибательной стороны членика; *6* — ограничитель сгибания членика; *7* — скользящая поверхность мыщелка; *8* — ограничитель разгибания членика; *9* — дистальный членик; *10* — направление движения сгибаемого членика конечности

ны покрыто тонким (до 1 мм) хитиновым обызвествленным панцирем. Голова несет одну пару антенн, сложные глаза. Покровы вентральной стороны тела в виде тонкой мембраны, обычно не сохраняющейся в ископаемом состоянии. Конечности двуветвистые, неспециализированные. Дыхание осуществляется жабрами.

Трилобиты появились в раннем Кембрии (570 млн лет назад), достигли максимума в Ордовике (500 млн лет назад), к Силуру (440 млн лет назад) их число существенно уменьшилось и продолжало уменьшаться вплоть до окончательного исчезновения в начале Перми около 300 млн лет назад). Известно около 1500 родов и свыше 10 000 видов. Исходя из существующих представлений о неполноте палеонтологической летописи, можно предполагать, что количество видов трилобитов, живших в океане, было как минимум в 10 раз больше.

Трилобиты имеют тело эллиптических очертаний длиной 3–10 см, однако у некоторых оно было не больше 5 мм и, наоборот, у самых крупных представителей достигало 45 см (*Paradoxides* из среднего Кембрия) и даже 70 см (*Uralichas* из Ордовика Португалии).

Тело состоит из трех тагм (рис. 3): головного щита (цефалона), туловища (торакса) и хвостового щита (пигидия). Наружный скелет состоит из сильно минерализованного покрова (интегумента), подобно хитиновым покровам современных членистоногих. На спинной стороне он пропитан карбонатом или фосфатом кальция, образуя тергиты. По краям тела панцирь загибается внутрь, образуя дублюру или заворот. К дублюре крепится мембрана — тонкий хитиновый необызвествленный покров нижней брюшной части.

Покровы цефалона состоят из слившихся тергитов, скрывающих акрон, преантеннальный, антеннальный и четыре послеротовых сегмента. В результате об-

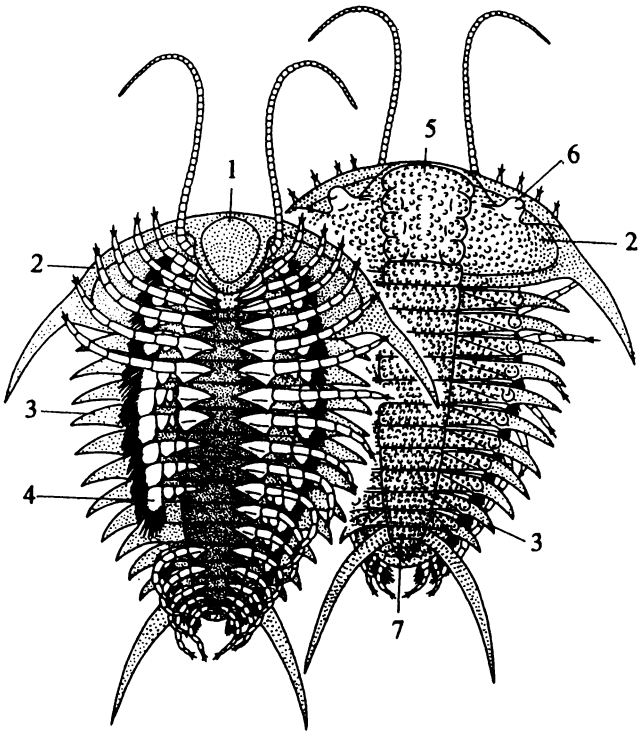


Рис. 3. Реконструкция внешнего строения трилобита (*Ceraurus pleuraxanthemus* из Среднего Ордовика, длина 26 мм):
слева — вентральная, справа — дорсальная стороны; брюшные стерниты изображены частым пунктиром, а боковые выступы тергитов, или плейротергиты, а также дугообразные выступы головного щита и так называемая верхняя губа (эпистом) — редким пунктиром (Moritz, 1993);
1 — верхняя губа; *2* — щеки; *3* — плейротергиты; *4* — преэпиподит; *5* — глабелла; *6* — фасеточные глаза; *7* — пигидий

разуется своеобразный щит. Прямым задним краем он соединяется с туловищем. Осевая, самая выпуклая часть щита — глабелла — имеет разные размеры и форму. Затылочным кольцом она отделена от осевой части туловища. Боковые части головного щита — щеки — лежат по обе стороны глабеллы. На щеках расположены глаза. Щеки отделены от остальной части головного щита лицевым швом. Предполагают, что по лицевому шву происходил разрыв панциря во время линьки трилобитов.

Глаза у трилобитов разнообразны по форме, размерам и строению. Различают голохроичные (фасеточные) и схизохроичные (агрегатные). Первые, как у насекомых, состоят из плотно прижатых друг к другу многоугольных линз (числом до 15 000), вторые — из крупных двояковыпуклых линз, отделенных друг от друга толстой стенкой (от 2 до 300–400 линз). Встречаются среди трилобитов первично-слепые и вторично утратившие зрение.

На брюшной стороне головного щита расположены три таблички: ростр или эпистома, гипостом и метастома. Последние две ограничивают рот, соответственно, спереди и сзади.

Туловище (торакс) состоит из коротких подвижно сочлененных гомономных сегментов. В каждом сегменте выделяется средняя часть или осевое кольцо (рахис) и две боковые части (плевры). Соседние сегменты перекрывают друг друга или сочленяются специальным замком. При жизни это позволяло трилобитам изгибаться в сагиттальной

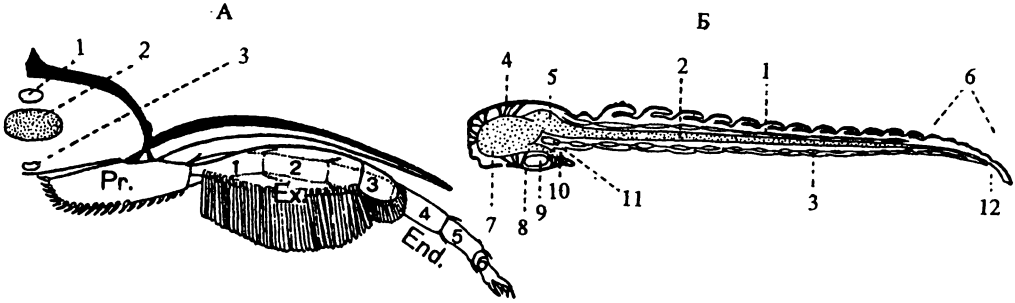


Рис. 4. Особенности анатомического строения трилобитов (Richter, 1933):
А — поперечный разрез тела; Б — продольный разрез тела;
1 — сердце; *2* — желудок; *3* — брюшная нервная цепочка; *4* — мускулатура желудка; *5* — желудок; *6* — хвостовой отдел тела; *7* — эзофагус; *8* — гипостом; *9* — надглоточный ганглий; *10* — ротовое отверстие; *11* — подглоточный ганглий; *12* — анальное отверстие; Pr. — протоподит; Ex. — экзоподит или преэпиподит; End. — эндоподит или телоподит

плоскости или сворачиваться в клубок. Специалисты отмечают, что эта особенность строения начинает встречаться у трилобитов, только с нижнего силура. Предполагают, что это связано с появлением хищников, нападавших на трилобитов. Сворачивание позволяло трилобитам спрятать мягкую брюшную поверхность, незащищенную прочным панцирем. Количество туловищных сегментов варьировало от 2 до 44.

Хвостовой отдел, или пигидий, за редкими исключениями, состоит из нескольких сегментов, число которых может превышать 30. Часто тергиты сливаются, образуя хвостовой щит. Рахис заостряется к заднему концу. Наружный край может быть закругленным или заостренным, или вооруженным большим количеством разнообразных шипов. На нижней стороне головного щита около гипостома к вентральной мембране прикрепляется пара одноветвистых антенн, состоящих из отдельных члеников (до 40–50).

Как правило, сохранившиеся остатки трилобитов лишены конечностей. Их строение известно в той или иной степени лишь у 19 видов из 10 000. Судя по ним, они всегда двуветвистые (рис. 4 А). Каждая конечность состоит из протоподита и отходящих от него двух ветвей: наружной (преэпиподита) многочленистой оси, несущей жаберные листочки, и внутренней (телоподита), или ходильной ноги, состоящей из восьми члеников. Последний членик имеет вид крючковидного шипика. Протоподит состоит из двух члеников: прекоксы и коксы. Преэпиподит прикреплялся к прекоксе и у живого трилобита занимал дорсальное положение. Он нес жаберные листочки, выполняющие функцию газообмена и, возможно, служил для плавания, а также осуществлял движение воды под туловищем при фильтрационном способе питания. Степень развития жаберных листочков у разных видов была различной. Телоподит прикреплялся к коксе. Он всегда длиннее преэпиподита и служил для передвижения по субстрату. На конечностях имеются следы наличия гнатобазы, то есть жевательных поверхностей.

Положение рта, направленного назад, как у низших ракообразных, заставляет предположить наличие у трилобитов (для тех из них, для которых это известно) фильтрационного способа питания (рис. 4 Б). Этому мог служить брюшной желобок, образованный протоподитами ног. Наличие гнатобазы, с другой стороны, свидетельствует о том, что среди трилобитов были и детритофаги. О том, встречались ли среди трилобитов хищники, ничего не известно.

Пища поступала через короткий пищевод в желудок овальной формы, расположенный под глабеллой. Отпечатки полости желудка позволяют предположить, что

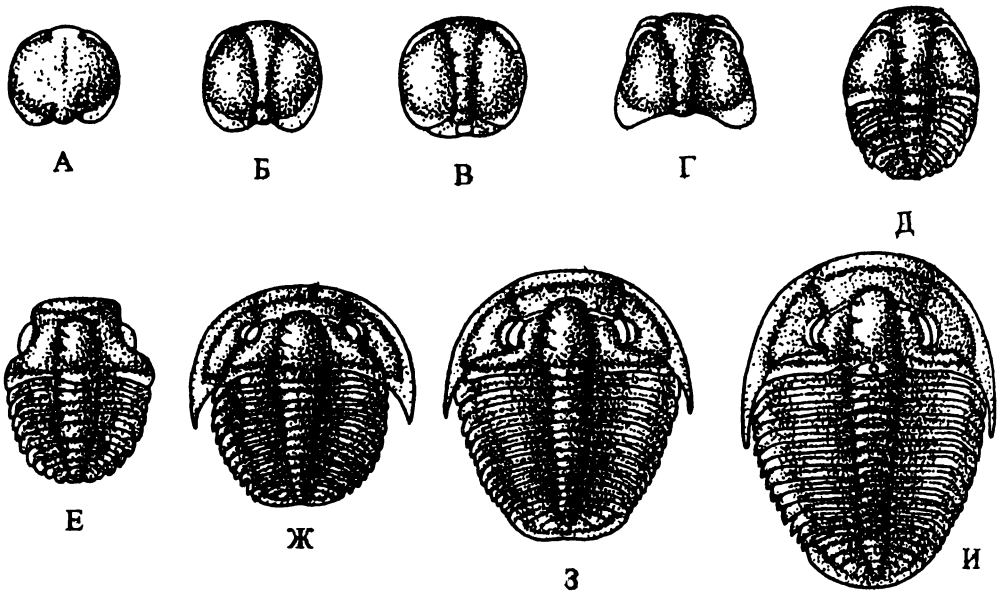


Рис. 5. Постэмбриональное развитие трилобита *Elrathia kingii* (Тайвань) (Чунг-хунг Ху, 1998, увеличение от 22 до 50 раз):
А–Д – стадии развития протасписа; Е, Ж – мераспис; З, И – первые стадии развития голасписа

он состоял из двух отделов. От него в сторону щек отходили так называемые печеночные отростки. Желудок переходил в длинную кишку, которая тянулась под рахисом туловища и хвостового щита (рис. 4 Б).

Трилобиты были раздельнополы. Имеются данные о половом диморфизме. В постэмбриональном развитии различают три стадии: протаспис, мераспис и голаспис (рис. 5). Первая стадия охватывает период от выхода из яйца до обособления головного и хвостового отделов. (рис. 5 А–Д) В головном отделе различимы пять сегментов. На переднем краю с каждой новой линькой обособлялись глаза, появлялись лицевые швы, щечные шипики (размеры протасписа от 0,25 до 1 м). На стадии мерасписа (рис. 5 Е, Ж) между головным и хвостовым отделами после каждой линьки возникал новый туловищный сегмент, и тело увеличивалось в 6–12 раз. Менялись форма, размеры, положение глаз, глабеллы и т. п. Стадия голаспис (рис. 5 З, И) начиналась после формирования последнего туловищного сегмента и продолжалась до конца жизни индивида, сопровождаясь линьками и увеличением размеров тела. Число линек, видимо, могло достигать 30.

При сохранении общих признаков и некоего единства формы, трилобиты были очень разнообразны (рис. 6). Можно полагать, что большая их часть были бентосными животными. Об этом говорит то, что встречаются они в захоронениях с донными животными (кораллы, моллюски, брахиоподы). Их остатки находят в осадках мелководного происхождения: в тонких песках, глинах, глинистых и известковых илах. Видимо, они ползали по дну на телоподитах или плавали у дна с помощью преэпиподитов. Часть их зарывалась в грунт, выставляя наружу глаза на стебельках, а утратившие зрение, вероятно, полностью перешли к обитанию в илу.

Уплощенная форма тела, глаза на верхней стороне головного отдела, положение рта на нижней стороне, тонкая мембрана брюшной стороны, отсутствие «рулей», типичных для плавающих форм, говорят о приспособлении к жизни на дне. Однако

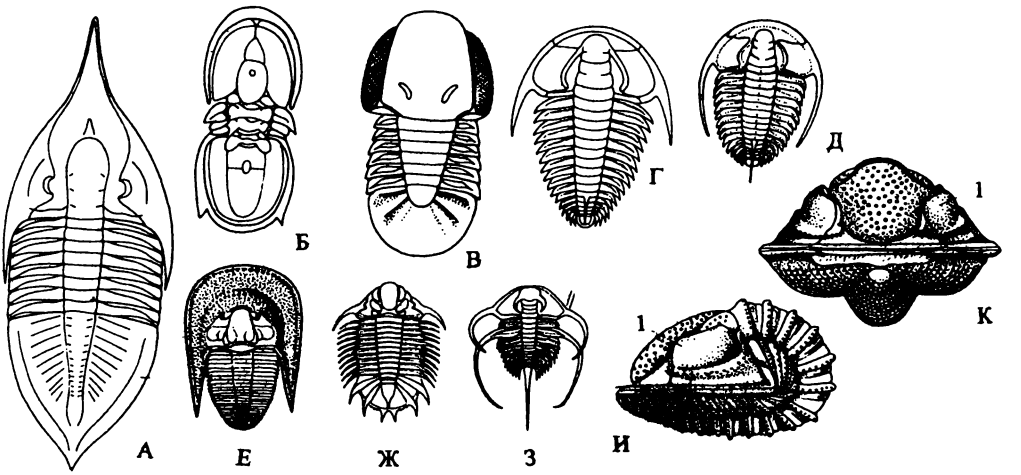


Рис. 6. Видовое разнообразие трилобитов (Moritz, 1993, Richter, 1933):
А – *Megistaspis acuticauda*, длина 400 мм, Ордовик; Б – *Agnostus pisiformis*, длина *3* мм, верхний Кембрий; В – Cyclopyge redivivia, длина 32 мм., Ордовик; Г, Д – *Redlichia chinensis*, длина 35 мм; Е – *Harpes macrocephalus*, около 60 мм, Средний Девон; Ж – *Lichas speciosus*, длина 64 мм, Чшганд; *3* – *Olenellus fremonti*, 50 мм, Нижний Кембрий; И, К – *Dechenella granulata* в свернутом состоянии (И – вид сбоку, К – вид спереди), ширина 9, 7 мм, Средний Девон; *1* – фасеточный глаз

среди мелких форм имеются виды с очень сильно расчлененным краем тела, с шипами и горизонтальными выростами. Это напоминает типичные адаптации для увеличения поверхности тела у пелагических форм.

— Подтип Branchiata —

Прежде, чем непосредственно перейти к описанию ракообразных, необходимо вкратце остановиться на их макротаксономической структуре. Это связано с тем, что наблюдается очень широкий разброс взглядов на то, какой она должна быть.

От одного учебника или руководства по зоологии беспозвоночных к другому варьируются не только таксономическая структура, но и статус самих ракообразных. В отечественной литературе ему придают статус класса (Догель, 1981; Заренков, 1982; Шарова, 1999) или надкласса (Старобогатов, 1986). За рубежом в одних учебниках ракообразные выделены в отдельный тип (Барнс и др., 1992) с девятью классами, в других — в подтип с четырьмя классами (Anderson, 1998), в третьих — класс с 13 подклассами (Gruner, 1993), в монографии Мартина и Девиса это подтип с шестью классами (Martin, Devis, 2001). МакЛафлин (McLaughlin, 1983) в своей работе, посвященной сравнительной анатомии ракообразных, возводит ракообразных в ранг надкласса с восемью классами (правда, ей еще не были известны не так давно описанные группы Remipedia и Tantulocarida, возводимые в ранг класса каждый).

В рамках данного пособия мы считаем излишним подробно анализировать каждый из подходов, ограничившись лишь очень краткой их характеристикой.

Всех специалистов, занимающихся макросистематикой ракообразных, можно разбить на три группы. В первую входят те из них, кто, подобно МакЛафлин (1983), исходят из особенностей расчленения тела и развития придатков различных отделов тела (тагм). Это направление условно можно назвать классическим.

Второе направление — кладистическое — использует подход, очень популярный в настоящее время. Он сводится к анализу особенностей ветвления филогенетиче-

ского древа (кладистика), характеризуется четко сформулированными допущениями строго дихотомической схемы его ветвления и абсолютизацией монофилетичности эволюции. Таксон в кладистике существует только между двумя точками ветвления, а затем как бы исчезает, давая место другому таксону. Сторонниками кладистики вводится ничем не обоснованное допущение, что дивергенция признаков сильно преобладает над параллелизмами и конвергенцией (так называемая парсимония). Наконец, ранг таксонов определяется порядком ветвления и наиболее продвинутый таксон получает заниженный ранг (пример — в учебнике Андерсона (Anderson, 1998)).

Третье направление развивал Старобогатов (1986, 1991). Он совершенно справедливо считал, что выделение крупных таксонов ранга класса должно основываться на фундаментальных особенностях плана организации животных. У членистоногих это особенности их тагмозиса и сегментации тела. Такой подход сам по себе ничего нового не представляет, но Старобогатов (1986) полагал первоочередным условием следование концепции П. П. Иванова (1944) о первичной гетерономности сегментов членистых животных. Западные ученые ее не придерживаются.

Согласно этой концепции, сегменты тела аннелид и членистоногих делятся на две категории: ларвальные и постларвальные. Первые образуются у аннелид из мезодермальных полосок, развивающихся по сторонам кишечника в процессе формирования метатрохофоры. Вторые — из телобластических клеток, лежащих в зоне роста в передней части анальной лопасти. Ларвальные и постларвальные сегменты отличаются не только способом образования. В ларвальных сегментах, например, не развиваются половые клетки.

П. П. Иванов (1940) предположил, отталкиваясь от исследования эмбриогенеза одного из видов сколопендр (Myriapoda — многоножки) и перелетной саранчи (Insecta — насекомые), что у них часть ларвальных сегментов может образовываться впереди зоны роста, а часть — позади нее. Позднее аналогичное явление обнаружил Мельников (1970) у одного вида термитов (Insecta — насекомые). Старобогатов (1986) распространил наблюдения, сделанные над эмбриогенезом многоножки и низших насекомых, на всех членистоногих, в том числе и ракообразных. Он опирается также на более позднюю работу Мельникова (1974) о постоянстве числа передних сегментов у всех Arthropoda (акрон и пять ларвальных сегментов) и допущение, что ларвальные сегменты эволюционно появились раньше постларвальных. Исходя из этого, Старобогатов (1986) подразделяет тело ракообразных на три отдела, которые он называет прототагмами и, по косвенным признакам определяя у каждой группы количество задних ларвальных сегментов, насчитывающих в разных таксонах от нуля до девяти, а также привлекая другие особенности их строения, выделяет внутри надкласса Crustacea четыре класса, только отчасти совпадающие с таксонами этого уровня в схемах других специалистов.

Мы не склонны использовать подходы сторонников кладистики, считая ее излишне формализованными. Что касается схемы Я. И. Старобогатова, то для нас пока остается сомнительными, во-первых распространимость наблюдений, сделанных лишь на некоторых насекомых и многоножках, на всех членистоногих, а во-вторых, совершенно непонятны принципы, по которым Я. И. Старобогатов определяет, какие же сегменты тела у разных ракообразных передние и задние ларвальные, а какие — постларвальные. Поэтому мы склоняемся к тому, чтобы принять систему, предложенную Пэтси МакЛафлин (1983), с некоторыми дополнениями. Она выглядит следующим образом:

Надкласс Crustacea
- Класс Remipedia
- Класс Cephalocarida

Класс Branchiopoda
- Подкласс Calmanostraca
  - Отряд Notostraca
  - Отряд Kazacharthra*
- Подкласс Sarsostraca
  - Отряд Anostraca
  - Отряд Lipostraca*
  - Отряд Enantiopoda*
- Подкласс Diplostraca
  - Отряд Conchostraca
  - Отряд Cladocera

Класс Ostracoda
- Подкласс Archaeocopa*
- Подкласс Leperditecopa*
- Подкласс Palaeocopa*
- Подкласс Podocopa
- Подкласс Myocopa

Класс Mystacocarida

Класс Copepoda
- Отряд Calanoida
- Отряд Harpacticoida
- Отряд Cyclopoida
- Отряд Mysophrioida
- Отряд Notodelphyoida
- Отряд Monstrilloida
- Отряд Siphonostomatoida
- Отряд Poecilostomatoida

Класс Tantulocarida

Класс Btanchiura

Класс Cirripedia
- Отряд Acrothoracica
- Отряд Thoracica
- Отряд Ascothoracica
- Отряд Rhizocephala

Класс Malacostraca
- Подкласс Phyllocarida
  - Отряд Leptostraca
  - Отряд Canadaspidida*
  - Отряд Hymenostraca*
  - Отряд Hoplostraca*
  - Отряд Archaostraca*
- Подкласс Hoplocarida
  - Отряд Stomatopoda
  - Отряд Aeschronectida*
  - Отряд Palaeostomatopoda*
- Подкласс Eumalacostraca
- Надотряд Syncarida
  - Отряд Anaspidacea
  - Отряд Palaeocaridacea*

* Вымершие группы, сохранившиеся только в ископаемом состоянии.

Отряд Stygocaridacea
Отряд Bathynellacea
Надотряд Peracarida
Отряд Mysidacea
Отряд Thermosbenacea
Отряд Spelaeogriphacea
Отряд Cumaea
Отряд Tanaidacea
Отряд Isopoda
Отряд Amphipoda
Надотряд Eucarida
Отряд Euphausiacea
Отряд Amphionidacea
Отряд Decapoda

Таксономические группы, описанные после выхода книги Маклафлин, и отсутствующие в данной системе, см. непосредственно в тексте.

☐ НАДКЛАСС CRUSTACEA

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В надкласс ракообразных входят более 42 000 видов преимущественно водных морских, но также пресноводных, амфибионтных, пещерных и наземных членистоногих. Подавляющее большинство видов свободноживущие, но есть и изощренно паразитические формы. Как правило, подвижные, но имеются и сидячие. Одиночные животные. Если образуются колонии, то это поселения индивидуумов.

Длина тела варьируется от менее чем 0,1 мм до 60 см (лангуст *Jasus verreauxii* и омар *Homarus americanus*). Размах конечностей у некоторых видов достигает 3,5 м, а масса тела — 20 кг.

Ракообразные — двусторонне симметричные животные, форма тела которых чрезвычайно разнообразна — от вытянутой до сферической.

РАСЧЛЕНЕНИЕ ТЕЛА (ТАГМОЗИС)

Основные черты строения ракообразных представлены на рис. 7. Тело ракообразных состоит из трех тагм: головы (цефалон), груди (торакс) и брюшка (абдомен). Некоторые специалисты склонны в качестве отдельной тагмы выделять самый последний или несколько последних сегментов абдомена и последний членик тела (тельсон) в качестве четвертой тагмы — хвостового плавника. Отсутствует также единодушие в толковании строения отдельных тагм.

Первая тагма — головной отдел или цефалон. Как правило, в него включают сильно редуцированную головную лопасть (акрон) и четыре сегмента. Но некоторые исследователи, опираясь на особенности эмбрионального развития ракообразных, включают в состав головы еще один сегмент — губной, считая упоминавшийся выше непарный склерит лабрум — верхнюю губу — придатком отдельного сегмента.

Строение головы и состав ее придатков неизменны во всех группах ракообразных. На акроне локализованы глаза. Первый сегмент несет антеннулы, второй — антенны, третий — мандибулы, четвертый — максиллулы, пятый — максиллы. Соответственно те ученые, которые принимают наличие преантеннального сегмента, на котором лежит верхняя губа, все это сдвигают назад. За исключением антеннул, имеющих первично одноветвистое строение, остальные придатки обязательно двуветвисты. Лишь у некоторых специализированных форм (например, некоторые виды креветок) экзо-

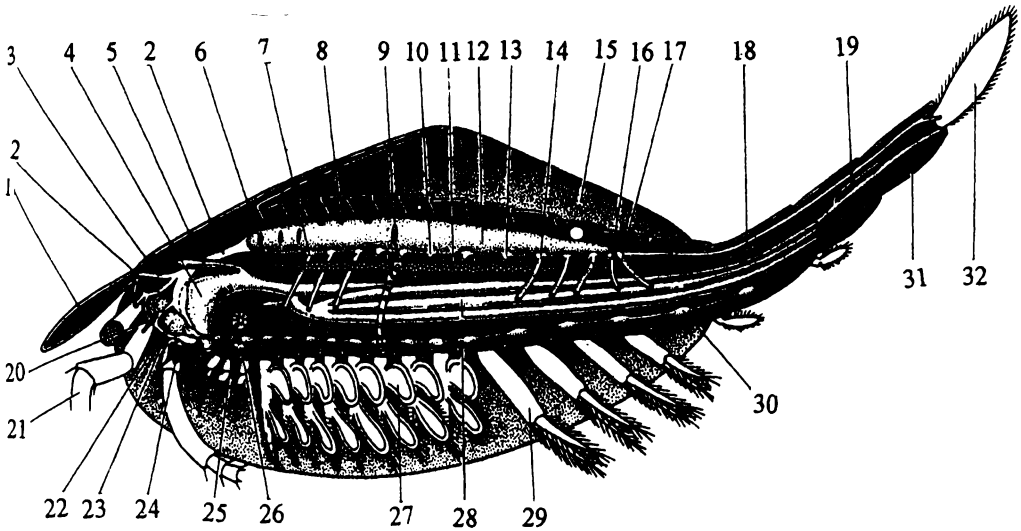


Рис. 7. Схема организации ракообразных на примере *Nebalia* (отряд Leptostraca) (Gruner, 1993): *1* – рострум; *2* – передняя аорта; *3* – дорсальный кровеносный сосуд; *4* – жевательный желудок (кардиа); *5* – передний слепой отросток (цекум); *6* – первая остия; *7* – первая боковая грудная артерия; *8* – пятая остия; *9* – седьмая остия; *10* – шестая грудная боковая артерия; *11* – яичник; *12* – сердце; *13* – восьмая боковая грудная артерия; *14* – первая боковая брюшная артерия; *15* – карапакс; *16* – четвертая боковая брюшная артерия; *17* – боковые ветви задней аорты; *18* – задняя аорта; *19* – задний цекум; *20* – медиальный сосуд мозга; *21* – антеннула; *22* – надглоточный ганглий; *23* – вентральный сосуд мозга; *24* – антеннальная железа; *25* – мускул-замыкатель карапакса; *26* – максиллярная железа; *27* – торакопод *6*; *28* – пищеварительная железа средней кишки (гепатопанкреас); *29* – плеопода *1*; *30* – брюшная нервная цепочка; *31* – тельсон; *32* – фурка

подит мандибул (пальп) редуцируется. Все сегменты головы слиты между собой, образуя единое целое. Единственное исключение — отряд Anostraca, у представителей которого можно заметить поперечные бороздки на дорсальной поверхности головы. Некоторые специалисты трактуют их как следы разделения головы на два отдела — протоцефалон (акрон, сегменты антеннул и антенн) и гнатоцефалон (сегменты мандибул и максилл). Но по другим представлениям это всего лишь следы внутренних гребней (аподем), к которым крепится челюстная мускулатура.

Еще один дериват головы — карапакс (буквально «щиток») — разрастание ее заднего дорсального края. Степень его развития у разных групп ракообразных очень разная. Он может прикрывать только голову, голову и грудь (скрывая под собой в таком случае цефалоторакс, образующийся в результате слияния цефалона и торакса как, например, у креветок), может скрывать все тело, формируя в таком случае своеобразную раковину — одно- или двустворчатую. У некоторых ракообразных он сливается с одним или более торакальными тергитами. Есть ракообразные, у которых карапакс первично отсутствует (например, Cephalocarida) или вторично редуцирован (например, Amphipoda, Isopoda).

Грудной отдел тела — торакс — по своему строению сильно варьируется от группы к группе, особенно у низших ракообразных. У этих последних число сегментов, входящих в состав торакса, подвержено колебаниям, тогда как у высших таксонов торакс всегда состоит из восьми сегментов. Часть сегментов или все они сливаются с цефалоном, образуя цефалоторакс (см. выше).

Все торакальные сегменты несут парные придатки — торакоподы. Они двуветвистые, хотя вторично могут терять одну из ветвей (экзоподит). Обе ветви (наруж-

ная — экзоподит, и внутренняя — эндоподит) располагаются на общем для них протоподите. Последний состоит из двух члеников — коксы и базиса. Иногда имеется также прекокса. В некоторых случаях торакопод становится как бы трехветвистым благодаря наличию еще одной внутренней лопасти — эндита или наружной — эпиподита (экзита). Последний как правило выполняет дыхательную функцию (жабра). Эндоподит может подразделяться на членики, соединяющиеся друг с другом сочленовными поверхностями (мыщелками).

В разных группах ракообразных торакоподы претерпевают дифференциацию в соответствии с выполняемыми ими функциями. Так, до трех передних пар торакомеров могут принимать участие в сборе и переработке пищи, в той или иной степени сохраняя строение конечности. Поэтому их называют ногочелюстями — максиллипедами. Остальные придатки могут выполнять вододвигательные или локомоторные функции, а у высших раков служить для опоры на субстрат при передвижении по нему. У последних они называются переоподами.

Третья тагма тела ракообразных — брюшко или абдомен. У низших ракообразных оно состоит из варьирующегося в широких пределах числа члеников, а у высших — из шести, реже семи — сегментов и неметамерного членика тела — тельсона, на вентральной поверхности которого открывается в виде продольной щели анальное отверстие.

У низших ракообразных, как правило, на абдоминальных сегментах придатки не развиты. У высших на первых пяти сегментах имеются двуветвистые плавательные ножки плеоподы. Первые две пары плеопод могут быть видоизменены у самцов для выполнения функций совокупительных органов (петазмы и appendix masculina). Шестой сегмент (образующийся у некоторых ракообразных при срастании двух сегментов — шестого и седьмого) несет специальные парные ножки — уроподы, которые вместе с тельсоном выполняют функцию хвостового плавника. Иногда их выделяют в качестве еще одной — четвертой тагмы.

ПОКРОВЫ И ЛИНЬКА

Покровы ракообразных кутикулярны, как и у других членистоногих. Они представляют собой комплекс многослойных структур, состоящих из хитина и белка. Покровы армированы карбонатом кальция. У некоторых форм они образуют толстый панцирь, имеющий высокую прочность. Особенность покровов — отсутствие в них липидов, придающих ему водоотталкивающие свойства у наземных форм. Внутренняя часть кутикулы образует гребни (аподемы), к которым прикрепляется мускулатура. Передняя и задняя кишка также имеют кутикулярную выстилку. Кутикула подстелена гиподермой (рис. 8 А).

Как уже указывалось, из-за наличия хитинового наружного скелета, армированного углекислым кальцием, рост ракообразных возможен только путем периодического сбрасывания старого панциря и образования нового, больших размеров. Рост происходит в период, когда только что образовавшийся новый панцирь еще мягкий и легко растяжимый (рис. 8 Б).

Для осуществления линьки у ракообразных (как и у других членистоногих) существует сложно устроенная нейрогуморальная система, состоящая из комплекса нейросекреторных органов и желез внутренней секреции. У высших раков в этот комплекс входят Y-орган, X-орган, синусная железа, орган Беллонци.

Y-орган представляет собой эндокринную железу, называемую также линочной железой, железой карапакса или вентральной железой. Она эктодермальна по происхождению и локализована, например, у речных раков, в максиллярной области головы перед стенкой жаберной полости. Эпидермальные клетки в этом месте образуют плотное удлиненное возвышение, напоминающее шишку. Оно сложено из клеток с

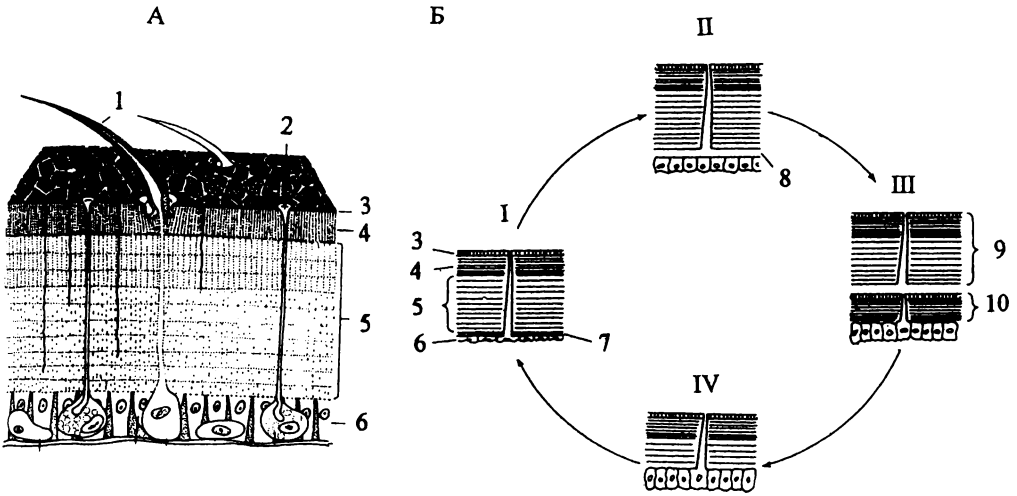


Рис. 8. Строение покровов и линочный цикл у ракообразных:
А – строение покровов (Gruner, 1993, с изменениями); Б – линочный цикл (R. Brusca, G. Brusca, 2002): I – межлинька; слой неклеточной мембраны имеется; II – ранняя предлинька; неклеточная мембрана растворяется; III – линька; минеральные соли вымываются, образуется новая эпи- и экзокутикула; IV – постлинька; склеротизация и кальцификация новой кутикулы, образование эндокутикулы; *1* – щетинки; *2* – выходные отверстия протоков железистых клеток; *3* – эпикутикула; *4* – экзокутикула; *5* – эндокутикула; *6* – клетки гиподермы; *7* – неклеточная мембрана; *8* – субкутикулярное пространство; *9* – остатки старой кутикулы; *10* – образующаяся новая кутикула

крупными ядрами, придающими им дубинкообразную форму, ограниченных довольно толстой базальной мембраной и окруженных синусом кровеносной системы (полость, заполненная гемолимфой).

Y-орган вырабатывает линочный гормон α-экдизон, стимулирующий процесс подготовки к смене панциря, то есть собственно линьке. Он относится к классу стероидных гормонов и синтезируется в железе из поступающих с пищей стеринов (например, холестерина). Y-орган функционирует периодически. Эта периодичность находится под контролем центральной нервной системы. Соответствующие структуры локализованы в тех ее отделах, которые лежат в стебельках глаз (рис. 9). Это находящиеся в задней части стебелька нейросекреторные клетки Органа Белонци, лежащего рядом с ним так называемого X-органа, или Органа Ханстрёма (Medulla terminalis), а также нейрогемальная железа, то есть железа внутренней секреции, работающая под непосредственным контролем нейросекреторных клеток — синусная железа, смещенная ближе к средней части стебелька глаза.

Орган Белонци выполняет скорее светочувствительные функции, снабжая всю эту систему сигналами из внешней среды. Клетки X-органа аксонами связаны с синусной железой, которая, среди прочих функций, выделяет гормон, тормозящий деятельность Y-органа. При соответствующем сигнале X-органа синусная железа перестает функционировать, Это приводит в действие Y-орган, начинающий выделять в гемолимфу α-экдизон.

Экдизон, попадая в гемолимфу, включает целый комплекс процессов. Одни из них протекают на клеточном уровне: клетки гиподермы начинают вырабатывать на своих апикальных концах новую кутикулу — очень тонкую, эластичную и как бы гофрированную — «на вырост». Другие развиваются на организменном уровне. Так, начинает утоньшаться старый панцирь. Часть кальция из него вымывается и у

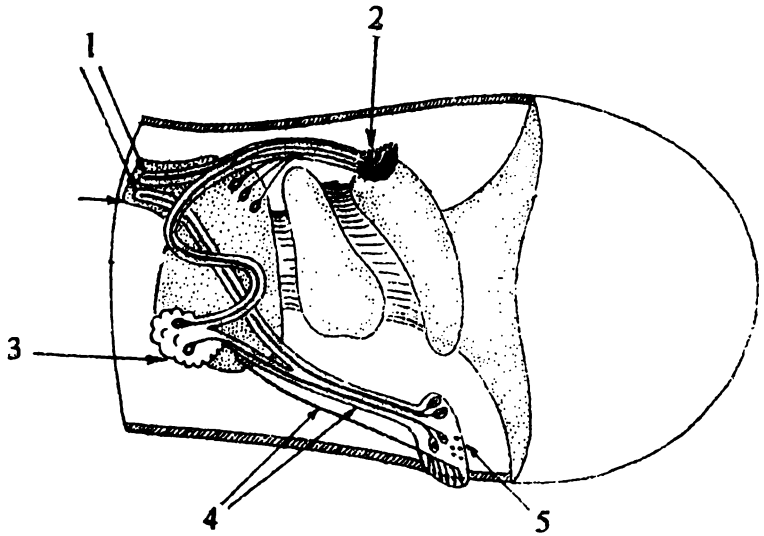


Рис. 9. Нейрогуморальная система, регулирующая процессы линьки у ракообразных, которая локализована в стебельке глаза ракообразных (Заренков, 1982, с изменениями):
1 — нервный тракт (синусная железа — головной мозг); *2* — синусная железа; *3* — Х-орган; *4* — сенсорный нерв; *5* — орган Беллонци

некоторых ракообразных откладывается в желудке, образуя своеобразные глыбки. Усиливается проникновение и усвоение кальция из внешней среды.

В какой-то момент старый панцирь лопается в самом тонком месте, как правило, на дорсальной стороне, на границе между абдоменом и цефалотораксом. Через образовавшуюся щель начинает насасываться вода и тело ракообразного раздувается, увеличиваясь в размерах. После этого еще некоторое время новый панцирь остается эластичным, затвердевая по мере его насыщения углекислым кальцием.

Период сбрасывания панциря — критический период, так как в это время ракообразное совершенно беспомощно. Донные виды ищут укрытия, у некоторых видов креветок из рода *Macrobrachium*, самцы которого имеют гипертрофированные клешни, по длине сравнимые с длиной тела особи, самки, у которых линька совпадает со спариванием и откладкой яиц на плеоподы, линяют под защитой клешней самца. Камчатские крабы во время массовой линьки образуют плотные скопления, скорее даже кучи, на поверхности которых находятся уже перелинявшие особи с плотным панцирем, защищающие своими телами линяющих беспомощных особей.

МУСКУЛАТУРА

Как и у всех Arthropoda, мускулатура ракообразных состоит из пучков, имеющих в той или иной степени приуроченность к определенным сегментам. В качестве исходного плана строения мускулатуры можно предложить Cephalocarida. У них различают три главные группы мышц (рис. 10).

Первая — парные дорсальные и вентральные туловищные мышцы, тянущиеся почти по всей длине тела и прикрепляющиеся на каждом сегменте. Это происходит благодаря парным дорсальным и непарным вентральным сухожилиям, которые представляют собой межсегментные эндоскелетные структуры.

Вторая — дорсовентральные мышцы каждого торакомера, которые крепятся к тем же сухожилиям между упомянутыми выше мышцами.

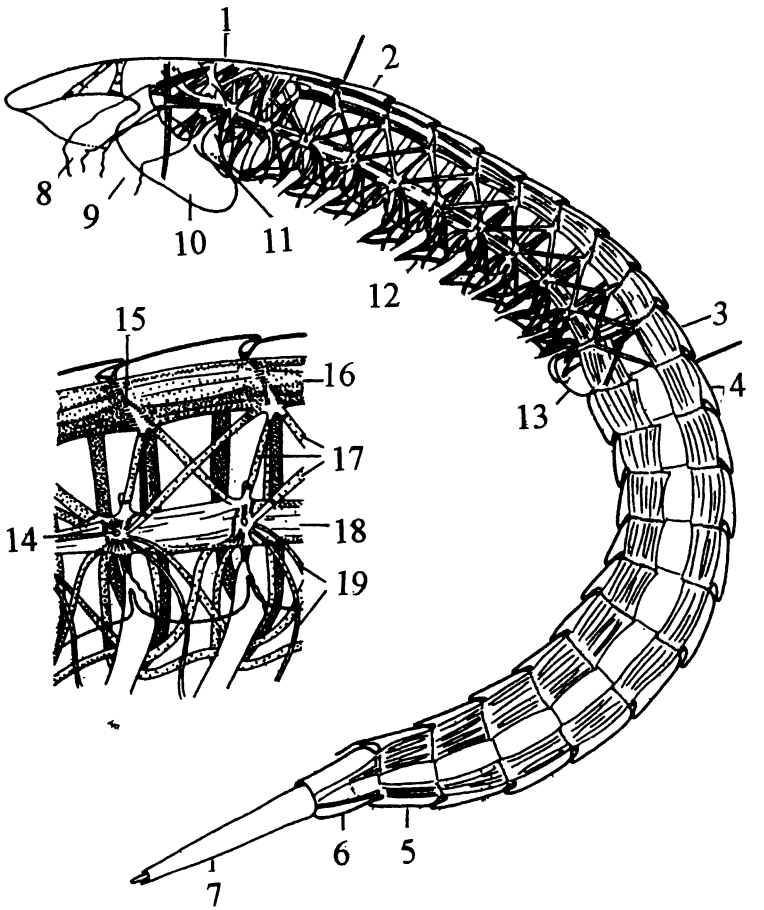


Рис. 10. Строение мускулатуры ракообразных на примере *Hutchinsoniella macracantha* (Cephalocarida) (Gruner, 1993):
1 – голова; *2* – торакомер 1; *3* – торакомер 9; *4* – первый абдоминальный сегмент; *5* – 10-й абдоминальный сегмент; *6* – тельсон; *7* – фурка; *8* – антеннула; *9* – антенна; *10* – лабрум (губа); *11* – мандибула; *12* – торакопод 4; *13* – плеотергит (свисающие с боков края тергита); *14* – вентральные связки; *15* – дорсальные связки; *16* – дорсальный пучок продольной мускулатуры; *17* – дорсовентральная мускулатура; *18* – вентральный пучок продольной мускулатуры; *19* – мускулатура конечностей

Третья – мускулатура, которая осуществляет подвижность члеников тела. Это происходит благодаря двум группам мышц, Первая располагается латерально от дорсальных продольных мышц, вблизи переднего и заднего краев сегмента. Вторая группа тянется между передним и задним концами вентральных связок. Эндиты протоподитов и обе ветви конечностей осуществляют свои движения за счет пучковой мускулатуры, располагающейся внутри этих конечностей. Мускулатура максилл идентична таковой торакоподов.

Эта схема мускулатуры, характерная для Cephalocarida, очень похожа на строение мускулатуры у Notostraca из низших и Leptostraca из высших раков. У разных групп ракообразных мускулатура, демонстрируя сходство с основной схемой, отклоняется в ту или иную сторону в зависимости от особенностей строения тела и образа жизни конкретных форм.

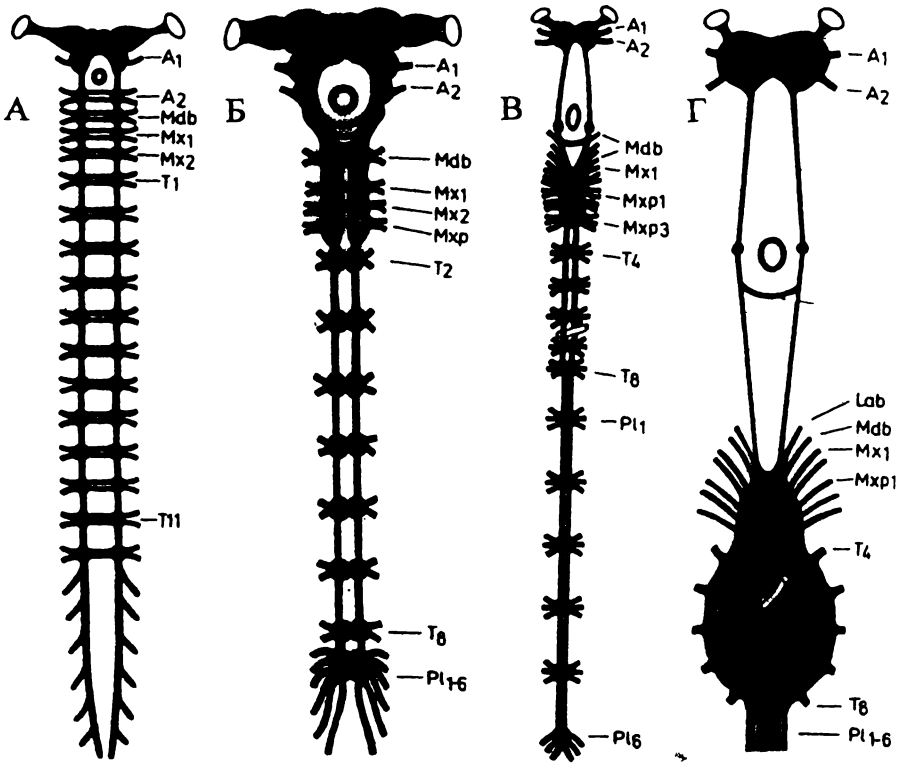


Рис. 11. Строение центральной нервной системы у различных ракообразных (Gruner, 1993): А — Anostraca, у которых тритоцеребрум с антеннальными нервами лежит позади эзофагуса; Б — Isopoda, у которых все нервные узлы сегментов абдомена слились в один; В — Decapoda, речные раки, у которых ганглии ротовых придатков и максиллипед слились, образуя подглоточное нервное скопление; Г — Decapoda, крабы, у которых все ганглии от мандибулярного до ганглия последнего сегмента абдомена слились в единое подглоточное нервное скопление. Буквами обозначены нервы: A1 — антеннулярные, A2 — антеннальные, Lab — губные, Mdb — мандибулярные, Mx — максиллярные, Mxp — максиллипеды, T — торакальные (грудные) нервы, Pl — нервы сегментов абдомена (плеона). Цифрами обозначены порядковые номера сегментов

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Исходно нервная система ракообразных, как и у всех остальных членистоногих, напоминает нервную лесенку полихет (рис. 11). Она располагается субэпителиально (что является очень примитивным признаком) на вентральной стороне тела и состоит из головного мозга и пары нервных узлов-ганглиев (нейромера) в каждом сегменте тела. Оба узла соединяются между собой коммиссурой, а с другими парами ганглий в соседних сегментах — коннективами, образующими в целом типичную картину нервной лестницы.

Головной мозг ракообразных (рис. 12) представляет собой совокупность надглоточных ганглиев, которые соединяются с первой парой брюшных ганглиев мощными окологлоточными коннективами на уровне пищевода. Мозг образован слиянием собственно пары надглоточных ганглиев, локализованных в акроне, и ганглиев первых двух сегментов тела (антеннулярного и антеннального), а также оптическими долями — ганглиями, располагающимися в глазных стебельках ракообразных. Соответственно этому мозг подразделяется на три отдела: протоцеребрум, иннервирующий глаза, дейтоцеребрум, чьи коммиссуры лежат впереди пищевода, и, нако-

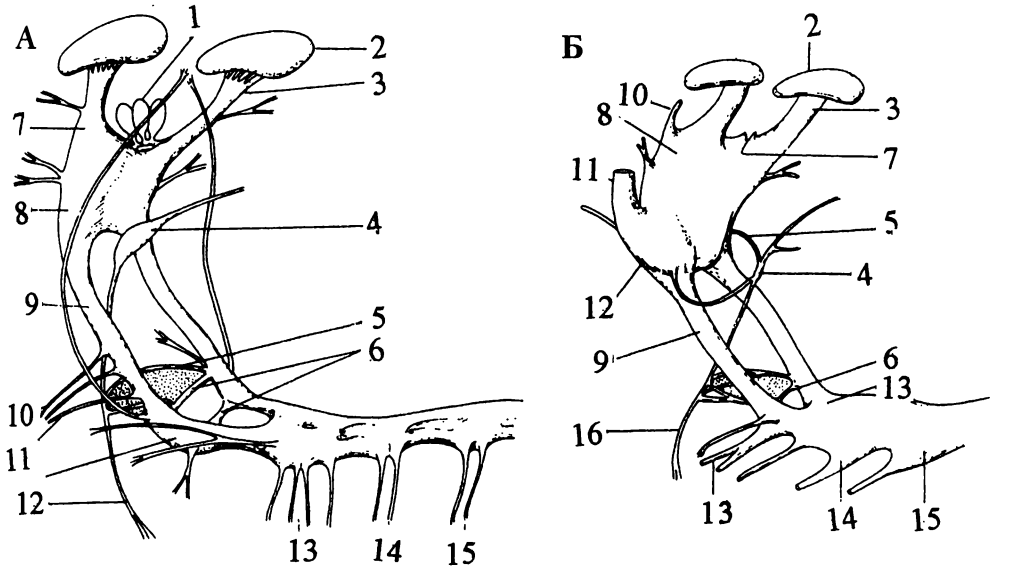


Рис. 12. Строение центральных отделов нервной системы ракообразных (Gruner, 1993):
А – низшие раки, отряд Phyllopoda (*Triops*, щитень); Б — высшие раки, отряд Amphipoda (*Gammarus*, бокоплавы): *1* — науплиальный глаз; *2* — сложный глаз; *3* — глазной нерв; *4* — фронтальный («лобный») ганглий; *5* — симпатические нервы; *6* — комиссура тритоцеребрума; *7* — протоцеребрум; *8* — дейтоцеребрум; *9* – окологлоточный коннектив; *10* — нерв антеннулы; *11* — нерв антенны; *12* — тритоцеребрум; *13* — мандибулярный ганглий; *14* — ганглий максиллул; *15* — ганглий максилл; *16* — нерв верхней губы

нец, тритоцеребрум, коммиссуры которого у многих ракообразных проходят позади пищевода.

У современных ракообразных кроме протоцеребрума всегда имеется дейтоцеребрум. Вместе они образуют синцеребрум. Тритоцеребрум, приуроченный к сегменту антенн, прилегает к синцеребруму сзади и у всех ракообразных развит относительно слабо.

В передне-боковых углублениях протоцеребрума, Lobi optici (оптических долях мозга), находятся так называемые зрительные скопления. Они лежат в глазных стебельках, если таковые имеются у данных ракообразных.

Головной мозг представляет собой сочетание скоплений нервных клеток (ганглиев) и их аксонов (нейропиля). Последний состоит из мощного сплетения нервных волокон, по которым в мозг поступают сигналы от разных органов чувств. Здесь они многократно передаются от клетки к клетке, а затем возбуждение покидает мозг по эффекторным волокнам и идет в исполнительные органы.

В головном мозгу кроме нервных клеток и их аксонов находится большое количество нейросекреторных клеток, выделяющих так называемый нейросекрет.

Строение брюшных отделов центральной нервной системы довольно заметно варьируется у разных групп ракообразных. У Remipedia, Cephalocarida, многих Phyllopoda, Mystacocarida и некоторых других групп брюшная нервная система образует довольно правильную двойную цепочку, в которой расстояние между парными ганглиями, приуроченными к каждому сегменту (нейромерами), меняется от довольно большого до почти полного их слияния. В различных подклассах и отрядах ракообразных наблюдаются разные формы слияния отдельных пар ганглиев и образования мощных нервных узлов. У креветок, лангустов, омаров в составе брюшной нервной цепочки имеются две пары гигантских нервных волокон, которые тянутся от надгло-

точных ганглиев до тельсона. Эти волокна лучше всего выражены у креветкообразных ракообразных из Malacostraca. Они служат для осуществления так называемого плавательного рефлекса. Этот рефлекс возникает при необходимости совершения резкого рывка (например, когда ракообразное спасается от нападающего хищника).

У ракообразных существует также висцеральная или симпатическая нервная система, иннервирующая внутренние органы. У большинства ракообразных она состоит из двух центров. Один из них располагается в передней части тритоцеребрума и иннервирует пищевод (эзофагус), желудок и гепатопанкреас (см. ниже). Второй лежит в нейромере последнего сегмента абдомена и иннервирует средний и задний отделы кишечника.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Вся поверхность тела ракообразного, вплоть до последних члеников их придатков, несет многочисленные чувствительные образования, очень различающиеся по функциям и строению. Они могут быть представлены в виде волосков, щеток щетинок или быть чешуевидными, коническими, дисковидными или трубчатыми. Они могут кончаться развилкой, иметь терминальную или субтерминальную пору. Они могут иметь рифленые, зазубренные или гладкие поверхности чувствительных окончаний. Но у всех у них есть то общее, что кутикула на месте контакта сенсора с внешней средой образует отверстие, благодаря чему нервные окончания чувствительных клеток могут проникать сквозь кутикулу. Лучше всего органы чувств исследованы у самых крупных ракообразных из отяда Decapoda.

Все органы чувств в зависимости от их функции можно разбить на несколько групп. К механорецепторам относятся многочисленные образования, реагирующие на прикосновение к ним. В эту же категорию можно включить статоцисты — органы, помогающие ракообразным ориентироваться в пространстве. Их действие основано на восприятии давления на специальные чувствительные щетинки каких-либо твердых частиц под влиянием силы тяжести. К ним относят и органы восприятия вибрации субстрата или окружающей воды. У некоторых ракообразных имеются специальные органы, вызывающие вибрацию (трущиеся друг о друга участки покровов у лангустов или щелкающие клешни у некоторых креветок). Они служат для подачи сигналов от особи к особи. К этой же группе чувствительных органов относятся и нервные окончания, располагающиеся внутри сочленений многочисленных подвижных частей в теле ракообразных.

Очень важное значение в жизни ракообразных имеют хеморецеторы разнообразного строения, сосредоточенные главным образом на антеннулах. Они называются эстетасками и представляют собой колбовидные или трубчатые чувствительные волоски. Благодаря им животное определяет качество окружающей воды, опознает особей своего вида, прежде всего полового партнера, по выделяемым им специальным веществам — феромонам. К хеморецепторам относятся также чувствительные окончания, выполняющие функции органов обоняния и вкуса. Они необходимы в процессе поиска пищи и располагаются на ротовых придатках, концах пальцев клешней и ходильных ног, в стенках эзофагуса.

В каждой чувствительной колбочке может быть до 500 биполярных нервных клеток, хотя их, как правило, меньше.

Имеются среди чувствительных окончаний терморецепторы. Их обнаруживают, например, у ракообразных, обитающих в горячих источниках. Особая разновидность терморецепторов обнаружена у креветок, обитающих в гидротермальных оазисах, существующих в рифтовых зонах Срединно-Атлантического подводного горного хребта. Они по своему строению скорее ближе к светочувствительным органам (см. ниже).

Креветки вида *Rimicaris exoculata*, стаями клубящиеся вокруг черных курильщиков, питаются хемосинтезирующими бактериями, образующими мощные скопления около горячих выбросов газов и растворов солей (плюмов). У жерл черных курильщиков температура составляет 350 °С, а всего в нескольких сантиметрах — всего 2,5 °С. Бактерии держатся в очень тонком слое воды определенной температуры в пределах этого мощного перепада температур (градиента).

При наблюдении из подводного аппарата у живых креветок хорошо заметны на спине два пятна, отражающие свет прожектора. Вскрытие показало, что на этом месте под тонким прозрачным панцирем лежит специальный парный орган приблизительно 10 мм в длину и 1,5 мм в ширину. Крупные нервы соединяют его с надглоточным ганглием. Орган состоит из множества элементарных ячеек, напоминающих омматидии (см. ниже). Каждый из них содержит 5–7 светочувствительных клеток; всего — их около 9000. Ячейки содержат зрительный пурпур — родопсин. Вероятно, с помощью этого органа креветки могут «видеть» кипяток и ориентироваться так, чтобы не свариться в нем. Глаза, кстати, у этого вида креветок редуцированы.

К органам чувств относится и орган Беллонци, у десятиногих раков (Decapoda) приуроченный к той части оптических долей протоцеребрума, которые располагаются в глазных стебельках. Аналог этого органа описан под разными названиями у представителей других подклассов ракообразных. У некоторых креветок он образует так называемый оцеллюс или папиллу на внешней стороне стебелька глаз. Точные функции органа Беллонци еще полностью неизвестны. Установлено, что он содержит нервные и нейросекреторные клетки, а также хемо- и фоторецепторы. Он может реагировать на давление, инфракрасное излучение, смену дня и ночи. Доказано, что орган Беллонци играет важную роль в обеспечении процессов линьки (см. выше).

В качестве фоторецепторов у ракообразных функционируют глаза двух совершенно различных типов. Это парные сложные глаза (рис. 13 А—Г) и непарный срединный или науплиальный глаз (рис. 13 Д, Е). Последний обязательно функционирует у личинок ракообразных на стадии науплиуса или метанауплиуса (личиночное развитие — см. ниже), но существует также в качестве самостоятельного светочувствительного органа у взрослых особей в некоторых подклассах.

Сложные глаза имеются у большинства ракообразных. Они отсутствуют лишь у Remipedia и Cephalocarida, у Podocopida (Ostracoda), Mystacocarida и Copepoda, а также у взрослых особей Ascothracida и Cirripedia. Глаза начинают развиваться у ракообразных на стадии метанауплиуса. У Ascothoracida и Cirripedia на стадии циприсовидной личинки начинает закладываться пара глаз, которые потом исчезают в процессе метаморфоза.

У некоторых форм глаза первоначально лежат по бокам и затем сдвигаются к средней линии, как у Cumacea и Phyllopoda. У Cladocera они даже сливаются в единый сферический орган и помещены в эктодермальную глазную камеру. У Branchiura глаза, лежащие под поверхностью покровов по бокам головы, омываются гемолимфой, так как находятся в специальном синусе, заполненном ею.

У других ракообразных глаза находятся на концах подвижных стебельков цилиндрической формы, как у Anostraca и многих Malacostraca (например, Stomatopoda и Decapoda). Глазные стебельки подвижны благодаря существованию специальной мускулатуры.

Сложные или фасеточные глаза ракообразных (вернее, членистоногих, так как в той или иной форме они характерны для членистоногих вообще) состоят из большего или меньшего количества зрительных элементов (одиночных глазков, или омматидиев). Они лежат вплотную друг к другу, образуя выпуклую поверхность. Зрительные клетки соседних омматидиев имеют несколько расходящиеся зрительные оси. Поскольку омматидии направлены в разных направлениях, фасеточный

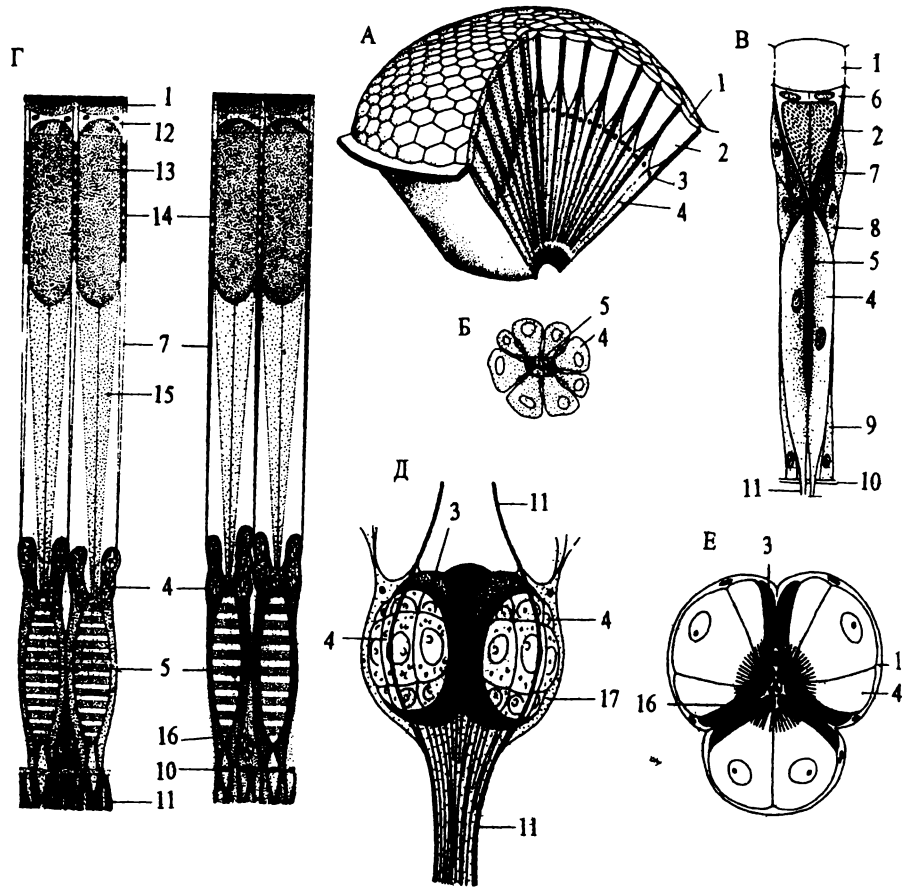


Рис. 13. Строение органов зрения у ракообразных (Gruner, 1993):
А — схема сложного глаза с удаленным сектором; Б — поперечный срез через отдельный омматидий; В — продольный срез через отдельный омматидий; Г — схема работы суперпозиционного глаза (слева глаз работает как суперпозиционный, а справа — как аппозиционный); Д — науплиальный глаз веслоногих раков, вид сбоку; Е — то же, вид сверху; *1* — роговица; *2* — кристаллический конус; *3* — пигмент; *4* — зрительная клетка; *5* — рабдом; *6* — клетка, содержащая кристаллический конус; *7* — главная пигментная клетка; *8* — пигментная клетка «чехла» омматидия; *9* — ретинальная пигментная клетка; *10* — базальная мембрана; *11* — нервное волокно; *12* — клетка, продуцирующая роговицу; *13* — дистальная часть кристаллического конуса; *14* — пигмент, образующий многослойный рефлектор омматидия; *15* — проксимальная часть кристаллического конуса; *16* — клетки тапетума (слоя-отражателя глаза); *17* — соединительная ткань

глаз даже без движения головы охватывает очень широкое поле зрения. У некоторых быстро летающих насекомых оно может составлять в горизонтальном и вертикальном направлениях до 180°. У многих ракообразных поле зрения благодаря подвижным глазным стебелькам еще больше. Строение и расположение омматидиев по отношению друг к другу имеет важное значение для формирования изображения. Поскольку каждый данный омматидий может улавливать только те солнечные лучи, которые совпадают с его зрительной осью, он может создавать изображения лишь очень ограниченной части поля зрения. Общая картина должна складываться из отдельных точек, образуя так называемое растровое изображение. Аккомодация, то есть изменение степени преломления солнечных лучей при входе в глаз для наведения его на резкость, у такого органа зрения не существует.

Каждый омматидий представляет собой зрительный элемент, состоящий из диоптрического и чувствительного аппаратов, число клеток в которых внутри каждого отряда в каждом омматидии постоянно. Диоптрический аппарат образован кутикулярной по происхождению оболочкой (роговица или фасетка) и лежащим под нею кристаллическим конусом, который у ракообразных образован двумя-пятью клеткам. У ракообразных он представляет собой мягкое или твердое тело, лежащее внутри клеток.

Чувствительный отдел омматидия образован сетчаткой (ретинулой) и состоит из пяти, семи или восьми зрительных клеток, из которых, однако, одна или две иногда короче остальных. От каждой клетки проксимально отходит нервное волокно к зрительному нерву, образуя за центром сетчатки рабдомер, который состоит из направленных перпендикулярно к оси глаза плотно располагающихся микровиллей диаметром 40–120 нм (нанометр = $1 \cdot 10^{-9}$ м). В микровиллях содержится светочувствительный зрительный пигмент. Микровилли функционируют как световоды. Так как они характеризуются высоким коэффициентом светопреломления, световые лучи полностью отражаются от них. Отдельные рабдомы омматидиев лежат чаще всего плотно вместе и образуют палочковидный центральный рабдом.

Каждый омматидий одет снаружи слоем пигмента, который оптически изолирует его от соседних омматидиев. У ракообразных многочисленные пигментные клетки ретины или специальные клетки выстилки стенки омматидия содержат мельчайшие кристаллические пластинки гуанина. Полагают, что этим осуществляется эффект зеркального отражения. Благодаря этому достигается как бы двойное использование одних и тех же лучей, попадающих в омматидий.

Существуют два типа глаз: аппозиционные и суперозиционные. Аппозиционные, которые считают первичным типом глаз, имеют рабдом, ограниченный непосредственно кристаллическим конусом и полностью оптически изолированный пигментными клетками от соседних рабдомов. В результате каждый рабдом может улавливать только те лучи света, которые совпадают с его оптической осью или отклоняются от нее на очень незначительный угол. Кристаллический конус функционирует в этом случае как собирающая линза. Лучи, отклоняющиеся на больший угол, поглощаются пигментной обкладкой рабдома. Внутри омматидия в результате этого образуется изображение вполне определенной точки общей картины, лучи от которой попали в омматидий. Большая часть точек изображения может вообще не попасть в омматидии. Благодаря этому общая картина получается тем более резкой, чем из большего количества омматидиев состоит глаз. Поскольку размеры глаза ограничены размерами ракообразного, увеличение количества омматидиев может быть достигнуто лишь за счет уменьшения их размеров. Это приводит к сильному падению освещенности каждого омматидия. В ночное время аппозиционные глаза мало эффективны.

Суперпозиционные глаза устроены так, что позволяют эффективно видеть и при относительно низкой освещенности. Рабдомы омматидиев отодвинуты от диоптрического аппарата. Это обусловлено или удлинением кристаллического конуса наподобие кулька или благодаря отодвиганию рабдома от проксимального конца ретинулы. Из-за этого пигментные клетки оптически изолируют лишь линзы и небольшую часть кристаллического конуса. Благодаря этому световые лучи от данной точки объекта попадают на определенный рабдом не только благодаря диоптрическому аппарату данного омматидия, но также и через линзы соседних омматидиев. Каждый рабдом благодаря этому получает световые лучи из соседних кристаллических конусов, число которых может достигать 30. Освещенность изображения благодаря этому многократно возрастает. Правда, из-за того, что изображения соседних точек объекта налагаются друг на друга, накапливаются ошибки в их отображении, примерно одинаковое возбуждение возникает на многих участках ретинулы. В результате этого

резкость изображения уменьшается. Но часто с биологической точки зрения этим можно пренебречь, так как при слабом внешнем освещении потребность в различении степени освещенности важнее, чем способность различать детали.

При очень сильном наружном освещении суперпозиционного глаза происходило бы его ослепление и чрезмерная перегрузка рабдома и его зрительного пигмента. Чтобы противодействовать этому, располагающийся проксимально пигмент основных и дополнительных пигментных клеток перемещается в дистальном направлении. Благодаря этому омматидии на протяжении всей их длины становятся оптически изолированными друг от друга и работают как аппозиционные глаза. Яркость освещения изображения уменьшается, а его резкость возрастает (см. рис. 10 Г).

Науплиальный глаз (в узком смысле этого слова) состоит из трех или четырех пигментных бокалов, которые могут содержать очень разное количество зрительных клеток. Он лежит на акроне и иннервируется от средней части протоцеребрума, так же как и фронтальный орган (аналог органа Беллонци у личинок и у других ракообразных). У Copepoda, взрослых Cirripedia и большинства Ostracoda науплиальный глаз служит единственным органом зрения (см. рис. 13 Д, Е).

У многих ракообразных располагающийся посередине головы комплекс из науплиального глаза и фронтальных органов может существовать в самых различных комбинациях. Науплиальный глаз служит, прежде всего, для ориентации в пространстве. Он позволяет определить направление к свету или различать освещенность различной степени. Создавать зрительные образы такой глаз не способен.

Особенности строения глаз и степень их развития тесно связаны с образом жизни ракообразного. Например, у пещерных и глубоководных ракообразных глаза редуцируются, как у креветок *Typhlocaris galilea, Dorodotes reflexus* или *Physetocaris microphtalma*. Напротив, у некоторых глубоководных бентосных форм глаза могут быть гипертрофированы. Пример — изоподы из рода *Bathynoma*, у которых число омматидиев достигает почти 3000. У таких мелких форм, как Cladocera, количество омматидиев сильно уменьшено. Интересно, что у этих ракообразных прослеживается связь между величиной глаза и способом питания. Так у *Daphnia pulex* (активного фильтратора) в глазу насчитывается лишь 22, а у хищной *Leptodora kindtii* — около 500 омматидиев.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Пищеварительная система у ракообразных, как правило, представляет собой почти прямую трубку, тянущуюся вдоль всего тела от переднего к заднему его концу (см. рис. 7). Лишь у некоторых ветвистоусых раков (Cladocera, например, Chidoridae), средняя кишка делает простую или двойную петлю. Ротовое отверстие спереди прикрыто непарной верхней губой (лабрум), которая вместе со своим основанием (эпистомом) располагается между обеими частями головы. Позади ротовое отверстие ограничено нижней губой (лабиум), которая часто переходит в два выступа (парагнаты).

Эктодермальные отделы кишечника (передняя и задняя кишка) выстланы кутикулярной интимой, отторгающейся в процессе линьки и возобновляющей после этого (рис. 14). У некоторых паразитов передняя кишка превращается в присоску (например Ascothoracida, Isopoda). У высших раков, потребляющих преимущественно грубые пищевые остатки, появляется специальный передний отдел желудка (провентрикулус) с многочисленными функциями: перед тем как пища переваривается, она перемешивается, размельчается и фильтруется так, что лишь мельчайшие частицы поступают в пищеварительную железу средней кишки. Грубые частицы удаляются через кишечный тракт.

Энтодермальная средняя кишка обычно очень длинная. Иногда (у Thermosbaenacea, Tanaidacea и отдельных Decapoda — см. рис. 11) она очень короткая, часто даже

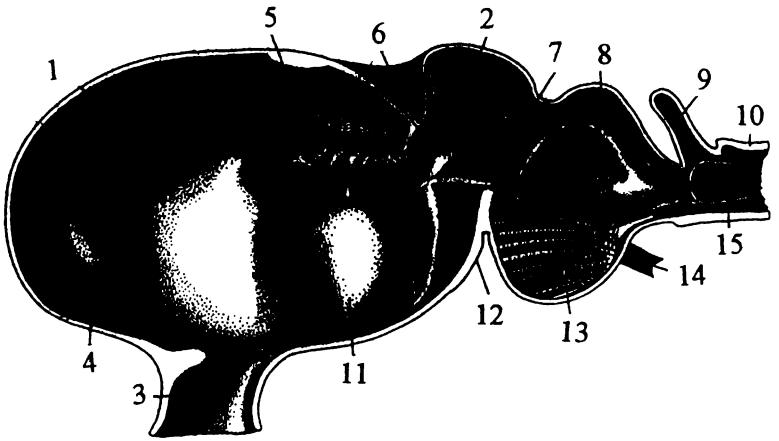


Рис. 14. Схематическое строение желудка высших ракообразных на примере речного рака (Gruner, 1993). Левая стенка удалена. Естественные пропорции специально нарушены. Для лучшего различения деталей пилорический отдел увеличен, желоба его вторичного фильтра сильно увеличены, а количество щетинок уменьшено:

1 – кардиальный отдел желудка («кардиа», желудочная мельница); *2* – пилорический отдел («пилорус», фильтрующий отдел); *3* – пищевод (эзофагус); *4* – гастролит; *5* – дорсолатеральная складка кардиа; *6* – дорсальная складка кардиа; *7* – дорсальная складка пилоруса; *8* – дорсальный желоб фильтра пилоруса; *9* – дорсальный слепой отросток (цекум); *10* – задняя кишка; *11* – вентральная пластинообразная складка кардиа; *12* – клапан между кардиа и пилорусом; *13* – желоб вторичного вентрального фильтра (прессфильтра); *14* – проток железы средней кишки (гепатопанкреаса); *15* – трубчатое продолжение дорсальной стенки пилоруса, через которое непереваримые остатки поступают прямо в заднюю кишку

ограничена устьем пищеварительной железы средней кишки. У Remipedia в каждом сегменте средняя кишка образует выпячивания — дивертикулы. От средней кишки отходят пищеварительные железы средней кишки, особенно объемистые у Malacostraca. Они совмещают функции печени и поджелудочной железы и называются поэтому гепатопанкреас. Иногда имеются слепые отростки средней кишки — передние и задние цекумы, которые не имеют существенного значения для переваривания пищи.

Вероятно, у всех ракообразных существует так называемая перитрофическая мембрана, выделяемая клетками средней кишки (а также железы средней кишки). Она отделяет стенки кишечника от непосредственного соприкосновения с пищевыми остатками. Перитрофическая мембрана состоит из базальной субстанции мукополисахаридного и белкового состава и довольно сложной сети микрофибрилл из хитина. В процессе ее образования мембрана сдвигается назад вдоль средней и задней кишки, неся в себе пищевые остатки и экскременты. Функция мембраны еще полностью не выяснена. Наиболее вероятно, что она защищает кишечный эпителий от механического повреждения пищевыми частицами. Но не исключено, что она содержит некоторые пищеварительные ферменты, а также служит для сверхтонкой фильтрации из содержимого кишечника в пищеварительную железу.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система ракообразных, как и у всех членистоногих, открытая (см. рис. 7). Сосуды открываются в полость тела и полостная жидкость (гемолимфа) течет в промежутках между тканями (лакунах). Сосудистая система состоит в основном из вытянутого вдоль продольной оси тела сердца, лежащего дорсально в перикардиальном синусе, от которого отходит передняя аорта и часто также задняя аорта с ответвляющимися от нее артериями отдельных сегментов абдомена. Сегментарный ха-

рактер организации кровеносной системы демонстрируют также щелевидные остии, через которые гемолимфа из лакун туловища поступает обратно в сердце. Боковые сосуды, аорты и сердце могут претерпевать редукцию вплоть до исчезновения. Это наблюдается при уменьшении размеров тела ракообразных.

Сердце представляет собой сократимую трубку, состоящую из кольцевых и спирально завитых мускулов. При сокращении (систоле) остии замыкаются, и гемолимфа из сердца поступает в сосуды, при диастоле клапаны остий открываются и кровь поступает из перикардиального синуса в полость сердечной трубки. Сердце всегда лежит в той части тела, где локализованы органы дыхания, благодаря чему укорачивается путь гемолимфы, обогащенной кислородом, от жабр к сердечным остиям. Как правило, оно лежит в тораксе, на котором локализованы жабры у большинства ракообразных. Но, например, у Isopoda сердце лежит в абдомене, так как они дышат плеоподами.

Обе аорты до некоторой степени представляют собой части сердца, которые иногда лишены мускулатуры. Как и сердце, они представляют собой дериваты срединной стенки (мезентерия) целома. Передняя аорта образует большое количество веточек, из которых некоторые снабжают гемолимфой надглоточные ганглии (особенности строения кровеносной системы — см. в характеристиках анатомии отдельных отрядов).

Частота сердечных сокращений у мелких ракообразных выше, чем у крупных. У *Daphnia,* например, их количество достигает 380–450, у бокоплава *Gammarus* – 260–340, а у речного рака — 100 ударов в минуту. У крупных ракообразных циркуляция гемолимфы осуществляется за 30–40 секунд.

Полостная жидкость ракообразных, поскольку у них имеется открытая кровеносная система, представляет собой смесь крови и целомической жидкости, из-за чего она и получила свое название «гемолимфа». Она содержит свободные пигменты и бесцветные клеточные элементы. Функция гемолимфы в первую очередь – транспорт питательных веществ, продуктов обмена, гормонов, дыхательных газов. Дыхательными пигментами служат гемоглобин (Anostraca, Phyllopoda, Copepoda, и некоторые другие низшие ракообразные) или в окисленном состоянии голубой (или бесцветный) гемоцианин (высшие раки — Malacostraca).

ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ

Степень развития дыхательных органов у ракообразных варьируется в очень широких пределах — от полного отсутствия у мелких видов (многие Ostracoda, большинство Cirripedia, все Mystacocarida, Copepoda, Branchiura, Ascothoracida). Как правило, редукция органов дыхания наблюдается у мелких форм, у которых абсорбция газов происходит через всю поверхность тела. Первичными органами дыхания служат эпиподиты торакоподов, выстланные специальным дыхательным эпителием и функционирующие в качестве жабр. У некоторых групп ракообразных, правда, они могут одновременно выполнять функции экскреции и осморегуляции.

У Anostraca и Phyllopoda дыхательные функции выполняют эпиподиты их листовидных ножек, у Cephalocarida — псевдоэпиподиты и экзоподиты. Но у всех этих групп, вероятно, дыхание может также осуществляться всей утоньшенной поверхностью тела, а у Cladocera — прежде всего внутренней стенкой карапакса.

У высших раков (Malacostraca) дыхательные функции выполняют видоизмененные эпиподиты торакопод, которые часто находятся под защитой свисающих вниз боковых сторон карапакса. В некоторых случаях они образуют настоящую жаберную камеру. У Amphipoda эпиподиты смещены на внутреннюю сторону коксальных пластинок торакопод, где они располагаются в глубоком брюшном желобе, вентилируемом движениями плеопод. Подробнее об особенностях строения дыхательных органов у различных групп ракообразных см. в соответствующих разделах, посвященных конкретным таксонам.

ЭКСКРЕТОРНЫЕ ОРГАНЫ

Собственно экскреторные органы ракообразных, то есть органы, специализированные только для выведения продуктов азотистого обмена из организма во внешнюю среду, гомологичны метанефридиям аннелид. Они приурочены у ракообразных лишь к сегментам антенн и максилл. В дополнение к этому экскреторная деятельность осуществляется, как выше указывалось, органами дыхания, а также фагоцитами и нефроцитами кишечного эпителия. Продуктом экскреции, как и у многих других водных животных, является аммоний. У Decapoda он выводится почти исключительно через жабры и лишь около 2% — посредством антеннальной железы. С экскрецией связаны также процессы ионо- и осморегуляции.

Нефридии ракообразных функционируют как антеннальные, или максиллярные железы. Лишь в качестве исключения могут одновременно функционировать одновременно и те и другие. Обычно на ранних личиночных стадиях функционируют антеннальные железы, которые по завершении личиночного развития постепенно деградируют. Одновременно на более продвинутых этапах личиночного развития появляются максиллярные железы, которые начинают функционировать у взрослых животных.

Описанное выше явление наблюдается у большинства ракообразных, однако от этого правила имеются отклонения. У ракообразных из немногих отрядов антеннальные железы продолжают функционировать и во взрослом состоянии, а максиллярные желез не развиваются. Это наблюдается у некоторых Ostracoda (Myodocopa), Copepoda (Misophrioida), Mysidacea, Amphipoda, Euphausiacea и Decapoda. Очень редко у взрослых продолжают функционировать и те и другие железы. У Leptostraca они, как предполагают, обе развиты достаточно хорошо. У Cephalocarida антеннальные железы имеются, но не функционируют как экскреторные органы. У Lophogastrida (Mysidacea), напротив, главным экскреторным органом служат именно антеннальные железы, а максиллярные железы редуцированы.

Выводное отверстие антеннальных органов лежит на базисе антенн, а максиллярных — на базисе максилл. Несмотря на их различие и многообразие, они всегда состоят из трех отделов: проксимального концевого мешочка (саккулюс), являющегося дериватом целомической полости, нефридиального канала и короткого дистального концевого канала, который открывается нефропором. Концевой канал, как правило, представляет собой простую трубчатую, иногда сильно извитую, структуру, но иногда он расширен, образуя подобие мочевого пузыря. У речного рака, например, проксимальная часть нефридиального канала образует сильно анастомозирующие выросты, так называемый лабиринт.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

Репродуктивная система ракообразных состоит из гонад и акцессорных органов, к которым относятся придатки гонад для формирования сперматофоров, совокупительные органы и семяприемники.

Гонады (семенники или яичники) исходно парные, трубчатые, лежат дорсально от пищеварительного тракта, между ним и сердцем. В некоторых случаях обе гонады могут сливаться между собой. У перешедших к сидячему образу жизни усоногих раков (Cirripedia) гонады переместились в переднюю часть головы. У ракушковых рачков (Ostracoda) они располагаются в стенках карапакса, превратившегося в створки их раковины.

Положение половых отверстий сильно варьируется от класса к классу. У представителей отряда Anostraca и класса Copepoda они находятся на передних слившихся сегментах абдомена, а отряда Notostraca — на основаниях 11 пары ног. У самок усоно-

гих раков (класс Cirripedia) гонопоры открываются на 1 торакоподах (такое смещение их вперед совсем необычно), а у самцов все-таки на конце туловища. У всех представителей класса Malacostraca женские половые отверстия лежат на шестом сегменте торакса, а мужские — на восьмом. Гонопоры открываются или непосредственно на стерните, или на коксальном членике соответствующего торакопода.

У некоторых ракообразных в состав репродуктивной системы входят такие акцессорные органы, как семяприемники для сохранения сперматофоров (отряд Decapoda, теликумы пенеоидных креветок, располагающиеся между двумя последними парами торакопод), ампулы — дистальные расширения семяпроводов, в которых формируется сперматофор. У самцов Malacostraca могут развиваться специальные совокупительные органы — петазмы и мужские отростки (appendix masculine). Они представляют собой более или менее сильно видоизмененные эндоподиты первой пары плеопод. У ракообразных, вынашивающих яйца, образуются выводковые сумки под тораксом (надотряд Peracarida) или под абдоменом (многие Decapoda).

РАЗМНОЖЕНИЕ

Как правило, ракообразные раздельнополы, но у них встречаются различные формы гермафродитизма. Remipedia и Cephalocarida — функциональными гермафродиты, то есть у них в равной степени развиты мужская и женская гонады. У отдельных представителей Notostraca имеются гермафродитные гонады, в которых одновременно можно встретить спермии и яйцеклетки. Возможно, эти формы способны к самооплодотворению.

Чаще всего наблюдается протерандрический гермафродитизм, когда особь функционирует сначала в роли самца, затем превращаясь в самку. У паразитических и сидячих форм наблюдается явление карликовости у самцов, паразитирующих на теле самок. У усоногих раков (класс Cirripedia) имеются все переходы от раздельнополости к гермафродитизму. В том числе встречаются формы, у которых имеются так называемые комплементарные самцы, которые не способны к размножению.

В некоторых группах ракообразных широко распространен партеногенез наряду с нормальным половым процессом.

Интересная особенность многих ракообразных — отсутствие жгутиков у мужских гамет. Это связано, вероятно, с тем, что у ракообразных широко распространены сперматофоры — специальные контейнеры с семенем, прикрепляемые самцом к семяприемнику самки. Оплодотворение зрелого яйца происходит в момент его прохождения мимо семяприемника. Это и делает ненужным для спермия локомоторный аппарат.

ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ

Ракообразные демонстрируют большое разнообразие репродуктивных стратегий. Среди них есть большая группа видов из самых разных таксонов, откладывающих яйца непосредственно в воду. У них из яйца вылупляется личинка науплий (рис. 15), более или менее длительное время ведущая планктонный образ жизни. За это время она претерпевает несколько линек, переходя из одной личиночной стадии в другую. В то же время у многих ракообразных наблюдаются разные формы заботы о потомстве. Прежде всего это выражается в увеличении размеров яиц и вынашивании их самками в специальных яйцевых мешках или разнообразных марсупиумах, развивающихся на брюшке, на вентральной стороне груди или под головогрудным панцирем. Это приводит к тому, что в разных таксонах строение личинок различно, а количество личиночных стадий имеет тенденцию к сокращению, но первая личиночная стадия у всех ракообразных очень характерна и называется науплиусом.

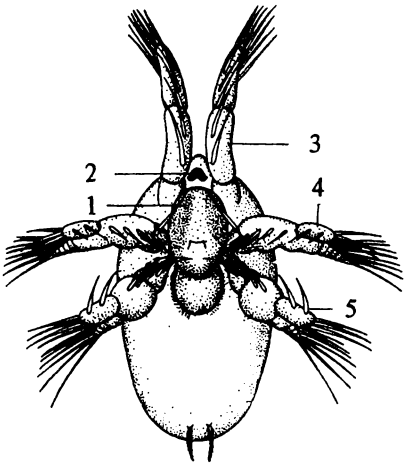


Рис. 15. Личинка науплиус веслоногого рачка *Diaptomus* (Gruner, 1993):
1 — лабрум, верхняя губа; *2* — науплиальный глаз; *3* — антеннула; *4* — антенна; *5* — мандибула

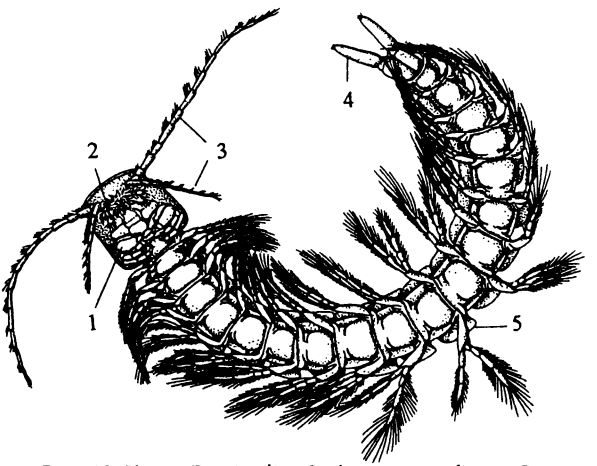


Рис. 16. Класс Remipedia. *Speleonectes ondinae* (Gruner, 1993). Вид с брюшной стороны. Длина тела 16 мм:
1 — максиллы 1; *2* — антенны; *3* — антеннулы; *4* — фурка; *5* — плейротергит

ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ТАКСОНОВ

☐ Класс Remipedia (рис. 16)

Тело не подразделено на тагмы. Есть головной щит, но карапакс не развит и отсутствует различие между тораксом и абдоменом. Имеется 33 туловищных сегмента, из которых первый всегда слит с головой и несет максиллипеды. Остальные сегменты с двуветвистыми, вентролатерально поставленными веслоподобными конечностями, разделенными на одинаковое количество члеников. Голова с парными преантеннулярными придатками. Антеннулы двуветвистые.

Известны девять видов, самый крупный из которых достигает длины 43,2 мм. Ведут активно подвижный, плавающий образ жизни в подземных полостях, заполненных водой.

Тело имеет червеобразную форму, оно совершенно лишено пигментации. Цефалоторакс состоит из головы и единственного туловищного сегмента, слитого с ней. Туловище состоит из 32 одинаковых сегментов, свободно сочлененных друг с другом. Головной щит, о котором уже упоминалось, прикрывает сверху только челюстные придатки, лежащие на вентральной стороне тела. Глаза полностью отсутствуют. Перед антеннулами располагается пара коротких палочковидных придатков, гомологов которым пока не найдено и функция которых не ясна. Антеннулы состоят из продолговатых члеников. Их двухчленистый протоподит окаймлен толстой полоской эстетасков и несет пару тонких жгутов, которые считают гомологами экто- и эндоподитов конечностей, а не дополнительными жгутами. У всех остальных современных ракообразных это не наблюдается. Антенны, напротив, очень короткие, с трехчленистым энто- и одночленистым экзоподитом. Судя по строению, выполняют функцию фильтра, так как все членики антенн уплощены и усажены щетинками.

Все конечности имеют единообразное строение, последняя пара иногда несколько уменьшена. Из-за того что конечности занимают боковое положение, они не могут служить ни для лова добычи, ни для транспорта пищи, а только для плавания. Во время передвижения конечности работают в метахрональном ритме и быстро несут

животное, перевернутое вентральной стороной тела верх, вперед. Управление движением происходит благодаря сильным изгибам тела. Короткий тельсон несет пару маленьких нечленистых придатков, образующих фурку (вилку).

Благодаря тому что рачки не окрашены и полупрозрачны, у живых экземпляров можно различить нервную систему лестничного типа. Пищеварительный канал образует в каждом сегменте дивертикулы. Имеется крупная максиллярная железа. Как выше упоминалось, ремипедии — функциональные гермафродиты. Непарный яичник лежит в первом туловищном сегменте над кишечником. Парные яйцеводы открываются на базисах седьмой пары ног. Парные семенники тянутся от седьмого до 10-го сегментов. Их протоки открываются на базисах 14-й пары ног.

Все виды относятся к так называемым стигиобионтам, то есть к обитающим в подземных полостях, заполненных водой. Это преимущественно карстовые, реже вулканического происхождения пустоты, имеющие соединение с морем. Семь видов из девяти найдены на различных островах Багамского архипелага, Турции и о-ва Кайкос. Один вид найден в пещере п-ова Юкатан (Мексика), девятый вид — на Канарских о-вах. За пределами бассейна Атлантического океана пока не обнаружены.

До сравнительно недавнего времени эти ракообразные были известны только в ископаемом состоянии. В современной фауне один отряд Nectiopoda с двумя семействами: Speleonectidae с шестью видами и Godzilliidae — с тремя видами.

Приведенное выше описание демонстрирует, что ремипедии сохранились до наших дней благодаря жизни в так называемых рефугиумах (убежищах), к каковым относятся пещерные водоемы. Они сохранили большое количество примитивных черт строения. Благодаря им еще раз подтверждается гипотеза о происхождении членистоногих от кольчатых червей.

☐ Класс Cephalocarida (рис. 17)

Тело подразделено на примерно одинаковые сегменты, которые объединяются в три тагмы: голову, грудь и брюшко. Голова довольно крупная, подковообразная и не сливается с грудными сегментами. Антеннулы одноветвистые, выполняют локомоторную функцию. Антенны двуветвистые, мощные, тоже выполняют локомоторную функцию, а также используются при поимке добычи. Мандибулы без пальп, максиллулы и максиллы двуветвистые, снабжены гнатобазой, то есть жевательной поверхностью. Максиллипед у цефалокарид нет. Карапакс отсутствует, есть головной щит, глаза отсутствуют. Торакс из девяти сегментов, тергиты восьми первых сегментов имеют специальные складки — плевры, свисающие с боков. Восемь (по МакЛафлин) или девять (по Грюнеру) торакальных сегментов несут двуветвистые конечности примерно одинакового строения. На торакоподах кроме эпиподитов, прикрепляющихся к протоподиту, на базальном членике экзоподитов латерально сидят так называемые псевдоэпиподиты. Абдомен состоит из 11 (или из 10) сегментов с очень слаборазвитыми плевральными складками и лишен придатков. Тельсон с фуркой у всех видов, за исключением представителей рода *Lightiella,* с длинными каудальными нитями.

В состав класса входят девять видов с длиной тела 2–3 мм, максимум — 3,6 мм (без учета длины каудальных нитей).

Покровы тонкие, не обызвествленные. Мускулатура имеет строение, очень близкое к исходной для всех ракообразных (см. выше). То же самое относится к нервной системе хорошо выраженного лестничного типа, образующей пары ганглиев в каждом сегменте. У цефалокарид отсутствуют не только науплиальные и сложные глаза, но также орган Беллонци и некоторые отделы в надглоточном ганглии. Пищеварительный тракт устроен очень просто. В голове лежит пара пищеварительных желез, которые открываются в переднюю часть средней кишки. Сердце тянется

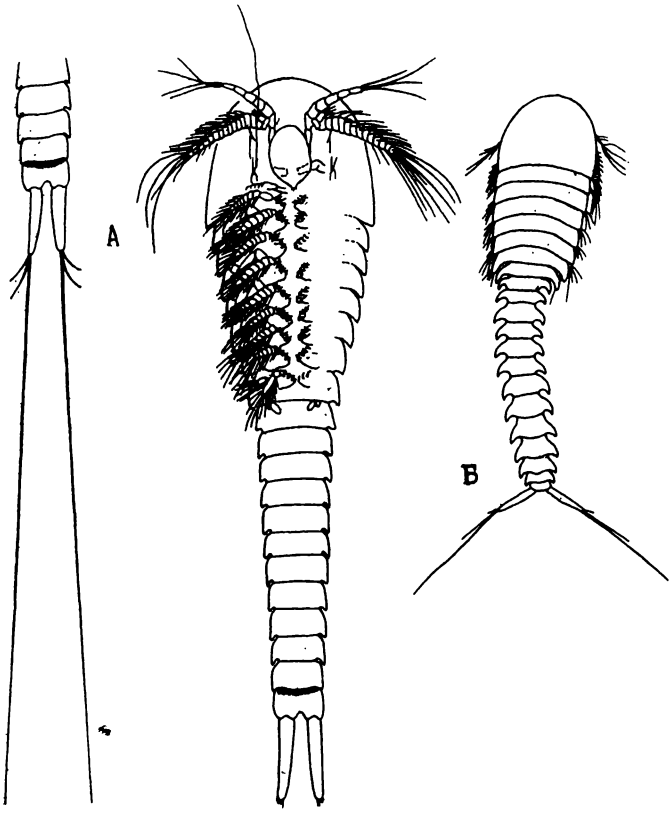


Рис. 17. Класс Cephalocarida (Заренков, 1982):
А – *Hutchinsoniella macracantha* (слева – задний конец абдомена с фуркальными щетинками, некоторые конечности удалены); Б – *Sandersiella acuminata*

вдоль всей длины торакса и в каждом сегменте образует пару остий. Дыхательную функцию несут, очевидно, псевдоэпиподиты и экзоподиты торакопод, имеющие листовидную форму. Экскреторную функцию у личинок выполняют антеннальные железы, которые сохраняются и у взрослых, но функционируют у них в это время максиллярные железы. Репродуктивная система несколько необычного строения, но исследована только у Hutchinsoniella). Они гермафродиты. Парные семенники лежат дорсально от кишечника в задней части торакса, яичники лежат в головном отделе, недалеко от максиллярных желез. Оба овидукта идут назад до заднего конца тела, там поворачивают вперед и сливаются с семяпроводами соответствующей стороны тела. Благодаря существованию общего участка протока (мужское выводное отверстие открывается на протоподите шестых торакопод) происходит слияние зрелых яйцеклеток с неподвижными спермиями. И те и другие созревают одновременно. Особенности размножения и яйцекладки неизвестны, но на девятых торакомерах хатчинсониеллы имеются рудиментарные конечности, предназначенные для прикрепления яйцевых мешков с единственной парой относительно крупных, богатых желтком яиц. На этих же придатках открываются протоки яичников.

Из яйца вылупляется донный метанаплиус с хорошо развитыми антеннулами, антеннами и мандибулами, похожими на этом этапе на обычные двуветвистые конечности, а также недоразвитые максиллулы и максиллы. Позади головного отдела

имеются три (*Hutchinsoniella*) или восемь (*Lightiella incisa*) сегментов. Личинки подгоняют детрит к ротовому отверстию с помощью экзоподитов антенн и мандибул и с помощью направленных к средней линии тела движений эндитов обеих конечностей загоняют пищевые частицы под сильно развитую, крупную губу.

Cephalocarida — обитатели капиллярных и других пространств в мягких грунтах. Они передвигаются с помощью метахронального биения торакопод (начинаются ударами задних конечностей). В движении принимают участие и антеннуллы с антеннами. Кроме того, они могут совершать быстрые рывки благодаря резким изгибаниям всего тела.

С поступательным движением рачков связано и их питание. Антеннуллы, антенны, максиллы и зубчики эндоподитов торакопод при их движении захватывают пищевые частицы, которые собираются в вентральной борозде, образующейся между базальными члениками торакопод. Из-за того что движение торакопод метахронично, расстояние между основаниями каждой пары ритмически сужается и расширяется, создавая зоны пониженного и повышенного давления, которые передвигаются сзади — вперед, Придатки торакопод играют роль чего-то вроде клапанов, то перекрывающих выход воде латерально, то открывающих его.

Цефалокариды — обитатели моря, ведущие даже на стадии личинки донный образ жизни. Они до сих пор изучены недостаточно, но, например, известно, что *Hutchinsoniella macracantha* может достигать довольно высокой численности (до 177 экземпляров на кв. метр).

В состав класса входит единственное семейство Hutchinsoniellidae с родами *Hutchinsoniella* (единственный вид *H. macracantha* длиной 3,7 мм без фуркальных нитей, обитает на глубинах до 300 м в Западной Атлантике у побережья США и Бразилии, *Chiloniella* (*Ch. elongata* с длиной тела 3,5 мм, обитает в водах Новой Зеландии), *Sandersiella* с тремя видами 2,4–3,5 мм из вод Японии, Перу, Бразилии и Намибии на глубинах, соответственно 2, 85, 14 и 1445–1550 м, *Lightiella* с четырьмя видами из Карибского моря, Флориды, Новой Каледонии и Калифорнии на глубинах от 1–2 до 16 м.

Такой широчайший разброс в распространении отдельных видов говорит о том, что видовой состав цефалокарид изучен еще очень недостаточно и следует ожидать новых находок.

☐ Класс Branchiopoda

В класс Branchiopoda — жаброногих ракообразных — входят подклассы Calmanostraca, Sarsostraca и Diplostraca. Calmanostraca и Sarsostraca в современной фауне представлены соответственно отрядами Notostraca и Anostraca. Diplostraca включают в себя отряды Conchostraca и Cladocera.

Главными отличительными признаками жаброногих ракообразных могут служить: наличие карапакса, как правило, в виде дорзального щита или двустворчатой раковины (исключая Anostraca); количество сегментов туловища сильно варьируется, его задние отделы без придатков и обычно заканчиваются парными каудальными ветвями (фуркой); антеннулы обычно не сегментированы; мандибулы обычно без пальп; максиллы обычно редуцированы или отсутствуют, максиллипед нет; торакоподы, как правило, единообразного строения, обычно листовидные; глаза обычно имеются, парные. Ниже описаны четыре отряда, представленные в современной фауне ракообразных.

• Отряд Notostraca (рис. 18)

Тело подразделяется на три тагмы: голову, состоящую из акрона и пяти сегментов, грудь (торакс) из 11 сегментов («колец») и брюшко (абдомен), варьирующее по числу входящих в него «колец», которые не гомологичны сегментам, в очень широких пределах. Имеется карапакс в виде дорсального щита. Глаза сидячие (без стебель-

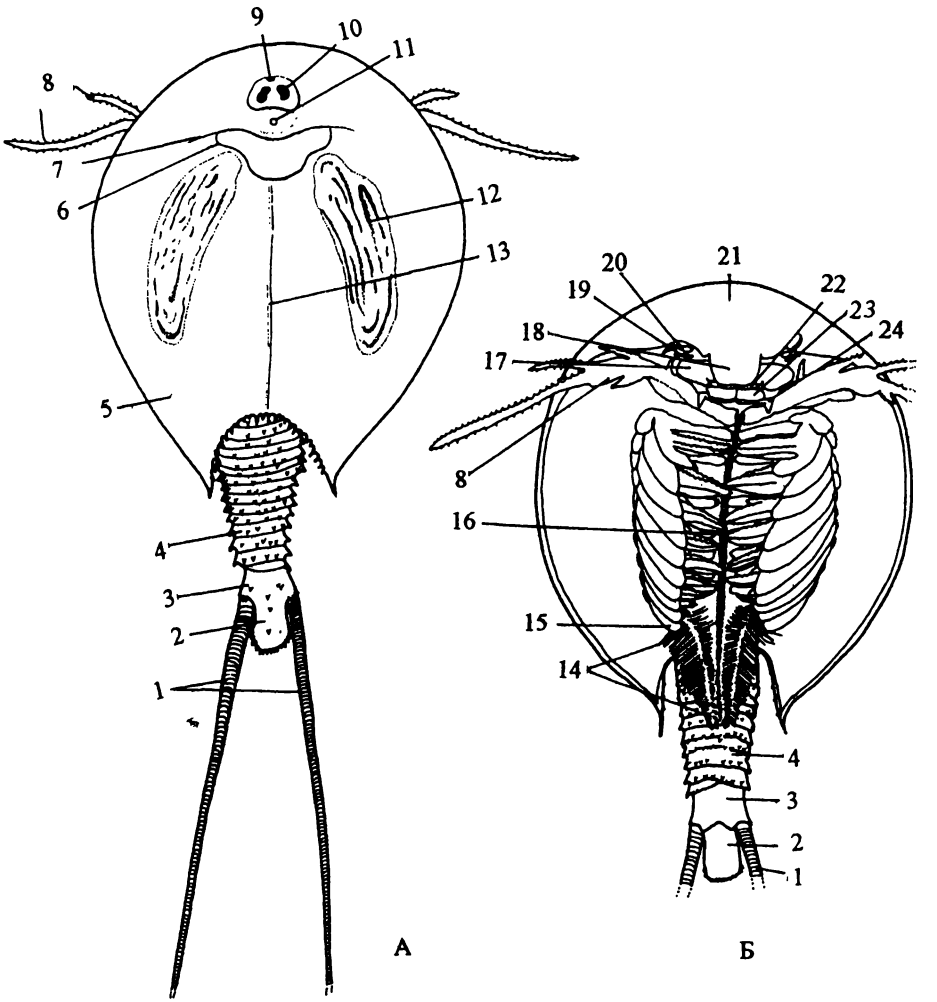


Рис. 18. Отряд Notostraca:
А — вид со спинной стороны; Б — вид с брюшной стороны (McLaughlin, 1980):
1 — хвостовые ветви; *2* — супраанальная пластинка; *3* тельсон; *4* — абдомен; *5* — карапакс; *6* — цервикальная борозда; *7* — мандибулярная борозда; *8* — придатки 1-го грудного сегмента; *9* — медианный глаз; *10* — сложный (фасеточный) глаз; *11* — дорсальный орган; *12* — максиллярная железа; *13* — медиальный киль; *14* — придатки абдомена; *15* — придатки 11-го грудного сегмента; *16* — пищевая бороздка; *17* — мандибула; *18* — верхняя губа; *19* — антенна; *20* — антеннула; *21* — субфронтальная площадка; *22* — парагнат; *23* — максиллула; *24* — максилла

ков). Имеется пара сложных глаз и один науплиальный. Антеннулы одноветвистые, тонкие, иногда слабосегментированные. Антенны редуцированы, рудиментарные или отсутствуют. Мандибулы без пальп. Максиллулы одноветвистые, маленькие, простые; обычно с шипами на их внутреннем краю. Максиллы варьируются по степени развития от хорошо развитых (*Lepidurus* spp.) до редуцированных или отсутствующих (*Triops* spp). Максиллипеды отсутствуют (см. рис. 15).

Первая пара торакопод с длинными щупальцеподобными эндитами. Следующие 10 пар конечностей считаются торакоподами и каждому «кольцу» соответствует пара конечностей. У самок на 11 сегменте открываются гонопоры и крепится яйцевой ме-

шок. Позади 11 «кольца» на каждом из последующих «колец» может располагаться более чем одна пара конечностей. Их количество на каждом «кольце» увеличивается спереди назад, достигая шести пар конечностей (иногда даже 10). Несмотря на это (забегая вперед), в каждом «кольце» имеется лишь одна пара нервных ганглиев. Количество пар конечностей варьируется между 35 и 71. Задняя часть абдомена, состоящая из варьирующегося числа «колец», лишена придатков и называется постабдоменом. Тельсон крупный, завершается парой многочленистых каудальных ветвей (фуркой), иногда по длине сравнимых с длиной остального тела ракообразного.

В ископаемом состоянии известны с верхних отделов Каменноугольного периода (300 миллионов лет назад). В современной фауне девять видов, обитающих в стоячих пресноводных водоемах. Наибольшая длина 100 мм.

Покровы снабжены большим количеством своеобразных покровных желез, состоящих из обкладочных, железистых и клеток протока железы. Их секрет изливается на поверхность покровов и постоянно обновляет самый верхний слой эпикутикулы. Такое явление не наблюдается ни у одной другой группы ракообразных. Окраска тела зеленовато-коричневая. Оба фасеточных глаза лежат на верхней поверхности головы, на очень близком расстоянии друг от друга. Их глазная камера соединяется с внешней средой специальной порой. Науплиальный глаз прилегает к ним довольно плотно спереди. Он снабжен неполной линзой из гиподермальых клеток, а также имеет снизу отверстие и канал, открывающийся впереди губы на вентральной стороне прозрачным окошком. Вероятно, это тоже светочувствительный орган. Позади сложных глаз по средней линии располагается нухальный или дорсальный орган, вероятно, выполняющий функцию хеморецепции (у *Lepidurus* он круглый, а у *Triops* — треугольный). Позади него лежат две поперечные борозды — мандибулярная и цервикальная, которые как бы отделяют голову от торакса. За цервикальной бороздой начинается низкий продольный медиальный киль.

Пищеварительная система типичного строения имеет расположенный в голове парный сильно разветвленный цекум (слепой вырост кишечника).

Сердце тянется через 11 передних сегментов, образуя в каждом из них по паре остий. Головная аорта образует короткие боковые ветви. В качестве экскреторного органа функционируют крупные максиллярные железы, имеющие целомический мешок и сильно извилистый нефридиальный канал. Его петли лежат в пристеночной части карапакса по сторонам от медиального киля и видны сквозь покровы. Антеннальная железа личинок в течение постэмбрионального периода исчезает. Парные гонады лежат по сторонам кишечника, проходя сквозь все отделы тела, имеющие конечности и, как выше упоминалось, открываются у основания 11 пары торакальных ног. Яичники сильно разветвлены. У некоторых видов наблюдается гермафродитизм.

Яйца вынашиваются в яйцевых мешках, которые крепятся к придаткам 11 торакального сегмента. У *Lepidurus apus* с длиной карапакса 22 мм в яйцевом мешке может быть до 82 яиц, а *Triops longicaudatus* за 72 часа может отложить 594 яйца. Яйца могут переносить высыхание и замораживание. Из-за своих малых размеров при высыхании водоема они могут переноситься ветром вместе с пылью. Способность к развитию в высохших яйцах может сохраняться до девяти лет.

Дробление у отложенных яиц тотальное и недетерминированное. Длительность эмбрионального развития настолько невелика, что в ранее высохшем водоеме уже через два дня после заполнения его водой появляются личинки. Вылупление происходит на стадии метанауплиуса с типичными тремя парами придатков (соответствующих будущим антеннулам, антеннам и мандибулам) и пятью первыми сегментами торакса). Личиночное развитие сопровождается многочисленными линьками, количество которых у *Lepidurus apus* достигает 17. У *Triops cancriformis* при температуре 17 °С длина тела 27 мм достигается через три недели, после чего наблюдается откладка первых яиц.

Щитни ведут донный образ жизни, поселяясь, как правило, во временных или просто стоячих водоемах. В умеренных широтах у некоторых видов наблюдается развитие весенних и летних форм. Питаются осадком, но могут вести хищнический образ жизни, нападая на ветвистоусых рачков, остракод, личинок насекомых, головастиков. У них существует и каннибализм, когда кормовая база водоема слабая, а плотность щитней в нем высокая. Поселяясь в выростных прудах рыбоводческих хозяйств, могут наносить им серьезный ущерб. Установлено, что при посадке трехдневных личинок карпа в пруды, зараженные щитнем *Triops cancriformis*, он в очень короткий срок выедает до 86 % личинок.

В современной фауне щитни представлены одним семейством Triopsidae с двумя родами. В роде *Lepidurus* пять, а *Triops* — четыре вида. Наиболее широко известен *T. cancriformis*, распространенный в Евразии и Северной Африке. Это персистирующий вид (то есть буквально «переживающий»). Его ископаемые остатки известны из нижне- и верхнетриасовых отложений Германии. Отличия между ними не больше, чем у ныне живущих представителей данного вида. Следовательно, этот вид существует уже 230 миллионов лет.

- **Отряд Anostraca** (рис. 19)

Тело подразделяется на голову, торакс и абдомен. Карапакс отсутствует. Голова состоит из акрона и пяти сегментов. На дорсальной стороне головы имеется поперечная борозда, которую некоторые специалисты считают следом от разделения в настоящее время цельной головы на существовавшие когда-то прото- и гнатоцефалон. Большинство специалистов, однако, полагают, что это — хитиновая складка, служащая местом прикрепления мускулатуры.

Глаза сложные, стебельчатые. Часто имеется науплиальный глаз. Антеннулы одноветвистые, короткие, тонкие, у некоторых форм нечленистые. Антенны тоже одноветвистые. У самок они обычно редуцированы, состоят из двух члеников. У самцов антенны несут специальные придатки для удержания самки в процессе спаривания. Мандибулы без пальп, исключая род *Polyartemia*. Максиллулы одноветвистые, обычно маленькие, упрощенного строения. Максиллы редуцированы или чрезвычайно малы. Максиллипед нет.

Торакс состоит из 11сегментов, но у *Polyartemiella* —17, *Polyartemia* — 19 сегментов. Он несет обычно 11 пар торакопод, реже 17–19 пар. Конечности двуветвистые, листовидные, из-за чего их называют филлоподами. Обычно все пары торакальных ног устроены очень единообразно. Задняя пара (пары) у нескольких видов редуцирована. Абдомен состоит из восьми сегментов, не считая тельсона. Первые два сегмента срастаются между собой и несут репродуктивные придатки. У самца это пара совокупительных органов, а у самки — единственный яйцевой мешок. Абдоминальные сегменты не несут никаких придатков. Тельсон с длинными каудальными ветвями (фуркой).

В состав отряда входят 175 видов с длиной тела до 10 мм. В ископаемом состоянии известны с Нижнего Девона.

Покровы представлены очень тонкой мягкой кутикулой, перепончатые, некальцифицированы. Животные часто ярко окрашены в разные сочетания голубого, зеленого, оранжевого или красного тонов, что зависит от окраски просвечивающих через покровы внутренних органов. Нервная система лестничного типа, очень близка к исходному типу строения у ракообразных. Во всяком случае, в тораксе в каждом сегменте находится по паре ганглиев. Тритоцеребрум располагается позади эзофагуса, что также анцестральный признак.

Пищеварительная система состоит из короткой эктодермальной передней кишки, и длинной энтодермальной средней кишки, на переднем конце которой (в районе

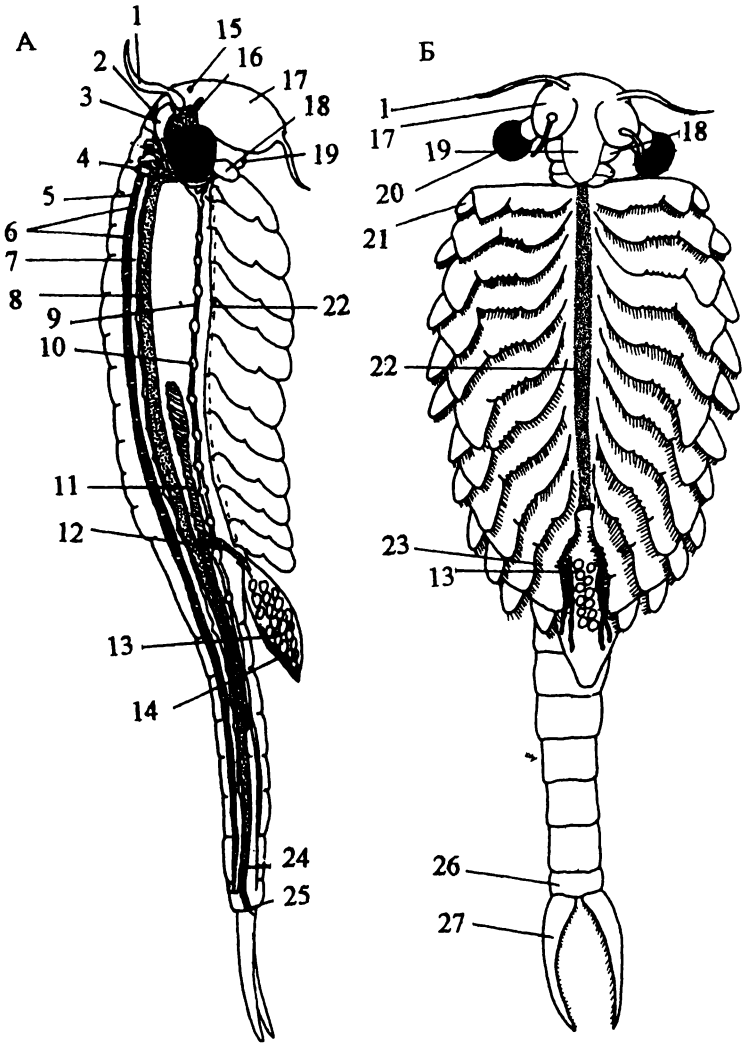


Рис. 19. Отряд Anostraca. Самка:
А — вид сбоку; Б — вид с брюшной стороны (McLaughlin, 1980); *1* — антеннула; *2* — нухальный орган (хеморецептор); *3* надглоточный ганглий; *4* — максиллярная железа; *5* — сердце; *6* — остии; *7* — перикардиальный синус; *8* средняя кишка; *9* — вентральная нервная цепочка; *10* — ганглий вентральной нервной цепочки; *11* — яичник; *12* — яйцевод; *13* — яйцевой мешок; *14* — цементная железа; *15* — науплиальный глаз; *16* — дивертикулы средней кишки; *17* — антенна; *18* — мандибула; *19* — верхняя губа; *20* — фасеточный глаз; *21* — I пара торакопод (филлопод); *22* — вентральная пищевая бороздка; *23* — II пара филлопод; *24* — задняя кишка; *25* — анальное отверстие; *26* — тельсон; *27* — хвостовые (каудальные) ветки

головы) имеется пара коротких слепых отростков. Короткая эктодермальная задняя кишка открывается на тельсоне анальным отверстием.

Кровеносная система имеет анцестральный характер, поскольку сердце тянется вдоль всего тела и, например, у *Artemia* имеет 18 пар метамерно располагающихся остий, а также одну непарную каудальную остию. При синхронной систоле вдоль всего туловища гемолимфа изливается через короткую переднюю аорту в голову, оттуда по системе лакун поступает к торакоподам, там она насыщается кислородом,

через специальные овальные отверстия попадает внутрь перикардия и во время диастолы через остии возвращается в сердце. У артемии гемолимфа содержит большое количество гемоглобина.

Органами дыхания служат эпиподиты торакопод, но чрезвычайно тонкие покровы Anostraca позволяют осуществлять газообмен всей поверхностью тела.

В качестве экскреторных органов у взрослых животных функционируют максиллярные железы, которые развиваются уже на постэмбриональном этапе онтогенеза, постепенно заменяя имеющиеся у науплиусов антеннальные железы. Первичная моча, образующаяся в процессе ультрафильтрации, накапливается в мочевых пузырьках мезодермального происхождения. Конечный продукт экскреции — аммоний. Регуляция осмотического давления осуществляется эпиподитами торакопод, а у личинок благодаря специальному нухальному органу.

Парные гонады лежат вентролатерально по отношению к кишечнику в задней части торакального и передней — абдоминального отделов тела, но связаны со сдвоенным генитальным сегментом. Каждый ооцит развивается в сопровождении трех питательных клеток. Овидукты открываются в более или менее длинную непарную матку, которая лежит как яйцевой мешок в углублении генитального сегмента и снаружи хорошо заметна. На ее заднем конце имеется половое отверстие. В матку впадают две пары скорлуповых желез. Семенники относительно короткие, их протоки открываются на генитальном сегменте на вершине парного пениса, дистальная часть которого может вворачиваться и выворачиваться.

Anostraca — гонохористы, то есть для них присуща обоеполость. У *Artemia* известны партеногенетические популяции, в которых отсутствуют самцы, а рачки развиваются из неоплодотворенных яиц. Спаривание происходит в процессе своеобразного ухаживания самцов за самками. Самцы привлекаются феромонами самок, захватывают самку, готовую к откладке яиц, специальными придатками антенн в области последнего торакомера. В таком положении представители некоторых видов могут плавать довольно долгое время, синхронно работая торакоподами. В некоторых случаях эмбриональное развитие может начинаться еще в матке. Часто развитию предшествует период покоя — диапауза.

Покоящиеся яйца некоторых видов могут переносить длительное высыхание, сохраняя в течение 3–5 лет способность к развитию. При попадании в воду вылупление личинок происходит буквально через несколько часов. Развитие идет с науплиусом и метанауплиусом.

Голые жаброноги — обитатели самых различных, преимущественно со стоячей водой, водоемов в умеренных широтах Северного полушария, заполненных талой водой. Есть среди них обитатели соленых озер и лагун с повышенной соленостью воды. Наиболее знаменита среди них *Artemia salina*. Это космополитический вид, обитающий в водоемах с различной соленостью — от солоноватоводных до гипергалинных (до 220‰, то есть на литр воды приходится 220 г соли). В нашей стране она образует мощные поселения в Сиваше, в соленых озерах Прикаспия, в Приаралье, в Западной Сибири.

Этой способностью рачки обязаны весьма совершенной системе осморегуляции, осуществляемой через тонкие покровы рачка. Яйца артемии сохраняют свою жизнестойкость не только при высыхании, но и при нагревании выше 100 °С и охлаждении до –192 °С. В водоемах с разной соленостью образуют формы, настолько сильно морфологические отличающиеся друг от друга, что ранее крайние формы этой изменчивости описывали как относящиеся к разным видам и даже родам. Известно, что самцы и самки разных популяций могут даже не скрещиваться между собой. По типу питания — фильтраторы. Голые жаброноги плавают спиной вниз и метахрональное биение их торакопод, направленное сзади вперед, создает в желобке между основа-

ниями ног волну чередующихся зон пониженного и повышенного давления, которые гонят захваченные пищевые частицы к голове. Нависающая над ротовым отверстием верхняя губа обеспечивает попадание отфильтрованной пищи в ротовое отверстие. При необходимости голые жаброноги могут активно нападать на других животных. Для этого они резко изгибают брюшко, подгоняя ко рту мелких рачков.

Артемия имеет важное экономическое значение. Когда-то она служила важным пищевым объектом для первобытных людей Северной Америки, живущих около соленых озер. Благодаря быстрому росту (артемия становится половозрелой за 25–30 дней, а в культуре — через 10 дней), неприхотливости, ее науплии служат очень важным кормовым объектом при выращивании мальков рыб.

В состав отряда входят восемь семейств с 23 родами. Точное определение до вида возможно только по взрослым самцам.

- **Отряд Conchostraca** (рис. 20)

Тело подразделяется на две тагмы: пятисегментную голову и туловище (часть тела, расположенная позади цефалона; состоит из 10–32 сегментов, не считая тельсона). Карапакс сильно развит, в виде двух створок, сжатых с боков, полностью скрывает под собой голову, все остальное тело и придатки. У некоторых видов на поверхности карапакса имеются характерные линии роста.

Глаза сложные, бесстебельковые, располагаются дорсально, тесно посажены друг к другу, у некоторых таксонов сливаются в один глаз. Имеется медиальный или науплиальный глаз, часто треугольной формы. Передний конец головы вытянут, образуя заостренный или шпателеобразный рострум. Антеннулы одноветвистые, короткие, несегментированные или состоящие из двух члеников, обычно несущих сенсорные папиллы. Антенны двуветвистые, особенности их сегментации варьируются в зависимости от таксона. Мандибулы без пальп. Максиллулы маленькие, простые, однолопастные. Максиллы рудиментарные или отсутствуют. Максиллипеды отсутствуют. Торакс и абдомен не отграничены друг от друга и несут 10–32 туловищных придатка. Они листовидного строения, заметно уменьшающиеся спереди назад. Тельсон крупный, несет пару когтеподобных каудальных ветвей (фурку или церкоподы). Парные гонады тянутся вдоль всего туловища, а их гонопоры открываются на 11 сегменте туловища. Первые и вторые пары придатков туловища у самца видоизменены. Карапакс демонстрирует половой диморфизм.

В ископаемом состоянии известны с Девона. В современной фауне представлены 180 видами в шести семействах. Обитатели литорали пресноводных водоемов (озер, прудов), а также временных луж. Предпочитают более высокие температуры воды, чем голые жаброноги.

Особенности анатомии конхостpака обусловлены их формой. Так, их нервная система изогнута из-за того, что головной отдел изогнут по отношению к продольной оси тела. Благодаря этому надглоточные ганглии находятся на том же уровне, что и брюшная нервная цепочка. Сердечная трубка тянется от максиллярного сегмента до третьего или четвертого туловищных сегментов и имеет соответственно 3–4 пары остий. Средняя кишка, особенно в ее передней части, выстлана ресничными клетками, снабженными также длинными микровиллями. Возможно, среди них имеются гормональные клетки.

Самки вынашивают яйца в дорсальной части раковины, где они прочно приклеиваются к месту их вынашивания. Во время следующей линьки матери яйца освобождаются и опускаются на илистое дно. Покоящиеся яйца могут без заметного вреда переносить высыхание и замораживание, приступая к развитию, как только попадут в воду. Их прочная скорлупка хорошо предохраняет эмбрион от механических повреждений, но не защищает от интенсивного солнечного освещения.

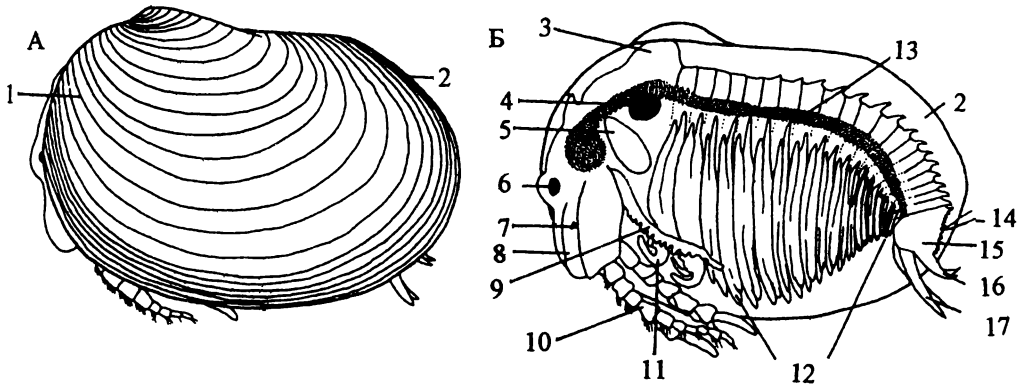


Рис. 20. Отряд Conchostraca:
А – внешний вид (сбоку); Б – внутреннее строение (вид сбоку) (McLaughlin, 1980): *1* – линии роста; *2* – карапакс; *3* – лигамент, соединяющий створки у вершины; *4* – мускул замыкатель; *5* – мандибула; *6* – сложный глаз; *7* – медиальный (простой) глаз; *8* – рострум; *9* – антеннула; *10* – антенна; *11* – первая пара туловищных конечностей; *12* – туловищные конечности; *13* – кишечник; *14* – филамент, соединяющий створки; *15* – анальные шипы; *16* – тельсон; *17* – хвостовая вилка (фурка, церкопод)

Дробление яйца полное, но не детерминированное. Из них вылупляются науплии или метанауплии с крошечными антеннулами, двуветвистыми антеннами и одноветвистыми мандибулами. Карапакс закладывается позади головы в виде двух маленьких лопастей, сливающихся позднее и образующих двухстворчатую раковину. У *Lyncaea* уже на самых ранних стадиях личиночного развития развивается большой плоский карапакс, напоминающий дорсальный щит Notostraca. С другой стороны *Limnadia* на поздних стадиях личиночного развития очень напоминают ветвистоусых раков (Cladocera). До достижения половозрелости рачки несколько раз линяют, проходя 4–5 стадий науплиуса и метанауплиуса и семь ювенильных стадий. В тропиках и субтропиках этот процесс от момента вылупления до половозрелости занимает семь дней, тогда как у *Lyncaea brachyurus* для этого требуется шесть недель.

Conchostraca обитают преимущественно в стоячих водоемах, таких как углубления, заполненные талыми водами, дождевые лужи, мелкие рыбные пруды, прибрежная зона крупных озер. В среднем все же предпочитают более теплые воды, чем Anostraca. Среди них встречаются как широко распространенные виды, так и формы с локальными ареалами.

Большинство видов ведут донный образ жизни, передвигаясь по поверхности субстрата. *Limnadia* лежит на боку на поверхности ила. *Cyzicus* зарывается своем передним концом так глубоко, что с поверхностью субстрата он связан только отверстием его норы, через которую поступает вода с облаком взмученного ила. *Lynceus*, имеющий в отличие от других представителей отряда сферическую форму, ведет скорее пелагический образ жизни. Он плавает вентральной стороной вверх. Движение осуществляется в первую очередь антеннами, а также листовидными конечностями. Прочие представители отряда активно плавают лишь в период спаривания.

По типу питания Conchostraca — безвыборочные фильтраторы, питающиеся фито- и зоопланктоном, а также детритом.

В современной фауне Conchostraca представлены пятью семействами с 14 родами. Они распределены в два подотряда. Первый — Levicaudata с семейством Lynceidae, в который входит единственный род *Lynceus* с 30 видами, встречающимися на всех континентах. Второй — Spinicaudata, в состав которого входят семейства Limnadiidae, Cyclestheriidae, Lepthestheriidae, Cizicidae.

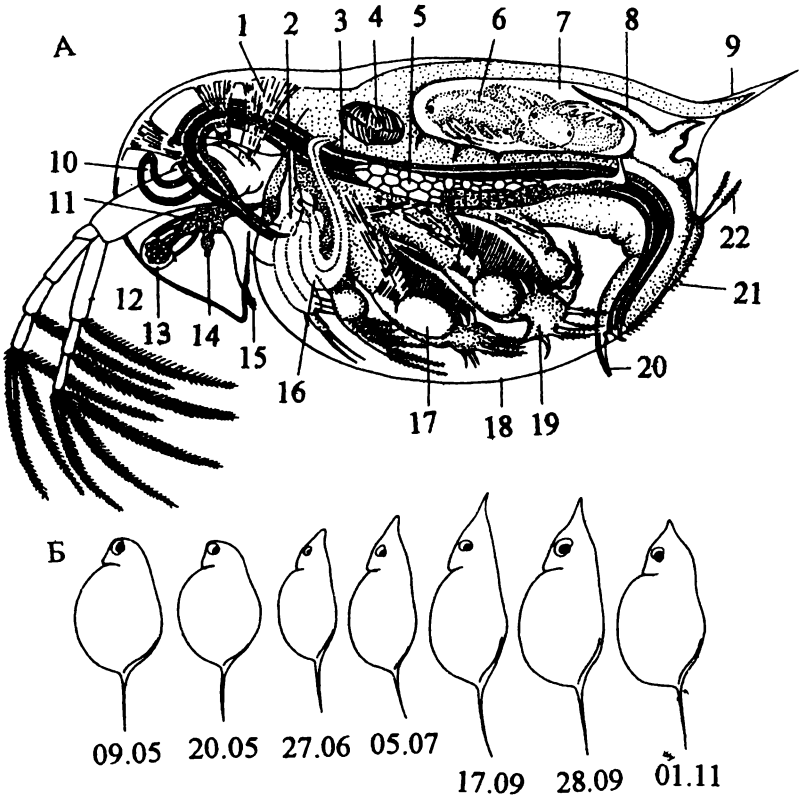


Рис. 21. Отряд Cladocera:
А — строение партеногенетической самки *Daphnia pulex*; Б — цикломорфоз партеногенетических самок *Daphnia cucullata* (под каждым рачком — дата сбора материала) (Gruner, 1993):
1 — мускулатура антенн; *2* — мандибула; *3* — кишечник; *4* — сердце; *5* — яичник; *6* — эмбрионы в выводковой сумке; *7* — выводковая сумка; *8* — дорсальный выступ абдомена; *9* — шип; *10* — цекум (слепой отросток средней кишки); *11* — надглоточный ганглий; *12* — антенна; *13* — фасеточный глаз; *14* — науплиальный глаз; *15* — антеннула; *16* — максиллярная железа; *17* — эпиподит 3-й пары торакопод; *18* — карапакс; *19* — экзоподит торакопод 4; *20* — фурка; *21* — абдомен; *22* — рулевые щетинки

- **Отряд Cladocera** (рис. 21)

Тело подразделяется на две тагмы: голову и туловище, задняя часть которого подогнута вниз и слегка вперед, образуя так называемый постабдомен. Карапакс одностворчатый, сжат с боков, обычно скрывает все туловище и его придатки. В некоторых случаях редуцирован. Глаза сложные, сидячие, сросшиеся между собой. Располагаются посередине головы. Иногда они отсутствуют. У многих видов имеется также науплиальный глаз, а у некоторых имеется только он один. Антеннулы обычно короткие, тонкие, одноветвистые, с пучком терминальных коротких щетинок, выполняющих сенсорные функции. У самцов некоторых форм видоизменены. Антенны мощные, двуветвистые. Это главные конечности, отвечающие за движение рачков. Мандибулы без пальп. Максиллулы маленькие, просто устроены. Максиллы, как правило, отсутствуют, а в тех случаях, когда имеются, — рудиментарны. Торакс и абдомен отделены друг от друга очень нечетко. Количество сегментов абдомена варьируется у разных видов. Они очень слабо различимы и несут 4–6 пар конечностей, обычно имеющих листовидное строение. У хищных форм могут быть модифицирова-

ны для захвата добычи. Тельсон обычно не отграничен от абдомена. Как правило, он образует фурку с когтеобразными ветвями. Постабдомен вместе с тельсоном и фуркой у большинства ветвистоусых раков выполняет функцию очистки (с помощью специальных щетинок) конечностей и внутренней поверхности карапакса. У донных форм служит для перемещения рачка. У некоторых форм он видоизменен в длинный каудальный отросток.

Половые протоки открываются латерально в «торакальной» части туловища. Кроме антеннул, которые иногда видоизменены у самцов для удержания самки, половой диморфизм может быть выражен в модификациях переднего выступа головы — рострума.

Подавляющее большинство видов демонстрируют партеногенез или гетерогонию. Есть некоторое количество чисто амфимиктических видов. У большинства видов существует забота о потомстве, которая выражается в вынашивании яиц и развивающихся в них эмбрионов в выводковой сумке. Развитие, как правило, прямое. У *Leptodora* из сумки выходят метанауплии.

В ископаемом состоянии известны в основном с Олигоцена, но самые ранние представители — с Перми. В современной фауне примерно 450 видов, имеющих длину тела 0,2–6 мм, *Leptodora kindtii* достигает длины 18 мм. Самцы всегда заметно меньше самок.

Покровы тонкие и полупрозрачные. Кутикула карапакса очень сильно варьируется по своему строению, но рисунок ее поверхности часто видоспецифичен. Он образован полигональными, продольными или диагональными бороздками, которые придают жесткость необызвествленному интегументу ветвистоусых ракообразных.

Нервная система, несмотря на значительное укорочение тела, сохраняет примитивность строения: ганглии брюшной нервной цепочки хорошо отделены друг от друга. Лишь у таких форм, как *Leptodora* или у Polyphemoidea, у которых торакоподы очень тесно сближены, сливаются и соответствующие им ганглии. В качестве органов чувств функционируют специальные щетинки, разбросанные по всему телу, особенно на антеннах. Длинные рулевые щетинки на абдомене могут воспринимать характеристики потока воды, в котором находится животное. Органы зрения по своему строению вариабельны. Так, у некоторых ветвистоусых науплиальный глаз по своим размерам не уступает непарному сложному глазу, а у *Monospilus* это единственный орган зрения. У Moinidae, напротив, науплиальный глаз почти всегда отсутствует, а у хищных он исчезает полностью. Сложный глаз, образованный из слияния двух глаз, всегда лежит в замкнутой глазной камере, заполненной гемолимфой. У *Daphnia pulex* сложный глаз содержит 22 омматидия и имеет обзор в вертикальной плоскости 150°, а в горизонтальной — 60°. Величина глаза заметно больше у хищных видов. Так, у *Leptodora* количество омматидиев в глазу достигает 500.

Пищеварительная система тянется вдоль всей длины тела. У некоторых форм задние отделы кишечника представляют собой простую или (редко) сдвоенную петлю. Эктодермальная передняя кишка очень короткая, лишь у *Leptodora* она достигает абдомена. Передний конец средней кишки у некоторых групп образует пару маленьких слепых отростков («печеночные рога»). Короткая задняя кишка открывается наружу на постабдомене дорсально между ветвями фурки.

Кровеносная система иногда состоит только из сердца, которое, как правило, имеет мешковидную форму и снабжено лишь парой остий. Очень редко вперед от сердца отходит очень короткая аорта. Обычно сосуды полностью отсутствуют. Дыхание осуществляется с помощью эпиподитов торакопод, а также благодаря диффузии газов через покровы тела.

Экскреция во взрослом состоянии осуществляется через максиллярные железы. Они состоят из целомического мешка и сильно извитого нефридиального канала, ко-

торый лежит между внутренней и внешней стенками карапакса. У метанауплиусов *Leptodora* функционируют антеннальные железы, которые в процессе личиночного развития дегенерируют и заменяются максиллярными железами.

Репродуктивная система представлена парными трубками. Яичники тянутся сбоку от кишечника почти через весь торакс и частично заходят в абдомен. Короткие овидукты открываются дорсально в пространство между спинной стороной туловища и карапаксом. Оно служит выводковой сумкой. У *Leptodora* гонопоры обоих полов открываются на третьем сегменте абдомена. Расположение в теле рачков семенников аналогично. Их выводные протоки открываются у Sidoidea и Polyphemoidea позади последней пары торакопод, а у Chydoroidea — в пределах фуркальной вилки (реже на дорсальной стороне). В очень немногих случаях у самцов ветвистоусых раков обнаруживается парный совокупительный орган (пенис).

Все Cladocera раздельнополы. Все виды откладывают яйца двух разновидностей. Это связано с тем, что в их жизненном цикле, так же как у трематод и коловраток, наблюдается гетерогония, то есть смена генераций двух типов: партеногенетических и амфимиктических. В умеренных широтах из покоящихся яиц (способных перезимовывать и переносить высыхание) весной выходят исключительно самки, которые откладывают неоплодотворенные яйца, образовавшиеся из ооцитов, не претерпевавших мейоза. Этот процесс может продолжаться в течение достаточно длительного времени. При наступлении неблагоприятных условий (понижение температуры, высыхание водоема, истощение кормовой базы) в популяции у некоторых самок в потомстве появляются диплоидные яйца, из которых выходят самцы. После их появления самки начинают производить гаплоидные яйца, которые и оплодотворяются самцами. У этих оплодотворенных яиц значительно более толстая яйцевая оболочка, они несут большее количество желтка и они более интенсивно окрашены, чем амиктические яйца. У некоторых Cladocera они выметываются в воду, как и амиктические яйца (*Leptodora*, Sidoida, Polyphemoidea), у других покоящиеся яйца, находящиеся в выводковой сумке, откладываются в воду во время очередной линьки вместе со сбрасываемым панцирем, который и служит им защитой (Chydoroidea). Наконец, у Daphnidae покоящиеся яйца заключены в специальную защитную оболочку седловидной формы — эфиппиум. Они очень хорошо отличимы от амиктических яиц и фактурой оболочки, и своеобразной формой. После откладки покоящихся яиц цикл замыкается.

Для ветвистоусых рачков из рода *Daphnia* — одного из самых распространенных обитателей пресноводных водоемов — характерно явление, уже описанное выше для планктонных коловраток из рода *Keratella* — цикломорфоз. Основная причина цикломорфоза в обоих случаях одна и та же: сохранение неизменной плавучести при изменениях плотности воды в результате сезонных колебаний температуры. Плавучесть регулируется изменениями площади поверхности тела. При увеличении плотности воды она уменьшается, а при уменьшении — напротив, увеличивается. У дафний это сопровождается образованием так называемого шлема — выроста переднего конца тела.

В отличие от коловраток, у которых форма тела закладывается уже в яйце и не меняется в течение короткой жизни данной генерации, у дафний, яйца которых, например, начали развитие в выводковой сумке матери при температуре 24,5 °С, при вылуплении будут иметь хорошо развитый шлем. Однако если при их жизни температура, например, упадет до 7,5 °С, то в процессе онтогенеза форма тела будет меняться от линьки к линьке и по достижении половозрелости рачок утратит шлем.

Подавляющее большинство ветвистоусых раков — обитатели пресных вод. Они заселяют практически все их типы — стоячие и текучие воды. Большинство видов живут в маленьких водоемах или в прибрежных участках озер и прудов, где ведут преимущественно донный образ жизни на грунте или водной растительности.

Небольшое количество видов обитают в грунтовых водах, а отдельные виды — во влажных мхах. Наконец, в тропических дождевых лесах встречаются виды, обитающие даже до высоты 5 м над уровнем почвы этих лесов. В пелагиали озер и больших прудов обитает сравнительно небольшое количество видов из родов *Leptodora, Diaphanosoma, Holopedium, Bosmina, Daphnia, Ceriodaphnia, Bythotrephis*. Восемь видов облигатно встречаются в море. Среди них фильтратор *Penilia avirostris* и семь видов из хищных родов *Podon* и *Evadne* (Polyphemoidea). Это преимущественно прибрежные формы, хотя есть среди них и океанические виды.

Некоторые ветвистоусые раки приобрели неожиданно важное значение в сообществах различных регионов на фоне усилившихся в последние десятилетия процессов миграций гидробионтов, приобретших планетарное значение. Очень показательна в этом отношении судьба крупной хищной кладоцеры *Cercopagis pingoi*, достигающей размеров 2,5 мм. Этот вид относится к сравнительно небольшому семейству Cercopagidae, которое объединяет два рода: *Cercopagis* и *Bythotrephes*. Род *Cercopagis* — автохтон Каспийского моря, то есть возник когда-то в водоеме, который существовал на месте нынешнего Каспийского моря. И сейчас все восемь видов этого рода обитают здесь и, кроме упомянутого *C. pingoi*, за пределами Каспия не встречаются.

Характерной чертой *C. pingoi* может служить очень длинный хвостовой придаток. Этот вид благодаря своей эвригалинности (он может обитать при солености 0–14‰) уже достаточно давно был известен из Азовского моря, лиманов Дуная, Днепра и Буга. Он встречается в озерах Болгарии, а с 1987 года известно, что он заселил Цимлянское и Каховское водохранилища. Напротив, в 1980 году он исчез из фауны Аральского моря, что оказалось связано с повышением солености в этом водоеме.

В июне 1992 года *C. pingoi* был впервые обнаружен в эстонских прибрежных водах в северо-восточной части Рижского залива и в Пярнусской бухте. Предполагается, что он проник в бассейн Балтийского моря из Понто-Каспийского бассейна с балластными водами грузовых судов и в течение нескольких лет распространился по всей северной Балтике. В августе 1998 года *C. pingoi* был обнаружен в планктоне озера Онтарио (Великие озера, США).

В некоторые сезоны года суммарная биомасса этого рачка может составлять 12% всей биомассы зоопланктона и 72% биомассы всех хищных кладоцер. А численность его в Вислинском заливе достигала 6 тыс. экз. в кубическом метре воды. Это сказалось не только на структуре сообщества зоопланктона, но, как предполагают специалисты, и на кормовой базе ряда пелагических промысловых рыб этого залива, которые не могут употреблять *C. pingoi* в пищу из-за очень сильно развитого хвостового придатка. И — курьезное дополнение ко всему выше сказанному — в периоды его высокой численности *C. pingoi* серьезно затруднял работу рыбаков, так как из-за своего длинного хвостового придатка огромные количества рачков забивали сети, образуя что-то вроде «пасты» из сцепившихся рачков.

В современной фауне Cladocera представлены двумя надотрядами, в состав которых входят всего 11 семейств с 65 родами.

В надотряд Haplopoda входит единственное семейство Leptodoridae. Наиболее известный представитель — *Leptodora kindtii*, самки которой достигают 18 мм, а самцы — 9 мм. Это совершенно прозрачные рачки, при жизни очень трудно рассматримые. Обитают в умеренной зоне северного полушария, предпочитая озера и крупные рыбоводные пруды.

В подотряд Eucladocera входят надсемейство Sidoidea с семействами Sididae и Holopedidae, надсемейство Chydoroidea с семействами Macrothricidae, Bosminidae, Chydoridae, Moinidae и Daphnidae, а также надсемейство Polyphemoidea с тремя семействами: Polyphemidae, Podonidae и Cercopagidae.

□ Класс Ostracoda (рис. 22)

Класс Ostracoda — ракушковых рачков — включает два современных подкласса Myodocopa и Podocopa. В ископаемом состоянии известны с Кембрия. Описано около 12 000 ископаемых видов. В современной фауне присутствуют около 4200 видов. Длина тела от 0,1 мм до 34 мм (*Gigantocypris agassizii*). Преобладающие размеры 0,5–2,0 мм. Один ископаемый вид из верхнего Силура достигал длины 100 мм.

Тело рачка (голова, туловище и большая часть придатков) полностью скрыто под плеврами карапакса, образующими две боковые створки, которые заключают в себе тело рачка как в футляр. Благодаря этому тагмозис не выражен. Карапакс представляет собой разрастание покровов головного отдела. Он изогнут вдоль спинной стороны, образуя створки наподобие двустворчатой раковины. Линий роста на них не образуется, так как кутикула раковины полностью обновляется после каждой линьки. Правая и левая створки никогда полностью не симметричны, на спинной стороне скреплены между собой лишь благодаря эластичной хитиновой перепонке — лигаменту. Между собой створки раковины соединены с помощью мускула-замыкателя, располагающегося ближе к вентральному краю створок на уровне максиллулы. Створки состоят из двух пластинок — внешней и внутренней и обычно довольно сильно обызвествлены снаружи, тогда как внутренняя пластинка створок обызвествлена лишь у ее нижнего края. Между пластинками имеется узкое пространство, которое имеет связь с миксоцелем туловища и фактически представляет собой его часть. Здесь могут помещаться гонады или железа средней кишки. Поверхность створки очень редко гладкая. Как правило она скульптурирована в той или иной степени, покрыта морщинами, бороздками, бугорками, несет длинные щетинки. Ее краевая зона может быть пронизана порами, в которых помещаются элементы нервной системы, железистые клетки. Форма раковины, степень ее обызвествления и особенности скульптурирования, как и тонкие особенности замыкателей, краевой зоны и мышечных полей, чрезвычайно важны. На этом строятся основные признаки, по которым различают ископаемых остракод. Показано, что все эти признаки довольно тесно связаны с образом жизни этих ракообразных

Глаза обычно имеются; чаще всего это единственный науплиальный глаз, но иногда имеются сложные сидячие глаза. Антеннулы одноветвистые; эндоподит состоит из 5–8 члеников (включая два членика протоподита). Иногда антеннулы демонстрируют половой диморфизм. Антенны двуветвистые, иногда также отличаются по своему строению у разных полов. Мандибулы двуветвистые; эндоподит в виде пальпа, имеется гнатобаза (жевательная поверхность). Максиллулы хорошо развиты и очень вариабельны по своему строению. Максиллы и максиллипеды отсутствуют. Имеются 1–3 пары обычно двуветвистых торакопод, которые сильно варьируются по своему строению в зависимости от их специализации у разных групп остракод. Абдоминальные придатки отсутствуют. Тельсон не отграничен от абдомена, с каудальными ветвями. В разных группах остракод заметно отличается по строению и по форме. Сегментация тела определяется парными придатками.

Покровы туловища представляют собой тонкую и гибкую хитиновую кутикулу, покрытую большим количеством выростов. Они служат для прикрепления мускулатуры. Особенности расположения этих выростов могут как бы маркировать особенности членения тела.

Из-за укорочения тела и очень широкого круга функций, выполняемых отдельными пучками мышц, связанными с соответствующими члениками, мускулатура сильно расчленена. Особое значение имеет мускул-замыкатель, который, как уже упоминалось, пересекает тело поперек в сегменте максиллул и соединяет створки раковины.

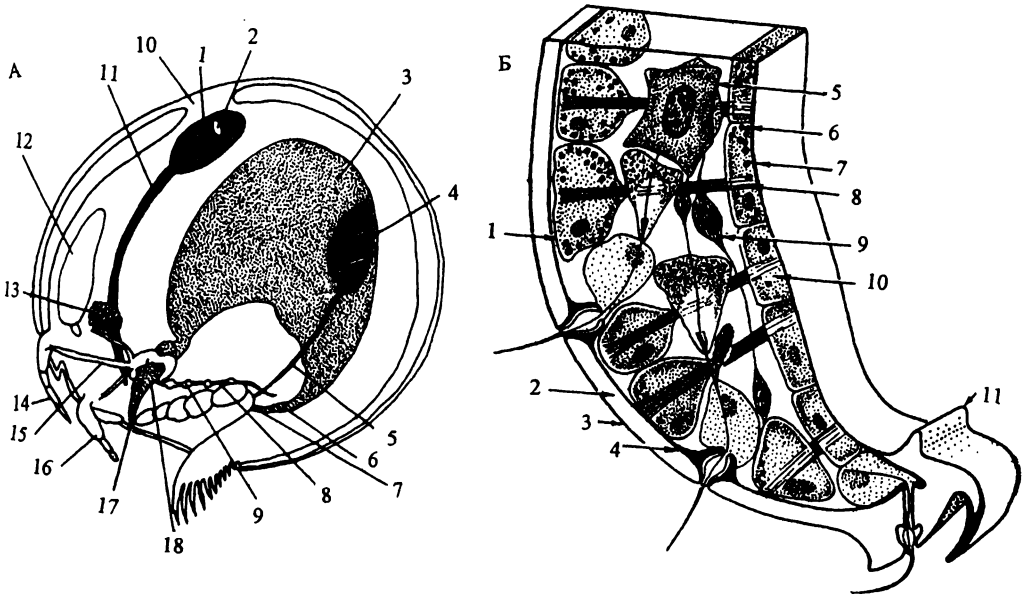


Рис. 22. Класс Ostracoda:
А – схема внутреннего строения остракода (McLaughlin, 1980): *1* – сердце; *2* – остия; *3* – средняя кишка; *4* – семенник; *5* – семяпровод; *6* – задняя кишка; *7* – анальное отверстие; *8* – вентральная нервная цепочка; *9* – ганглий вентральной нервной цепочки; *10* – место сочленения створок; *11* – передняя аорта; *12* – науплиальный глаз; *13* – фасеточный глаз; *14* – антеннула; *15* – антеннулярный нерв; *16* – мандибула; *17* – надглоточный ганглий; *18* – пищевод (эзофагус); Б – строение стенки раковины (Заренков, 1982): *1* – эпидермальная клетка наружного слоя; *2* – известковый слой; *3* – наружная кутикула; *4* – внутренняя кутикула известкового слоя; *5* – субдермальная клетка; *6* – гранулы пигмента; *7* – кутикула; *8* – опорные фибриллы; *9* – нервная клетка; *10* – эпидермальная клетка внутреннего слоя; *11* – дупликатура

Нервная система представлена довольно крупным надглоточным ганглием, причем тритоцеребрум иногда может находиться на глоточном коннективе. Короткая брюшная нервная цепочка сливается в более или менее однородное подглоточное нервное скопление.

Среди органов чувств прежде всего выделяются осязательные и хемосенсорные щетинки на антеннах, на различных члениках тела и ротовых придатках, а также органы зрения. Сложные (боковые) глаза имеются лишь у Myodocopa. Они состоят из небольшого (4–50) числа омматидиев. У самцов развиты лучше. Примитивные науплиальные (медиальные) глаза, состоящие из трех пигментных бокалов, имеются как у Myodocopa, так и у Podocopa. Они могут иметь линзу, но таковая может и отсутствовать.

Пищеварительная система начинается щелевидной ротовой полостью (атриум), расположенной между вертикальной, бросающейся в глаза из-за своих размеров, верхней губой (со слюнной железой) и нижней губой. Эктодермальный эзофагус может нести на его поверхности выросты и зубцы, образуя жевательный желудок. Средняя кишка часто подразделена на две части. Парный цекум (печеночный вырост) открывается в ее переднюю часть. У многих Cypridіdae они лежат в пространстве между внешней и внутренней поверхностями створок раковины. Короткая эктодермальная задняя кишка открывается под или над фуркой.

Кровеносная система в виде сердца и перикардия имеется только у Myodocopa и Halocyprida. Их сердце имеет пару остий для притекающей к нему гемолимфы,

вперед отходит довольно хорошо развитая аорта, вентрально имеются два отверстия, благодаря которым кровь омывает кишечник. У всех прочих остракод отсутствуют и сосуды, и сердце, а гемолимфа циркулирует в их полости тела.

Специальные дыхательные органы (жабры) отсутствуют. Газообмен осуществляется через поверхность тела и внутренние поверхности створок раковины.

Органами экскреции служат или антеннальные, или максиллярные железы. Первые функционируют у Myodocopa, а вторые — у Podocopa. Правда, у Podocopa они работают в качестве провизорных органов, а затем редуцируются

Гонады как правило парные. Половые протоки открываются впереди каудальной фурки, где обычно имеется генитальная лопасть. Самки обычно имеют семяприемник, а у самцов часто имеется совокупительный орган. Кроме указанных выше придатков, карапакс тоже может иметь признаки полового диморфизма. Раздельнополые. Иногда встречается партеногенез.

Науплиус остракод отличается от такового других ракообразных. Он полностью заключен в двустворчатую раковинку и имеет одноветвистые конечности. Науплиус ведет донный образ жизни, ползая по субстрату с помощью антенн и мандибул.

Длительность жизни остракод очень различна. Многие пресноводные обитатели имеют только летние формы, дающие с первых дней ранней весны 2–3 генерации, а осенью откладывающие покоящиеся яйца. Так называемые долгоживущие формы встречаются круглый год, но длительность индивидуальной жизни у них, вероятно, не превышает 2–3 месяцев. Среди морских видов встречаются живущие 2–3 года и до четырех лет

Среди остракод встречаются донные и планктонные виды, потенциально способны обитать в водоемах всех типов, как морских, так и пресноводных, включая сернистые источники, пруды со стоячей водой, болота, текучие воды, солоноватоводные лагуны, эстуарии, отливные лужи, континентальные моря и океанические воды. Два вида (*Mesocypris terrestris* из Африки и *M. andax* из Новой Зеландии) ведут сухопутный образ жизни в опавшей листве и влажных мхах. Створки их раковины покрыты щетинками, удерживающими влагу и препятствующими высыханию. Группа видов является комменсалами пресноводных изопод, речных раков и крабов.

В состав подкласса Palaeocopida входят преимущественно палеозойские виды. Небольшое число видов известно из Триаса. Недавно были обнаружены три современные вида этого подкласса, которые отнесены к семейству Punciidae. Они обитают недалеко от Новой Зеландии на глубинах 150–200 м.

В состав подкласса Myodocopa входят три отряда с шестью семействами. В состав подкласса Podocopa входят три отряда с шестью семействами, в том числе семейство Cyprididae с 1500 современными видами. Это наиболее обычные представители остракод в пресных и в солоноватоводных водоемах, а также в море.

☐ Класс Mystacocarida (рис. 23)

В эту маленькую группу входят девять видов и три подвида — мелкие рачки с длиной тела 0,525–1,01 мм.

Тело подразделяется на три тагмы: голова, торакс и абдомен, или же, точнее, на голову, отдел (сомит) максиллипед и торакоабдомен. Голова состоит из пяти члеников, сомит максиллипед включает в себя один членик, а торакоабдомен — девять, считая и тельсон. Карапакс отсутствует. На дорсальной стороне головы четыре глазка, как правило, с линзами, но обычно без пигмента. Антеннулы одноветвистые, иногда терминально вооружены чувствительными щетинками (эстетасками). Главная функция антеннул — сенсорная, но они используются также в качестве локомоторных органов. Антенны и мандибулы довольно сходны по строению, двуветвистые, используются в качестве локомоторных органов, а также для сбора пищи. Максиллулы одноветвисты

и тоже используются для передвижения и сбора пищи. Максиллы одноветвисты, лишены экзоподита. На базальных члениках есть шипики для перетирания пищи, то есть гнатобаза. Имеется единственная пара обычно двуветвистых максиллипед. У одного из видов экзоподит отсутствует. За максиллипедами следуют четыре пары торакопод. Они сильно редуцированы, маленькие, одноветвистые и состоят каждая из одного членика. Функции торакопод не выяснены. Абдоминальные придатки отсутствуют. Тельсон имеет фурку с когтеобразными каудальными ветвями. Они используются животным для очистки тела, а также в качестве рычага при передвижении.

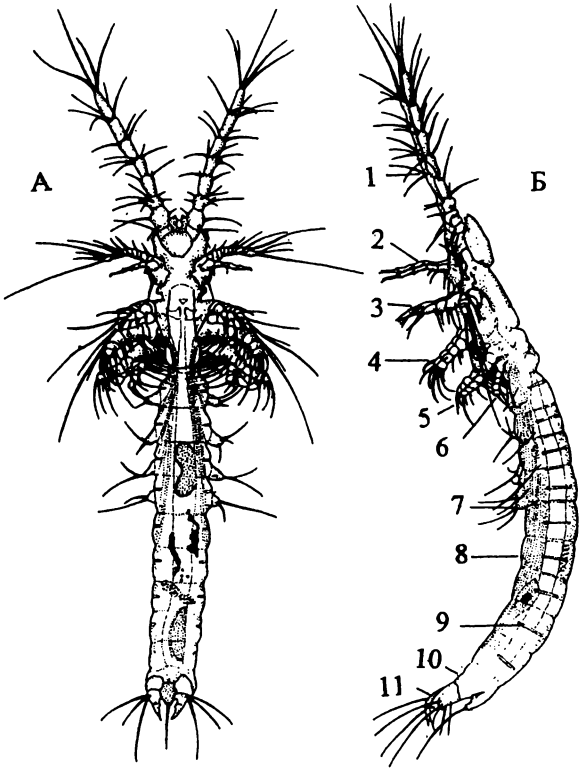


Рис. 23. Класс Mystacocarida. Derocheilicaris typica. Длина около 0,4 мм:
А — вид с вентральной стороны; Б — вид сбоку (Gruner, 1993): *1* — антеннула; *2* — антенна; *3* — мандибулы; *4* — максиллула; *5* — максилла; *6* — максиллипеда; *7* — 5-я пара торакопод; *8* — 1-й сегмент абдомена; *9* — зазубренная бороздка; *10* — тельсон; *11* — фурка

Покровы очень нежные и не пигментированные. В каждом сегменте позади зазубренных боковых бороздок лежат хорошо иннервируемые железистые клетки, выделяющие во внешнюю среду секрет, который, вероятно, служит для очистки кутикулы, уничтожения бактерий или защиты от них.

Нервная система производит впечатление очень мало специализированной, сохранившей много черт примитивности в ее строении. В каждом сегменте (за исключением двух последних) лежит по паре слившихся между собой ганглиев. Ганглии ротовых конечностей также хорошо отделены друг от друга их коннективами, отсутствует подглоточное ганлиозное скопление. Дейто- и тритоцеребрум лежат на довольно большом расстоянии друг от друга. Органы чувств в виде чувствительных щетинок и эстетаск антеннул, ротовых конечностей и фурки.

Пищеварительная система в виде прямой кишечной трубки, без слепых выростов (цекумов). Богатая железистыми клетками средняя кишка отличается от переднего, более узкого отдела. Анальное отверстие открывается между основанием фуркальных ветвей и прикрыто дорсально выступом тельсона. В крупной губе лежит пара желез, секрет которых, вероятно, обволакивает слизью и склеивает захватываемые пищевые частицы.

Мистакокариды раздельнополы. Гонопоры открываются на вентральной поверхности третьего сегмента торакоабдомена. Четвертый, а и иногда и третий придатки могут иметь признаки полового диморфизма.

Мистакокариды — обитатели интерстициали, то есть мельчайших промежутков и капилляров в грунте, преимущественно песчаном. Яйца откладываются поодиночке

с перерывами до двух часов. Оплодотворение внешнее. У большинства видов личинка — науплиус, претерпевающий потом до десяти линек, а у *Derocheilocaris remanei* из яйца выходит метанауплиус длиной 0,26 мм с полностью сформированной головой, тремя туловищными сегментами. На голове полностью развиты антеннулы, антенны и мандибулы и есть зачатки максиллул и максилл. Полное развитие от яйца до взрослого состояния у этого вида длится 2–3 месяца, а у других видов — 8–12 месяцев.

Класс Mystacocarida содержит единственное семейство Deirochelocaridae. В него входит вид *Ctenocheilocaris galvarini* длиной 0,5 мм. Обитает на побережье Чили. Еще два вида рода известны из Бразилии. Предствители второго рода — *Derocheilocaris* с восемью видами — известны с восточного побережья Северной Америки, от Бискайского залива до Южной Африки, в Средиземном море.

☐ Класс Copepoda

Представители класса Copepoda — одни из самых многочисленных обитателей морской пелагиали и пресных вод.

Тагмозис этих ракообразных несколько отличен от рассмотренных ранее. Их тело подразделяется на цефалосому (рис. 24), метасому и уросому, или просому (цефалосому + метасома) и уросому. Цефалосома представляет собой слившиеся голову с ее пятью сегментами и один или два торакальных сомита (несущих максиллипеды). Метасома — это торакс, в основном состоящий из пяти или четырех (может варьироваться от двух до пяти сомитов). Уросома — это пятисегментный или меньше абдомен, включающий генитальный и анальный сомиты. Тельсон отсутствует, а анальный сомит несет фуркальные (или каудальные) ветви.

Карапакс отсутствует. Имеется головной щит, который может образовывать выступающий вперед рострум. Как правило, имеется единственный науплиальный глаз. У некоторых видов он отсутствует. Антеннулы одноветвистые. Они мощно развиты у свободноплавающих форм, поскольку служат главным локомоторным органом. Именно им Copepoda обязаны своим названием «веслоногие» раки. У целого ряда специализированных групп копепод антеннулы заметно редуцированы, а у самцов они часто лучше развиты и видоизменены в качестве органа, помогающего удерживать самку во время копуляции. Антенны одно- или двуветвистые, у некоторых форм видоизменены в виде хватательных придатков. Иногда отсутствуют. Мандибулы, как правило, хорошо развиты и по строению широко варьируются в зависимости от особенностей трофической адаптации вида: от полного исчезновения до развития стилетообразного колющего органа у сосущих форм. Максиллулы обычно двуветвистые, иногда видоизменены в виде хватательного органа. У некоторых форм редуцированы или полностью исчезают. Максиллы одноветвистые, иногда редуцированы вплоть до полного исчезновения. Имеется одна или две пары одноветвистых максиллипед, также приобретающих у ряда видов хватательную форму, или редуцирующихся в различной степени. Метасома несет четыре или пять пар торакопод. Пятая пара часто видоизменена, рудиментарна или исчезает. Абдоминальные придатки отсутствуют так же, как и тельсон. Имеется анальный сомит с каудальными ветвями.

Представители класса характеризуются чрезвычайно сильным разнообразием, что отразилось и в макросистематике класса. Его подразделяют на восемь отрядов. Среди них четыре включают в себя очень своеобразные формы, которые ведут паразитический образ жизни хотя бы часть своего жизненного цикла. Это отряды Notodelphyoida, Monstrilloida, Siphonostomatoida и Poecilostomatoida. Некоторое количество паразитических форм имеется в отрядах Cyclopoida и Harpacticoida. Представители отрядов Calanoida и Misophrioida все ведут свободноживущий образ жизни, хотя среди них есть хищные кровососущие виды, находящиеся в пограничной зоне между образом жизни свободноживущих и эктопаразитических форм.

Анатомия копепод ниже приводится на примере представителей наиболее изученных отрядов Calanoida и Cyclopoida.

Покровы представлены тонкой и, как правило, гладкой кутикулой без следов обызвествления. У некоторых форм образуется эндоскелет в виде внутренних складок кутикулы, к которым крепятся мышцы конечностей цефалоторакса и плавательных ног. Нервная система расчленена незначительно, хотя надглоточные ганглии, брюшная нервная цепочка и толстый глоточный коннектив вполне различимы. От последнего торакомера тянутся длинные нервные волокна до фуркальных ветвей. У некоторых паразитических форм слияние отдельных элементов центральной нервной системы достигает такого уровня, что остается только нервное кольцо вокруг эзофагуса, от которого отходят боковые нервы. Среди органов чувств различают эстетаски (хеморецепторы) и пучки щетинок (механорецепторы), которые, прежде всего, локализованы на антеннулах. Органы зрения, когда имеются, представлены двумя глазами, лежащими вплотную друг к другу, или единственным науплиальным глазом, который относительно невелик и предназначен прежде всего для восприятия степени освещенности. У некоторых представителей семейства Corycaeidae и Sapphirinidae (Calanoida) глаза имеют усложненное строение, представляя собой типичные пигментные бокалы увеличенных размеров. Так, у *Copilia* оба глазка лежат по отдельности, смещенные к боковым сторонам карапакса. Они имеют так называемую переднюю и маленькую заднюю линзы. Последняя находится в сужении конического тела глазка. Она связана с лежащей позади нее ярко окрашенной в оранжево-красный цвет структурой, в которой лежат четыре ретинальные клетки, окруженные пигментом.

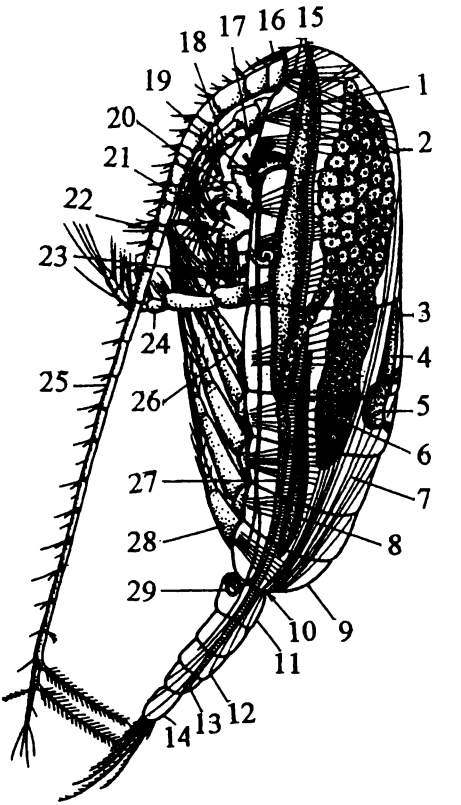


Рис. 24. Класс Copepoda (Gruner, 1993); строение тела на примере самки из рода *Calanus*:
1 — цекум — передний слепой отросток средней кишки; *2* — головогрудь; *3* — торакомер 2; *4* — аорта; *5* — сердце; *6* — яичник; *7* — мускулатура; *8* — мешок с капельным жиром; *9* — торакомер 6; *10* — сочленение между тораксом и абдоменом; *11* — слившиеся вместе 1 и 2-й сегменты абдомена; *12* — 4-й сегмент абдомена; *13* — тельсон; *14* — фурка; *15* — науплиальный глаз; *16* — рострум; *17* — губа (лабрум); *18* — антенна; *19* — ротовое отверстие; *20* — мандибула; *21* — максиллула; *22* — максиллярная железа; *23* — максилла; *24* — максиллипеда; *25* — антеннула; *26* — торакопод 2; *27* — овидукт; *28* — торакопод 6; *29* — семяприемник

Пищеварительная система состоит из эзофагуса, изгибающегося под прямым углом, длинной прямой средней кишки, тянущейся горизонтально вдоль всей длины тела от головы до абдомена, и короткой задней кишки, открывающейся у основания анальной пластинки анусом. Специальные пищеварительные железы средней кишки отсутствуют, иногда имеется ее непарный выступ, идущий вперед (цекум). У некоторых паразитических форм кишечник может разветвляться. Над кишечником лежит жировое тело, у представителей рода *Calanus* образующее так называемый жировой

мешок — энергетический запас, который позволяет им переживать зимнее время умеренных широт на больших глубинах.

Эпителий средней кишки состоит из разнообразных клеток с разными типами секреции, которые также способны выделять в просвет кишечника экскреты и отвечают за осморегуляцию. Состав клеток кишечного эпителия у растительноядных и хищных форм заметно различается.

Кровеносная система сильно редуцирована, как и у прочих мелких форм. Короткое сердце имеется лишь у Calanoida и Misophrioida. Оно лежит дорсально в мезосоме (тораксе), окруженное относительно большим перикардиальным синусом, который занимает все дорсальное пространство торакомеров. У всех остальных копепод сердце отсутствует, и циркуляция лимфы осуществляется лишь благодаря перистальтике кишечника и общим движениям тела и его сегментов. У каланид мешковидное сердце специальным клапаном открывается впереди в аорту, кровь из которой изливается в головной синус. В сердце она попадает через лежащий на заднем конце сердца непарный остий (у *Calanus finmarchicus* имеются латеральные парные остии). Специальные дыхательные органы отсутствуют полностью. Дыхание осуществляется через тонкую кутикулу поверхности тела и конечностей. Дыхательные придатки на конце тела имеются лишь у паразитов рыб, глубоко погружающихся под поверхность тела хозяев.

В качестве экскреторного органа функционирует максиллярная железа. Она появляется еще в личиночный период жизни, когда еще развита антеннальная железа, остатки которой иногда различимы у взрослых особей. Лишь у Misophrioida антеннальная железа продолжает функционировать и у взрослых особей, а максиллярная так и не развивается.

У большого числа видов Misophrioida имеются специальные светящиеся органы. Это, как правило, голопелагические виды, совершающие ежедневные вертикальные миграции. Они обычно живут в условиях слабой освещенности.

Гонопора (или гонопоры) самок открываются на вентральной поверхности генитального сомита, который образован слившимися между собой первым и вторым абдоминальными сегментами. То же самое наблюдается у самцов. Самки часто имеют один или два семяприемника. Пятая пара торакопод самца обычно видоизменена в виде копуляторного органа.

Гонады лежат дорсально примерно на уровне второго торакомера и у свободноживущих форм, как правило, непарные, а у паразитических — парные. От яичника отходят парные овидукты с дивертикулами. В дистальных концах яйцеводов лежат железы, обволакивающие яйца во время их откладки и образующие яйцевой мешок. Овидукты открываются в эктодермальный атриум, по бокам которого лежат парные (или непарные — у паразитов) семяприемники. Гонопор у Calanoida и многих Harpacticoida непарный, из-за чего у них может образовываться непарный яйцевой мешок. У некоторых копепод к половому отверстию прикрепляется сперматофор, спермии из которого поступают в семяприемники. Он может вмещать столько семени, что после единственного спаривания будет обеспечено оплодотворение откладываемых яиц в течение длительного времени.

Копеподы раздельнополы. Личиночное развитие с метаморфозом. Яйца вынашиваются в яйцевых мешках или выметываются в воду. Обычная схема развития: шесть ауплиальных стадий → пять копеподитных стадий → взрослая особь.

В ископаемом состоянии известны с Мелового периода. Датировка возникновения копепод установлена благодаря обнаружению паразитического рачка *Kabatarina pattersoni* в жаберной полости ископаемых рыб из настоящих костных рыб (Teleostei) формации Сантана в Бразилии.

В состав класса входят около 8500 видов, подавляющее большинство которых имеют размеры тела 0,5–2,0 мм, хотя общий диапазон длины тела их значительно

шире — от 0,1 до 17 мм у свободноживущих (*Bathycalanus sverdrupi*) и до 320 мм у крупнейшего паразитического рака из классаа Copepoda (*Penella balaenoptera*, эктопаразит китов) (рис. 25).

□ Свободноживущие Copepoda

• Отряд Calanoida (рис. 25 А)

Антеннулы состоят из 16–26 члеников, одна из антеннул может быть модифицирована. Антенны двуветвистые. Мандибулы двуветвистые, с жевательным придатком. Максиллулы двуветвистые, максиллы одноветвистые и часто видоизменены. Максиллипеды одноветвистые. Тело сгибается между шестым торакальным сомитом и абдоменом.

По современным данным в состав отряда входят около 2000 видов, распределённых в 37 семействах, сгруппированных в 11 надсемейств. Среди них имеется около 700 пресноводных видов. Это свободноживущие организмы, ведущие, как правило, планктонный образ жизни. Лишь очень ограниченное количество наименее специализированных хищных форм остаются обитателями дна. Хотя существует предположение, что наименее специализированной формой добывания пищи у них — безвыборочная фильтрация воды. Представители отряда заселяют толщу всех океанов от поверхности до глубины 7000 м.

Это животные, как правило, парящие в воде благодаря широко раскинутым антеннулам и фуркам. И те и другие у некоторых видов несут очень многочисленные оперенные щетинки, увеличивающие суммарную поверхность тела рачка, что и приводит к эффекту парашютирования. Передвигаются рачки резкими «прыжками», производимыми с помощью четырех пар ног торакса и абдомена. В спокойном состоянии ноги вытянуты вперед и прижаты к телу. Сильный удар «веслами» назад осуществляется не одновременносо всеми ногами, а в последовательности: четвертая, третья, вторая, первая пара ног, то есть метахронально. Во время обратного движения ноги плотно прижаты друг к другу. При таком способе передвижения рачки обращены спиною к низу, но не горизонтально, а под некоторым углом. Они могут развивать скорость 13–20 см в секунду. Это помогает избегать хищников и совершать достаточно длительные миграции. Наблюдаются суточные и сезонные миграции калянид. В северной части Атлантического океана диапазон вертикальных миграций *Calanus finmarchicus* составляет 300–500 м со скоростью 10–30 см или 50–150 длин тела в минуту. Протяженность сезонных миграций иногда захватывает 3–4 тысячи метров по вертикали.

Медленное, плавное движение достигается благодаря быстрому (до 3000 в минуту) вращению ротовых конечностей. Скорость его в таких случаях не превышает 0,1–2 см в секунду. Эти движения конечностей, одновременно создавая ток воды ко рту, обеспечивают питание рачков.

Ротовые конечности расположены так, что образуют две камеры — насасывательная и фильтрационная. В различных группах калянид их строение заметно варьируется в зависимости от конкретного способа добывания пищи разными формами. Наблюдаются все переходы от безвыборочной фильтрации до хищничества.

Установлено, что, в зависимости от трофности района, рачки могут облавливать от 600–250 в низкопродуктивных водоемах до 150–25 — в эвтрофных — миллилитров воды на 1 мг сырой массы съеденной пищи в сутки. *Eurytemora hirundoides* в период массового развития водоросли *Nitzschia closterium* может поедать до 120 000 экземпляров этих диатомовых в день. Это составляет почти половину массы тела рачка. Рачок часто не может полностью усваивать съеденные водоросли, но все равно продолжает их заглатывать. Хищные глубоководные *Pareuchaeta* неподвижно висят в воде, расставив в стороны свои удлиненные максиллипеды, образующие нечто вроде капкана. Как только между ними оказывается жертва, капкан захлопывается. Такой способ

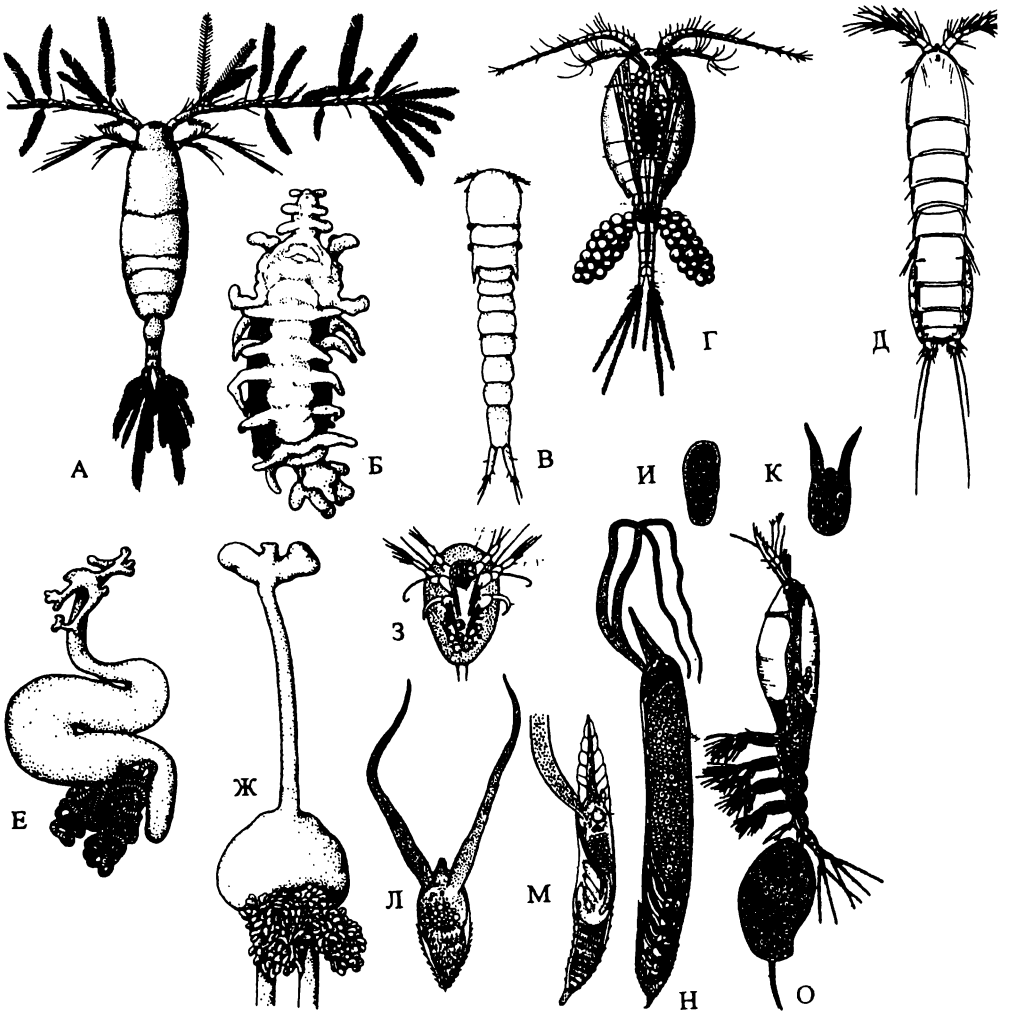


Рис. 25. Класс Copepoda. Представители основных отрядов (Gruner, 1993):
А — отряд Calanoida: *Acartia clausi*, самка, 1,1 мм; Б, В — отряд Poecilostomatoida: самка, 12 мм (Б) и карликовый самец, 2,5 мм (В); Г — отряд Cyclopoida, *Macrocyclops albidus*, самка, 2,5 мм; Д — отряд Harpacticoida, *Nitocra typica*, самка, 0,7 мм; Е, Ж — отряд Siphonostomatoida; Н — *Lernaeocerca branchialis*, самка, 20 мм; Ж — *Sphyrion lumpi*, самка, около 50 мм; З—О — отряд Monstrilloida, основные этапы жизненного цикла *Cymbasoma rigidum*: З — только что вылупившийся науплиус; И, К — клеточное скопление, обитающее в крови хозяина; Л, М — формирование взрослой особи; Н — почти взрослая особь, еще обитающая в теле хозяина; О — взрослая свободноплавающая самка с яйцевым мешком

наиболее целесообразен в условиях очень разреженного распределения организмов. Иначе затрата энергии на активные поиски жертв не окупается ее поеданием.

В период длительного голодания рачки существуют за счет запасных питательных веществ, которые в виде желтовато-оранжевых капель жира расположены симметрично в 1–4-м сегментах цефалоторакса. Продолжительность жизни может достигать 10–13 месяцев. В холодных, бедных пищей высокогорных озерах и арктиче-

ских водоемах рачки развиваются так медленно, что созревают лишь на второй или даже на третий год жизни.

Calanoida — доминирующая группа морского планктона. Благодаря этому они играют важнейшую роль в пищевых цепях пелагиали. Некоторые виды глубоководных креветок (представители рода *Pasiphaea*) за счет питания веслоногими раками обеспечивают запасами энергии траты на репродукцию, накапливая жидкий капельный жир прямо в полости эзофагуса. Некоторые виды калянид, особенно в умеренных водах, развиваются в огромных количествах, составляя, например, в Баренцевом море преобладающую часть планктона. В желудке одной сельди было обнаружено 60 000 проглоченных рачков.

В качестве исключения, подтверждающего общее правило, *Epischura baikalensis* — представитель семейства Temoridae — обитает во всей водной массе пелагиали крупнейшего в мире пресноводного водоема озера Байкал в течение всего года. Основная часть бимассы этого рачка большую часть года находится в верхнем 250-метровом слое воды, составляя 80% численности и 70% биомассы всех рачков, населяющих 1400-метровый слой воды. С октября по февраль и в июне большая часть популяции находится глубже верхнего 250-метрового слоя.

E. baikalensis — один из главнейших объектов питания рыб и хищных беспозвоночных — важнейшее звено в биотическом круговороте веществ и энергии в Байкале. Все планктоноядные рыбы утилизируют до 1,1 млн тонн *E. baikalensis* в год как непосредственно, так и через посредство других беспозвоночных, питающимися им же.

Некоторые специалисты утверждают, что каляниды вообще могут считаться самыми многочисленными многоклеточными организамами. В этом утверждении они отталкиваются оттого, что океан покрывает 71% земной поверхности. Весь его объем при средней глубине 3700 м, составляющий 1347 миллионов кубических километров, заселен преимущественно калянидами. Плотность их населения варьируется от 70 000 особей на кубометр в мелководьях Северного моря до 10 особей на глубине 4000 м в Северной Атлантике и, наконец, до 1,5 миллиона особей в клубящихся роях над коралловыми рифами.

- **Отряд Harpacticoida** (рис. 25 В)

Антеннулы состоят из 10 или меньшего количества члеников, у самцов часто выполняют роль совокупительных органов. Антенны двуветвистые, с редуцированным экзоподитом.

Мандибулы двуветвистые, обычно снабжены гнатобазой. Максиллулы обычно двуветвистые, расширенные, уплощенные. Максиллы одноветвистые. Максиллипеды одноветвистые, иногда образуют некоторое подобие клешни. Подвижное сочленение располагается между пятым и шестым торакальными сегментами.

Всего около 3400 видов, распределенных в 34 семействах.

Мелкие рачки, длина тела которых не превышает 3 мм. У подавляющего большинства видов длина тела менее 1 мм. Как правило, свободноживущие ракообразные, приуроченные ко дну. Иногда встречаются паразитические формы. Гарпактикоиды считаются первично бентосными животными. Выделяют интерстициальные, зарывающиеся и эпибентосные формы. Среди них есть морские (как шельфовые, так и абиссальные) и пресноводные, обитатели влажных мхов и даже воды, скапливающейся в листовых пазухах.

Интерстициальные виды, обитающие между частицами субстрата, как правило, имеют вытянутое червеобразное тело. Зарывающиеся виды чуть шире, имеют веретеновидное, заостряющееся впереди тело. Эпибентосные и живущие на поверхности субстрата виды очень варьируются по форме тела. Среди них есть как червеобразные

и веретеновидные, так и дорсовентрально уплощенные и сжатые с боков. Лишь небольшое количество видов ведут планктонный образ жизни. Еще некоторое число гарпактицид ассоциировано с разными группами животных. Например, *Balaenophilus unisetus* встречаются лишь на пластинах китовых усов. Не так давно описана небольшая группа видов, объединенная в подсемейство Donsiellinae, живущих на сверлящих дерево животных: изоподах рода *Limnoria* и молллюсках из семейства Teredinidae. Представители некоторых родов из семейства Canuellidae — комменсалы раков отшельников. Они обитают внутри занимаемых ими раковин моллюсков. Гарпактициды из семейства Cancrinocolidae поселяются в жаберных камерах десятиногих раков. Представители группы родов из подсемейства Cholidyinae сожительствуют с головоногими моллюсками.

Гарпактициды питаются диатомовыми водорослями, бактериями или мелкими простейшими, которых они собирают с субстрата, а не отфильтровывают.

Численностью гарпактициды уступают калянидам, но все равно среди других представителей мейофауны они уступают лишь нематодам. Их численность имеет тенденцию возрастать с увеличением размеров частиц грунта и в грубых песках гарпактициды даже превышают численность нематод. Наиболее обычная плотность в экосистемах мелководных осадков на глубинах около 100 м составляет от 200 до 300 особей на 10 квадратных сантиметров поверхности осадка, хотя от места к месту плотность поселений может варьироваться от 0 до 6000 особей. При пересчете получается, что плотность поселений варьируется от 200 до 300 тысяч, максимально составляя 6 миллионов особей на квадратный метр.

- **Отряд Cyclopoida** (рис. 25 Г)

Антеннулы состоят из 10–16 члеников, у самцов видоизменены для выполнения функций совокупительного органа. Антенны обычно одноветвистые, экзоподит отсутствует или редуцирован. Мандибулы обычно двуветвистые. Максиллулы обычно двуветвистые. Максиллипеды одноветвистые. Сочленение между пятым и шестым сегментами торакса (исключая Lernaeidae).

В состав отряда входят 950 видов, распределенных по 12 семействам.

Циклопы — наиболее многочисленная и процветающая группа веслоногих раков в пресных водах. Семейство Cyclopidae по количеству родов и видов абсолютно преобладает среди всех прочих обитателей стоячих вод, таких как озера, пруды, канавы, лужи, временные водоемы, источники и колодцы, а также любых водотоков и рек. Тесно связаны с зарослями прибрежной растительности. Часто к определенным группам растений приурочены вполне определнные группы видов циклопов. Некоторые формы встречаются в выскогорных озерах на южных склонах Гималаев.

Плавают циклопы несколько по-иному, нежели каланоиды. Одновременно взмахивая четырьмя парами торакопод, рачок делает резкий прыжок вперед, вверх или вбок, а затем при помощи антенн может некоторое время парить в воде. Поскольку центр тяжести тела смещен вперед, во время парения его передний конец наклоняется и тело может принять вертикальное положение, а погружение замедляется. Длительность взмаха одна шестидесятая секунды.

По типу питания многие циклопы — хищники. Циклопиды могут поедать добычу, заметно крупнее их самих. Они охотно заглатывают личинок широкого лентеца — корацидиев, личинок ришты (*Dracunculus medinensis*), становясь промежуточными хозяевами этих паразитов. Свободноживущие циклопиды первично морские по своему происхождению. Представители семейства Cyclopinidae живут у дна и на дне, а Oithonidae — в планктоне. Многие циклопиды ведут паразитический образ жизни. К ним относятся циклопы из морских семейств Notodelphydae, Mantridae, Archinotodelphidae и Ascidicolidae (последние встречаются только совместно с обо-

лочниками), и пресноводных семейств Lernaeidae (эктопаразиты рыб) и Ozmanidae (паразиты брюхоногих моллюсков)

• Отряд Misophrioida

Антеннулы состоят из 16 или менее, но не менее 11 члеников, выполняют хватательную функцию. Антенны двуветвистые. Мандибулы двуветвистые, с гнатобазой. Максиллулы двуветвистые. Максиллы и максиллипеды одноветвистые. Сочленение располагается между пятым и шестым торакальными сомитами.

В состав отряда входит единственное семейство Misophriidae с 13 видами, распределенными в 10 родах.

Все виды семейства чисто морские формы. Из них шесть видов живут на глубинах более 4000 м и часто вблизи дна. Есть среди представителей семейства сублиторальный вид, который, как считают, вторично осваивает мелководья. Группа видов встречается только в так называемых анхиалиновых полостях, то есть в подземных и других водоемах на самых разных островах вулканического происхождения, связанных с морем. Это своеобразные убежища (рефугиумы), в которых сохраняются самые разнообразные формы с очень примитивными признаками (Remipedia — см. выше). Например, в роде *Speleophria*, лишенного копеподитных стадий, три вида встречаются на Бермудских островах (Западная Атлантика) и один — на островах архипелага Палау (Тихий океан)

□ Паразитические Copepoda

• Отряд Monstrilloida (рис. 25 З—О)

Антеннулы обычно хорошо развиты. Антенны и мандибулы у взрослых отсутствуют. Сочленение располагается между пятым и шестым торакальными сомитами. Ротовое отверстие и функционирующий пищеварительный тракт отсутствуют.

В состав отряда входит единственное семейство Monstrillidae с 80 видами, имеющее космополитическое распространение.

Все монстриллоиды имеют эндопаразитические науплиальную и раннюю постнауплиальную стадии и свободноплавающих, но непитающихся взрослых рачков. Самки вынашивают яйца на специальных длинных яценосных шипах. Из яиц выходят науплии, проникающие в хозяина и поселяющиеся в его тканях. Среди хозяев многощетинковые черви и переднежаберные моллюски. Иногда проникшие в кровеносную систему хозяина науплии трансформируются в заполненные яйцами мешкообразные тела, снабженные корнеобразным отростком. После завершения сложного метаморфоза монстриллоиды покидают хозяина на последней копеподитной стадии и после единственной линьки переходят во взрослое состояние.

• Отряд Siphonostomatoida (рис. 25 Е, Ж)

Антеннулы редуцированы в той или иной степени или очень маленькие. Антенны часто видоизменены в хватательные придатки. Иногда двуветвистые с редуцированным или недоразвитым экзоподитом. Мандибулы стилетообразны, колющие. Сочленение между четвертым и пятым или пятым и шестым торакальными сомитами иногда отсутствует.

Наименее специализированные формы имеют более или менее уплощенное тело, сохраняющее черты типичного для циклопоид расчленения тела. Второй торакомер слит с цефалотораксом. У подавляющего большинства изменения, вызванные приспособлением к паразитическому образу жизни, по крайней мере, у самок, привели к частичному или полному исчезновению сегментации тела, приобретению им трубчатой или мешковидной формы. У большинства видов рот видоизменен в сосательную

трубку. Самки обычно несут два яйцевых мешка или яйцевой шнур. У многих видов имеются карликовые самцы.

В состав отряда входит около 1550 видов, из которых примерно 1050, объединенных в 18 семейств, — паразиты рыб (или млекопитающих). Около 500 видов в 20 семействах паразитируют у беспозвоночных. Подавляющее большинство видов — морские. Лишь относительно небольшое количество форм обитают в пресных водах.

Один из наиболее специализированных видов — *Choniosphaera maenadis* (семейство Nicothoidae) — паразитирует на важном промысловом объекте Северного моря, крабе *Carcinus maenas*. Тело взрослых самок имеет яйцевидную форму. Ранние копеподитные стадии паразита обитают в жаберной полости краба. Они питаются его гемолимфой. Когда хозяин откладывает яйца на плеоподы, паразит перебирается под абдомен, где находится кладка, и высасывет яйца, которые он удерживает антеннами и максиллипедами. Тело паразита в процессе питания раздувается и заметно увеличивается. Его форма и окраска становятся такими же, как окраска яиц хозяина. Самки вынашивают одиночные яйца в яйцевых мешках, а потом подвешивают на те же нити, к которым прикреплены яйца хозяина. Из яйца выходит науплиус, по-видимому, свободноживущий. Самцы неизвестны.

• Отряд Poecilostomatoida (рис. 25 Б, В)

Антеннулы хорошо развиты, состоят из 7 члеников, или редуцированы. Никогда не имеют хватательного строения. Антенны одноветвистые. Мандибулы одноветвистые, серповидной формы. Сочленение между пятым и шестым сомитами часто отсутствует. У наименее специализированных форм тело напоминает по строению тело циклопа. У более специализированных видов сегментация исчезает и форма тела может изменяться до полной неузнаваемости.

В отряд входят 1150 видов, объединенных примерно в 40 семейств, из которых 27 семейств примерно с 680 видами паразитируют на беспозвоночных, а остальные связаны с рыбами. В подавляющем большинстве это морские обитатели. Наименее специализированные формы, сохраняющие циклопоидную форму, образуют ассоциации с другими животными. Например, живущие совместно с зарывающимися десятиногими раками. Представители нескольких семейств (Coryceidae, Sapphirinidae) – достаточно многочисленные в океанической пелагиали хищники. Oncaeidae нападают на животных, которые заметно крупнее их по размерам. Большое количество семейств включает в себя удивительные отклонения от исходной формы. Например, представители семейства Corallovexiidae, паразитирующие в коралловых полипах (Cnidaria). Их тело приобретает червеобразную форму. Сегментация полностью исчезает. У самок имеются по крайней мере четыре пары выростов на тораксе. Мандибулы у них отсутствуют, а у самцов отсутствуют также максиллулы и максиллы.

□ Класс Tantulocarida (рис. 26)

Тело ювенильных особей (личинка, которая называется «тантулюс») состоит из головы (цефалон), прикрытой сверху головным щитом, и туловища, подразделяющегося на торакс из шести сомитов с конечностями и абдомен, состоящий более чем из шести сегментов, лишенных придатков. Абдомен заканчивается парой каудальных ветвей (фуркой). Цефалон лишен заметных парных придатков, но с бросающимся в глаза медианным стилетом, полым проксимально и сплошным дистально. Торакоподы 1–5 очень сходны по строению, двуветвистые, с крупным несегментированным протоподитом, несущем проксимально лопастевидный эндит. Торакоподы шестого сегмента одноветвистые, без эндита. Гонопор у самок на медианной папилле, расположенной на стерните пятого торакального сегмента.

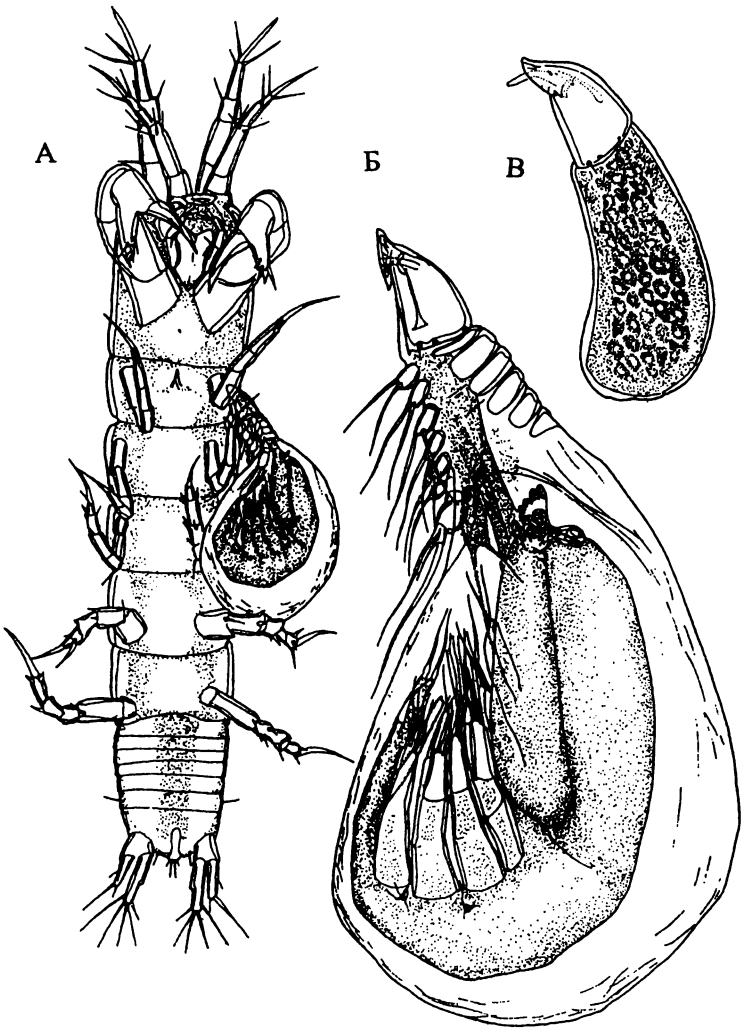


Рис. 26. Класс Tantulocarida. *Microdajus* sp. (Корнев, 2004):
А – самец внутри личиночной оболочки тантулюса, прикрепившегося к ракообразному из отряда Tanaidacea; Б – самец, внешний вид, вид сбоку (длина паразита около 400 мкм); В – партеногенетическая самка, вид сбоку

Из личинки-тантулюса может развиться партеногенетическая самка, гамогенетическая самка или самец. При развитии партеногенетической самки тантулюс отбрасывает торакс и абдомен вскоре после прикрепления к хозяину. Паразит лишается всех конечностей. В задней части цефалона образуется мешковидный вырост, внутри которого развиваются яйца. В результате цефалон яйценосных самок имеет строение, как у ювенильных особей, а туловище теряет сегментацию и приобретает мешковидную форму. Абдомен отсутствует. Гонопор самки располагается медианно на антеровентральной поверхности туловища.

Развитие самца из личинки тоже сопровождается метаморфозом. Так, у *Deoterthron harrisoni* личинка начинает раздуваться постеродорсально так, что эта часть торакса отделяется от торакальных тергитов. Голова и остальная часть торакса и аб-

домен сохраняют личиночное строение. Внутри образовавшегося вздутия в течение всего этого процесса происходит тотальная реорганизация тканей и органов вплоть до образования недифференцированной клеточной массы, но вскоре она начинает превращаться в тело развивающегося самца. Образуются цефалоторакс, торакс и абдомен, от которых отпочковываются придатки. Этот «эмбрион» завершает свое развитие в мешкообразном разрастании торакса, дифференцируется и увеличивается в размерах. Питание быстро растущего и развивающегося «эмбриона» осуществляется через так называемый пупочный канатик, который дегенерирует по завершении развития самца. Полностью сформированный самец остается в мешкообразном вздутии торакса, где он развивался. Его тонкое тело состоит из четырех свободных торакальных сомитов, несущих каждый по паре торакопод, и несегментированного абдомена. Первые два торакальных сомита, несущих конечности, слиты с головой и составляют более половины длины тела. У некоторых видов отсутствуют нормально развитые ротовые придатки. Видимо, взрослый самец не питается. Длина тела 0,15–0,5 мм.

В настоящее время известно 24 вида, распределенных в трех семействах. Эктопаразиты различных ракообразных: остракод, гарпактицид, изопод, амфипод, танаидацей, кумовых раков. Встречаются на глубинах от сублиторали (анхиалинные полости на о-ве Лансарот, Канарские о-ва) и шельфа (пролив Скагеррак и Северная Тасмания) и до глубин 2000–5000 м в Северной Атлантике, Перу.

☐ Класс Branchiura (рис. 27)

Тело подразделено на цефалоторакс и абдомен или цефалон, перейон и абдомен, дорсовентрально уплощено, обычно с широким карапаксом. Голова состоит из пяти, торакс — из одного сомитов, абдомен обычно не сегментирован. Глаза сидячие, сложные, а в дополнение к ним имеются также один-три медиально расположенных науплиальных глаза. Антеннулы редуцированы до степени небольшого шипа или крючка. Иногда отсутствуют вообще. Антенны одноветвистые, редуцированы или отсутствуют. Мандибулы очень сильно видоизменены. У *Argulus*, например, они входят в состав медиальной хоботковой системы. Максиллулы одноветвитстые, без эндитов, сильно видоизмененены. У *Dolops* с дистальными когтеобразными выростами. У других трех родов с парными стебельчатыми присосками. Максиллы обычно с крючками и шипами. Максиллипеды отсутствуют. Имеются четыре пары двуветвистых торакопод, служащих для плавания и обычно демонстрирующих половой диморфизм. Тельсон отсутствует. Анальное отверстие открывается в основании каудальный ветвей. Покровы очень тонкие и необызвествлены. Размеры рачков 3–8 мм.

Раздельнополы. Гонопоры самок лежат у основания четырех торакопод, а у самца единственный гонопор лежит медиально на вентральной поверхности последнего сомита цефалоторакса. У самок на антеровентральной стороне абдомена имеется пара семяприемников. Яйца откладываются на субстрат (камешки, растения). Из яйца выходит науплий или ювенильная особь.

Представители класса Branchiura известны под названием «карповая вошь» или карпоеды. Это временные паразиты рыб. Они прикрепляются к рыбе присосками и пьют кровь с помощью хоботка. Насытившись, покидают рыбу и с довольно большой скоростью уплывают. Как у многих кровососущих животных, средний отдел их кишечника образует многочисленные слепые выросты, где кровь может запасаться впрок. Благодаря этому карпоеды могут не питаться в течение трех недель.

Наиболее опасны для молодой рыбы, у которой могут вызывать гибель при массовом поражении. В общем вред, приносимый ими, незначителен.

В ископаемом состоянии неизвестны. Примерно 130 видов в четырех родах единственного семейства Argulidae. Из них *Argulus* — космополит, *Chonopeltis* встре-

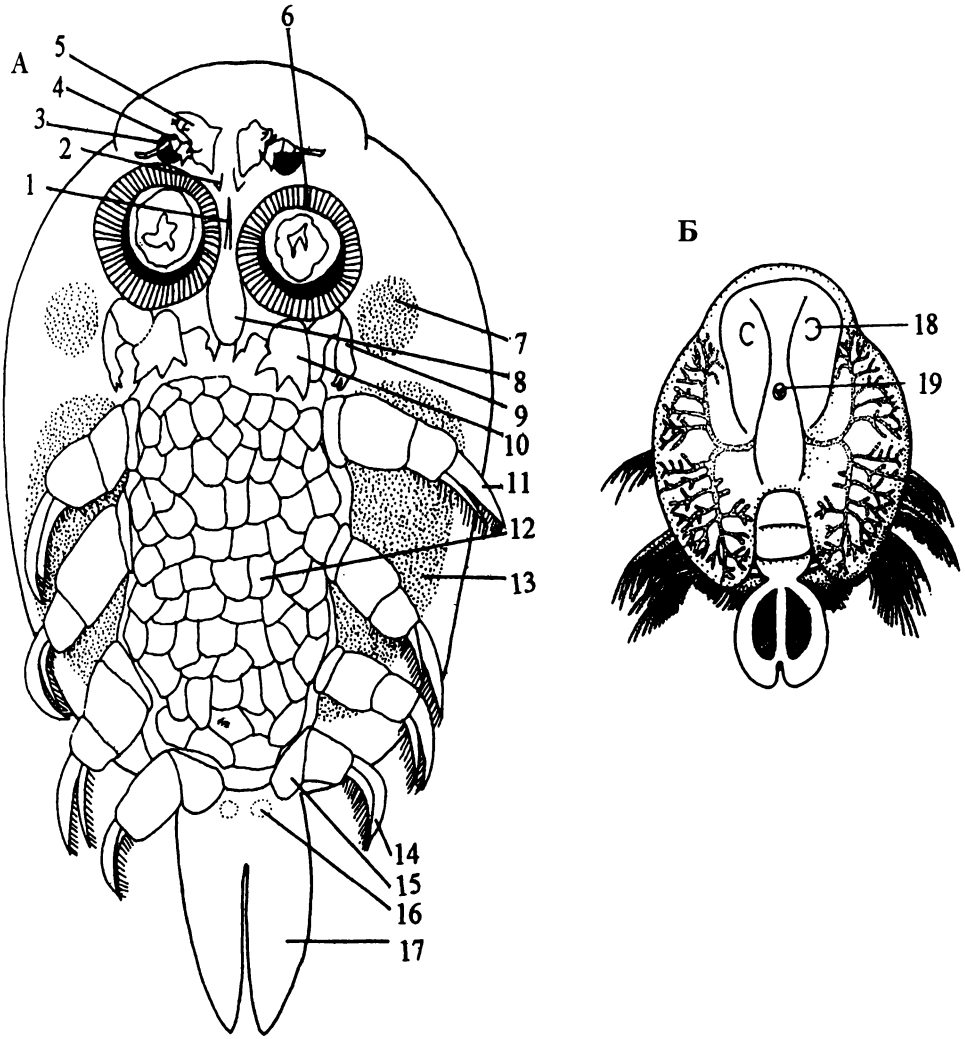


Рис. 27. Класс Branchiura:
А – самка *Argulus* sp. с брюшной стороны (McLaughlin, 1980); Б – *Argulus laticauda*, самец со спинной стороны (Gruner, 1993): *1* – предротовый стилет; *2* – медиальный шип; *3* – глаз; *4* – антенна; *5* – антеннула; *6* – максиллула, превратившаяся в прикрепительный диск; *7*, *13* – районы вентральной поверхности, через которые осуществляется дыхание рачка; *8* – хоботок; *9* – максилла; *10* – базальная площадка; *11* – 1-я пара торакопод; *12* – яйцекладка; *14* – 4-я пара торакопод; *15* – плавательная лопасть; *16* – сперматека; *17* – абдомен; *18* – сложный (фасеточный) глаз; *19* – науплиальный глаз

чается в Африке, *Dolops* прежде всего обитает в Южной Америке, но известен также из Тасмании и Африки. *Dipteropeltis* встречается в Южной Америке.

☐ Класс Cirripedia

Класс Cirripedia (усоногие раки) — довольно большая группа седентарных и паразитических ракообразных, демонстрирующая все признаки биологического прогресса: широчайшее распространение, большое разнообразие освоенных условий существования и очень высокую численность. Их можно, пожалуй, считать наиболее

своеобразным таксоном в пределах всего надкласса Crustacea. Об этом можно судить и по истории их исследования. Даже такие выдающиеся зоологи конца XVIII – начала XIX веков, как Ж. Кювье и Ж.-Б. Ламарк относили их к моллюскам или считали переходной формой между червями и моллюсками. Лишь после 1830 года, когда были обнаружены и исследованы личинки усоногих, их стали относить к ракообразным. В настоящее время их сближают с Copepoda, с которыми у них имеются целый ряд общих черт тагмозиса. Своеобразие организации усоногих раков сложилось в связи с переходом к прикрепленному образу жизни и к пассивной защите в виде мощной известковой раковины. У них исчезли наружная сегментация и хитиновый панцирь, перестроилась голова, которой усоногие прикрепляются к субстрату, укоротился и почти полностью исчез брюшной отдел тела. Конечности перешли от выполнения локомоторной к вододвигательной функции, загоняя воду в мантийную полость.

Часть усоногих ракообразных перешла от эпиойкии — сидячего образа жизни на поверхности разных морских животных и питания планктоном к паразитизму и питанию тканями хозяина, демонстрируя удивительные образцы паразитизма. Среди паразитических усоногих есть настолько видоизменившиеся формы, что они потеряли все признаки, характерные для класса. Родство с другими его представителями обнаруживается только при изучении строения личинок.

Все усоногие — обитатели моря. Тело их окружено двойной мантийной складкой, соответствующей карапаксу других ракообразных. У свободноживущих форм эта складка выделяет разное количество известковых пластинок, образующих защитную раковину. Мягкое тело рачка подразделяется на голову и грудь. Антеннулы используются для прикрепления к субстрату и снабжены цементными железами. Антенны отсутствуют. Ротовые придатки упрощены в той или иной степени. У некоторых паразитических усоногих конечности исчезают полностью (см. ниже).

Из яиц усоногих выходит типичный науплиус, который отличается от науплиусов других ракообразных наличием своеобразных боковых выростов («рожек») на переднем конце тела. Науплиус превращается в метанауплиус, из которого развивается свойственная только усоногим стадия циприсовидной личинки, которую иногда называют также «куколкой». Она обладает двустворчатой хитиновой раковиной, покрывающей все ее тело, антеннулами, состоящими из четырех члеников. На предпоследнем из этих члеников развиваются присасывательные диски, а у основания антеннул имеются цементные железы. Челюстные придатки несколько редуцированы. Имеется шесть пар двуветвистых торакальных конечностей. Личинка имеет один науплиальный и пару фасеточных глаз. Наличие двустворчатой раковинки придает личинке усоногих сходство с представителями класса Ostracoda, в частности с относящимся к нему роду *Cypris*, из-за чего личинка и получила название циприсовидной.

Личинка свободно плавает в воде некоторое время, а затем прикрепляется антеннулами к субстрату. Дальнейшие ее превращения во взрослого рачка происходят у разных отрядов по-разному.

Класс подразделяется на четыре отряда: Acrothoracica, Thoracica, Ascothoracica и Rhizocephala.

- **Отряд Thoracica** (рис. 28)

Тело подразделяется на голову из пяти сегментов и грудь (торакс). Абдомен и тельсон отсутствуют. Карапакс в виде перепончатой «мантии», образующей билатеральные складки карапакса, обычно несет известковые пластинки. Иногда покрыта шипиками или лишена и того, и другого. Внутри мантии образуется мешкообразное пространство, позволяющее телу рачка изгибаться и поворачиваться. Науплиальный глаз глубоко погружен в мантию, редко различим у взрослых особей. Антеннулы у

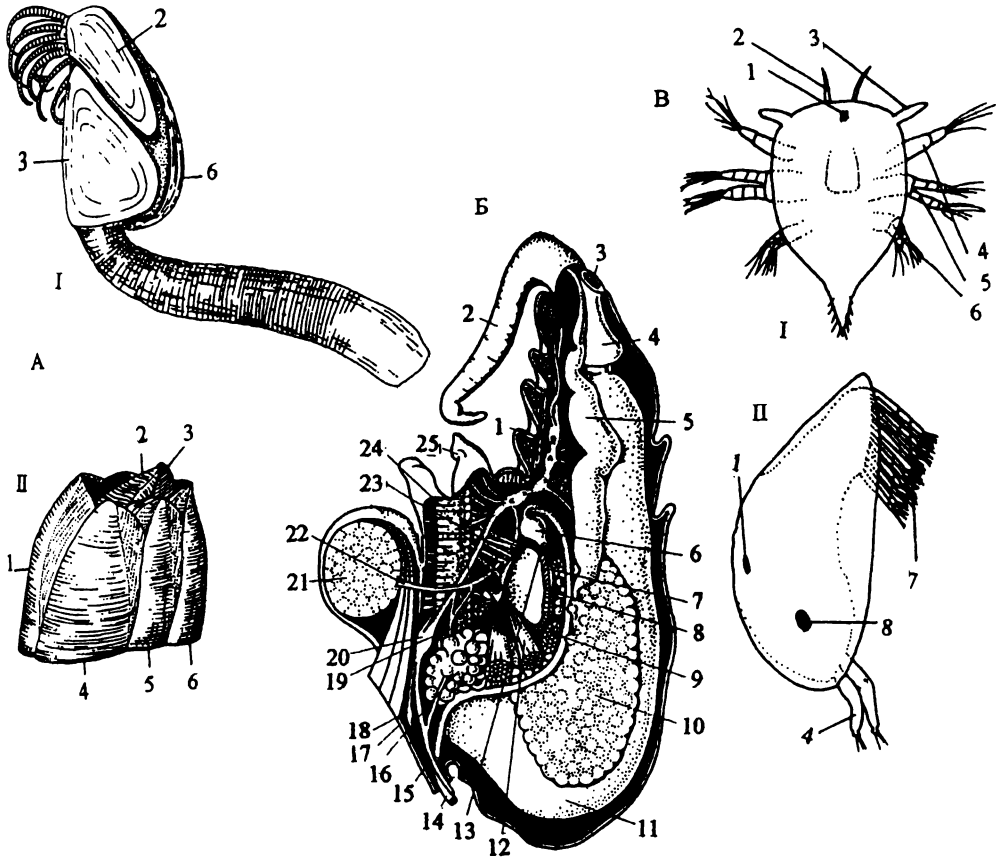


Рис. 28. Класс Cirripedia, отряд Thoracica:
А – две основные морфологические формы усоногих раков (Gruner, 1993): I — морские уточки; II — морские желуди: *1* — «рострум»; *2* — скутум; *3* — тергум; *4* — латераль; *5* — каринолатераль; *6* — карина; Б — схема анатомического строения усоногого рака (продольный разрез) на примере *Pollicipes spinosus* (Зевина, 1981): *1* — нервный тяж; *2* — пенис; *3* — анальное отверстие; *4* — задняя кишка; *5* — семяпровод; *6* — атриум яйцевода; *7* — дорсальный эндосомит; *8* — выделительный пузырь; *9* — поперечная мышца; *10* — яичник; *11* – средняя кишка; *12* — радиальная мышца; *13* — отверстие яйцевода; *14* — яйцевод; *15* — нерв стебелька; *16* – пищеварительная железа; *17* — глаз; *18* — глазной ганглий; *19* — педункулярный нерв; *20* — головной мозг; *21* — мышца-замыкатель (аддуктор); *22* — нерв аддуктора; *23* — окологлоточный нерв; *24* — глотка; *25* – рот; В — строение личиночных стадий усоногих раков (McLaughlin, 1980): I — науплий; II — циприсовидная личинка; *1* — науплиальный глаз; *2* — фронтальный филамент; *3* — фронтолатеральные рожки; *4* — антеннула; *5* — антенна; *6* — мандибула; *7* — цирри; *8* — сложный глаз

взрослых рудиментарные. Антенны отсутствуют. Мандибулы без пальп, с видоизмененной гнатобазой. Максиллулы и максиллы — лишь в виде гнатобаз. Иногда максиллы сливаются. Максиллипеды отсутствуют. Торакоподы обычно в виде шести пар двуветвистых щупиков. У самцов они редуцированы, рудиментарны или отсутствуют. Абдомен и тельсон не развиты. Облик представителей отряда Thoracica определяется особенностями роста передней части головы, которой они прикрепляются к субстрату. Так, у Lepadomorpha (морские уточки) передняя часть сильно вытянута, превращаясь в хорошо выраженный стебелек и в так называемый капитулум (задняя часть головы + туловище). У Verrucomorpha и Balanomorpha (морские желуди), напротив,

уплощенная предротовая часть головы образует широкое основание. Передняя часть головы этих усоногих раков спрятана под известковыми пластинками карапакса, так называемой короной. В результате оказывается, что карапакс своими известковыми пластинками у Lepadomorpha одевает лишь капитулум, а у Verrucomorpha и Balanomorpha — и все остальное тело.

Тело усоногих раков некоторым образом стоит на голове, располагаясь перпендикулярно к поверхности субстрата. Его уплощенный передний конец направлен вниз. Антеннулы, которые служат для прикрепления рачка, у взрослых особей часто обнаруживаются в виде крошечных придатков под прикрепительной поверхностью. Длинная голова подразделяется на два отдела: находящуюся в самом нижнем положении переднеголову, которая у Lepadomorpha превращается в стебелек, и заднеголову. Между обеими частями цефалон сильно утоньшен и изогнут дорсально под углом примерно 90°. Благодаря этому заднеголова располагается так, что ротовые придатки оказываются повернутыми примерно вверх. На задней части головы лежит ротовой конус с большой губой, форма которой, как и у мандибул, имеет важное таксономическое значение.

Покровы тела специфически видоизменены. В хитиновом панцире наружной стенки карапакса отлагается карбонат кальция. В результате этого тело рачка прикрыто известковыми пластинками, число и форма которых имеют важное таксономическое значение. Хитин в неизменном виде сохраняется только на внутренней поверхности мантии. Благодаря этому хитин и пластинки могут увеличиваться в размерах по их периферии и в толщину. У циприсовидной личинки под карапаксом закладываются пять хитинизированных участков, так называемые примордиальные пластинки. Дорсально лежит непарная карина, ростролатеральные парные скутум и каудодорсальные парные тергум. Позднее в них начинает откладываться карбонат кальция и площадки увеличиваются центробежно. В разных группах усоногих раков могут наблюдаться некоторые отклонения от описанного выше числа и расположения пластинок.

Мускулатура развита очень хорошо, несмотря на то что усоногие раки — сидячие животные. Строение мускулатуры очень сильно отличается от такового у других ракообразных. Мышцы выполняют следующие функции:

1. Закрывают отверстие в домик морских желудей или головку морских уточек. У Lepadomorpha это короткий круглый аддуктор, связывающий оба скутума. У Balanomorpha имеются еще три пары мышц-депрессоров.
2. Дают возможность телу высовываться за пределы мантийной полости, сгибаться телу.
3. Мышцы ротовых придатков.
4. Мышцы стебелька у Lepadomorpha: продольные, циркулярные и диагональные. Они образуют целую систему, позволяющую сокращаться стебельку.

Нервная система состоит из пары надглоточных ганглиев, лежащих над эзофагусом и с помощью длинной глоточной коннективы связанных с подглоточным нервным скоплением. В пределах отряда происходит слияние периферических нервных ганглиев с подглоточным скоплением нервных клеток. Органы чувств в виде механо- и хеморецепторов располагаются на циррях, ротовых придатках, оперкулярной пластинке и совокупительном органе. Может иметься науплиальный глаз, который разделяется на три компонента: срединный глазок, состоящий из четырех или 6–9 фоторецепторов и двух латеральных глаз с тремя фоторецепторами каждый.

Пищеварительная система состоит из выстланной кутикулой и богатой мускулатурой передней кишки (эзофагуса), тоже хитинизированой задней кишки, и чаще всего — объемистой средней кишки. В нее на границе между передней и средней кишками впадает пара пищеварительных желез, и часто образуются два слепых отростка.

клетки секретируют перитрофическую мембрану, «упаковывающую» пищевой ток. Благодаря изгибу тела анус оказывается расположенным между циррями изи мантийного отверстия.

Большинство усоногих — фильтраторы, которые создают ток воды с помощью ения ножек. Задние пары захватывают пищевые частицы, а передние передают их ротовым придаткам. Последние перемалывают пищу. Часть Lepadomorpha склонна же к хищничеству. Существуют наблюдения за тем, как *Lepas anatifera* объедают истонный гидроидный полип *Velella*, поедают мелких рыбок, копепод, артемий, синофору *Physalia*.

Кровеносная система состоит из рострального сосуда, потерявшего мускулатуру, инуса, тянущегося через туловище и мантию. Роль сердца выполняет ростральный суд. Внутри синуса поддерживается высокое давление гемолимфы благодаря двиниям его толстых стенок, сжимаемых тремя мышцами. Дыхание осуществляется ез стенку тела и внутреннюю поверхность мантии. Обмен воды внутри мантийной лости происходит посредством ритмичных движений оперкулюма.

Органами экскреции служат пара максиллярных желез, лежащих в мантийной лости у основания максилл. Их мезодермальные концевые мешочки лежат в гемомфатическом синусе и открываются посредством «вороночного аппарата» в объистый мочевой пузырь, клетки внутренней поверхности которого богато оснащены кровиллями. Выводной канал экскреторной системы выстлан хитиновой кутикуй. Антеннальные железы усоногих превратились в упоминаемые выше цементные елезы. «Цемент» представляет собой в основном карбонат кальция в виде минерала льцита внутри белкового матрикса.

Парные отверстия овидуктов открываются у основания 1-х торакопод у гермародитных видов и у самок.

Раздельнополость наблюдается лишь у небольшого количества представителей epadomorpha. У многих Thoracica имеется гермафродитизм. У некоторых видов, оме этого, существуют так называемые дополнительные самцы, которые развиются из циприсовидных личинок, контактирующих с гермафродитной особью. *Scalpellum squamifera* различают циприсовидных личинок разных размеров. Более рупные становятся гермафродитными особями, а мелкие — дополнительными амцами.

У всех таких форм самцы претерпевают ту или иную степень редукции. У некорых видов имеются редуцированные известковые пластинки. У других тело предтавляет собой не более чем стебелек с развитыми в той или иной степени циррями. предельном случае тело самца редуцировано до крошечного, покрытого тонкими етинками мешка с парой антеннул и четырьмя маленькими лопастями вокруг манийного отверстия. Внутренние органы в таком случае полностью редуцируются. стаются только гонады. Карликовые самцы не способоны к самостоятельному существованию. Они чаще всего по одиночке или в большем количестве прикрепляются эпителию мантийной полости самок. Совокупительный орган располагается между снованиями шестой пары торакопод у гермафродитных видов и иногда у самцов. ильнее всего деградируют самцы тех видов, которые не имеют совокупительного ргана. Они сидят в мантийной складке или в маленьком кармашке на скутуме.

В ископаемом состоянии известны с Нижнего Силура. Описанный из илура *Cyprilepas* был комменсалом крупных водных скорпионов (Eurypterida). ледовательно, свободноживущие предки, относящиеся к Lepadomorpha, возникли значительно раньше. В современной фауне более 1000 видов. Подавляющее ольшинство имеют размеры тела 10–20 мм, редко лишь 1 мм. *Balanus aequils* достигает 120 мм. *Lepas anatifera* вместе с ножкой может достигать длины 800 мм. Подавляющее большинство видов живут на шельфе или на малых глубинах, а так-

же прикрепляющиеся к плавающим предметам или животным (киты, акулы, морские черепах). Есть формы, приспособившиеся переживать довольно длительное осушение, оставаясь во время отлива на литорали. Есть виды, которые вообще живут выше уровня прилива и довольствуются брызгами, которые долетают до них во время шторма. Но известна большая группа глубоководных видов, достигающих глубин до 6800 м.

В отряд Thoracica входят три подотряда.

Lepadomorpha или морские уточки и два подотряда, объединяющие морских желудей (Verrucomorpha и Balanomorpha). Среди Lepadomorpha наиболее известен упоминавшийся выше вид *Lepas anatifera*, характеризующийся космополитическим распространением. Представители этого вида поселяются на любом предмете, попадающем в море. Благодаря этому они являются важнейшим компонентом обрастания морских судов. Из других представителей подотряда следует отметить паразитический вид *Conchoderma auritum*, достигающий длины 70–130 мм. Этот вид поселяется на поверхности тела китов, но иногда встречается на днище долго находящихся в море судов. Известковые пластинки его домика очень сильно редуцированы. Отверстие мантийной полости всегда направлено против направления потока воды, обтекающего движущегося хозяина. Укороченные цирри пассивно облавливают омывающий их поток воды, выходящий потом в специальное второй отверстие мантийной полости. Еще один вид — *Cryptolepas rachianectis* — паразитирует в покровах их единственного хозяина: серого кита *Eschrichtius gibbosus*. Морская уточка настолько глубоко погружена в кожу и настолько плотно ею облегается, что отделить ее физически невозможно. Они тоже демонстрируют далеко зашедшую редукцию панциря и конечностей. Паразитический вид *Rhizolepas annelidicola,* как это явствует из его названия, паразитирует на полихетах. У этого вида полностью исчезли ротовые придатки и пищеварительный тракт. Цирри одноветвистые, редуцированные. Известковые пластинки также редуцированы. Его стебелек, который представляет собою, как и у всех прочих морских уточек, разросшуюся переднюю часть головы, образует многочисленные корнеподобные отростки, разветвляющиеся в пищеварительной системе червя-хозяина. В Испании и Португалии *Mitella policipes* используют в пищу и добывают для приготовления удобрения.

Представители подотряда Balanomorpha — обитатели твердых субстратов. Они входят в состав донных биоценозов, играя в них чрезвычайно важную роль. Благодаря способности пелагических личинок оседать на любые подходящие субстраты, они в столь больших количествах оседают на днища судов, что это создает серьезнейшую проблему, чреватую многомиллионными убытками. На Дальнем Востоке плотность балянусов на днище судна за год плавания достигает 10–12 кг на 1 кв. м днища. С китобойной матки длиной 140 м, плававшей в течение семи месяцев к югу от экватора, сняли 40 т морских желудей. Некоторые виды усоногих имеют промысловое значение. Если обратиться к справочнику по промысловой статистике ФАО – организации при ООН по пищевым ресурсам, то обнаружим, что во Франции вылавливают до 12 тонн морских уточек в год, что, конечно, очень немного. В Чили промышляют гигантский морской желудь *Megabalanus psittacus*. В последнее десятилетие XX века его вылов колебался от 600 до 1500 т. Из него делают консервы.

- **Отряд Acrothoracica** (рис. 29)

У самок тело подразделяется на головной и грудной отделы. Самцы несегментированы. Голова состоит из пяти головных и одного торакального сомитов (пресома). Торакс обычно насчитывает шесть члеников (седьмой и восьмой сомиты сливаются). Мантия (карапакс) тонкая, с известковыми зубчиками, лишь изредка с одной парой известковых пластинок. У науплиуса имеется науплиальный глаз, у циприсовидной

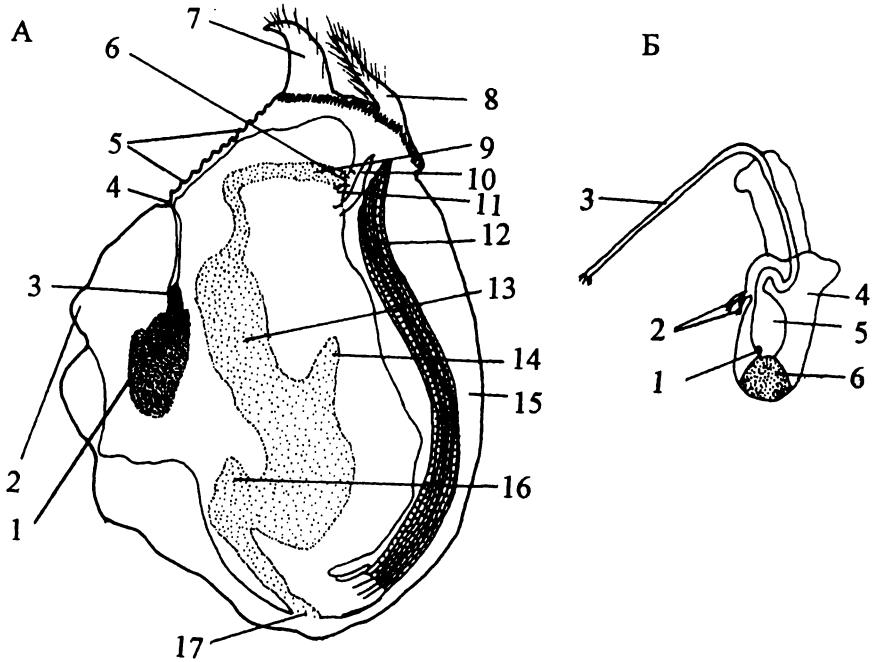


Рис. 29. Отряд Acrothoracica (McLaughlin, 1980):
А – самка: *1* – яичник; *2* – прикрепительный бугорок; *3* – цементная железа; *4* – канавка цементной железы; *5* – зубчики; *6* – ротовое отверстие; *7* – крючок; *8* – шип; *9* – глотка; *10* – ротовое щупальце; *11* – ротовая часть; *12* – терминальные цирри; *13* – желудок; *14* – пищеварительная железа; *15* – мантия; *16* – ректальная железа; *17* – анальное отверстие; Б – самец: *1* – науплиальный глаз; *2* – антеннулы; *3* – пенис; *4* – мантия; *5* – семенной пузырек; *6* – семенник

личинки появляются сложные глаза. Науплиальный глаз иногда сохраняется у взрослых. Одноветвистые антеннулы имеются у циприсовидной личинки и у самца. У самок антеннулы отсутствуют. Антенны имеются лишь у науплиуса, двуветвистые. Иногда отсутствуют и у него. У взрослых самок имеются мандибулы с пальпами, максиллулы и максиллы; у самцов они отсутствуют вообще. Максиллипеды могут быть представлены лишь в виде пары околоротовых щупиков. Торакальные придатки имеются у самок в виде 3–5 пар одно- или двуветвистых терминальных щупиков (циррей). У самца они отсутствуют полностью. Абдоминальные придатки и тельсон отсутствуют.

Раздельнополые и раздельнополость регулируются на генетическом уровне. Самцы редуцированы. Отверстия овидуктов располагаются у основания первых циррей. У самцов может быть или может отсутствовать совокупительный орган.

Размеры тела 0,4–20 мм. Самки всегда погружены в известковый субстрат, в котором образуют яйцевидную полость, постоянно увеличиваемую в течение онтогенеза. Связь с внешней средой (прежде всего для получения пищи) осуществляется через маленькое отверстие в субстрате. Крошечные самцы живут часто по несколько особей на мантии самок, не питаются.

В ископаемом состоянии известны с Карбона. В современной фауне около 50 видов, распределенных в восьми родах. Рачки из разных родов выбирают разные субстраты для поселения. Виды рода *Cryptophialus*, как правило, встречаются совместно с представителями других родов Acrothoracica. Они не выбирают для поселения какие-то специфические биотопы, зарываясь в известковый субстрат. Виды рода *Berndtia* по-

селяются в живых кораллах, *Kochlorinopsis* — в мшанках, *Trypetesia* — внутри раковин брюхоногих моллюсков, которые используют раки отшельники. Представители отряда широко распространены в Мировом океане. Многие из них встречаются на шельфе не глубже 30 м. *Australophialus tomlinsoni* обитает в верхней части материкового склона (300–640 м) южнее Антарктической Конвергенции. *Weltneria hessleri* обнаружена у Бермудских о-вов на глубине 1000 м на мягком, глинистом, силикатосодержащем грунте. Этот же вид был найден на сравнимой глубине на вершине гайота Каприкорн в юго-западной части Тихого океана и безымянного гайота у Мадагаскара (Индийский океан). Другой вид этого рода найден в Бискайском заливе на глубине 1500 м.

- **Отряд Ascothoracida** (рис. 30)

Тело состоит из головы, торакса и абдомена. Они покрыты двустворчатой раковиной. Створки мантии соединяются коротким переднедорсальным швом и приводятся в движение мускулом-замыкателем, расположенным под кишечником. Голова состоит из пяти или шести (первый торакальный сегмент иногда сливается с головой), торакс — обычно из пяти или шести сегментов, иногда отсутствует. Абдомен состоит из 4–5 сегментов с фуркой или изредка сливается с тораксом. Головные конечности представлены антеннулами, которые выполняют хватательную функцию и снабжены развитым крюком на дистальном сегменте. Антенн нет. Имеются мандибулы и две пары максилл колюще-сосущего строения. Ротовые придатки заключены в верхнюю губу, как в футляр, колюще-сосущие. Грудной отдел имеет шесть пар двуветвистых плавательных (или одноветвистых листовидных) ножек.

Инкубация зародышей и личинок происходит в выводковых камерах, в мантиях самок. Науплиусы и метанауплиусы типичные для класса. Имеется субимагинальная стадия, так называемая аскоторацидная личинка, которая похожа на взрослых. Их антеннулы имеют клешневидное строение, есть ротовая пирамида с колюще-сосущимим ротовыми придатками. Мешкогрудые раки раздельнополы, с хорошо выраженным половым диморфизмом. Встречаются карликовые самцы, иногда живущие в мантийной полости самок как эндопаразиты.

Обитают в морях. Хищники, экто- и эндопаразиты кораллов и иглокожих. Распространены всесветно.

Аскоторациды демонстрируют широкий спектр адаптаций к переходу от активного хищничества к изощренному эндопаразитизму. Это накладывает особый отпечаток на их организацию. Несмотря на это, основная исходная форма хорошо выражена у наименее специализированных представителей семейства и аскоторацидных личинок. Для всех мешкогрудых раков характерно сильное развитие головного отдела и разрастание головогрудного щита — карапакса. Он превращается в покрывающую все тело, а в некоторых случаях чудовищно разрастающуюся, мантию, внутри которой имеются особые выводковые камеры, где инкубируются яйца и личинки.

У наименее специализированных форм мантия двустворчатая, едва прикрывает тело (*Synagoga mira*). У других видов такое состояние мантии наблюдается только у самцов и аскоторацидных личинок. Мантия имеет бобовидную форму и свешивается по бокам тела рачка в виде двух подвижных створок. Очень подвижный брюшной отдел высовывается из плоских створок мантии. В семействе Lauridae у самок створки мантии срастаются, образуя более или менее сложноустроенный мешок, внутри которого помещается тело рачка. О ее двустворчатой природе можно судить только по входному отверстию в мантийную полость. Предельного усложнения достигает разрастание мантии у самок из семейства Dendrogasteridae. Она представляет собой сильно разветвленный мешок, приобретающий в результате этого сложную древовидную форму, содержащий в себе разветвления гонад, выводковой камеры и кишечника. Последний, сильно разветвляясь, приобретает функцию гастроваскулярной системы,

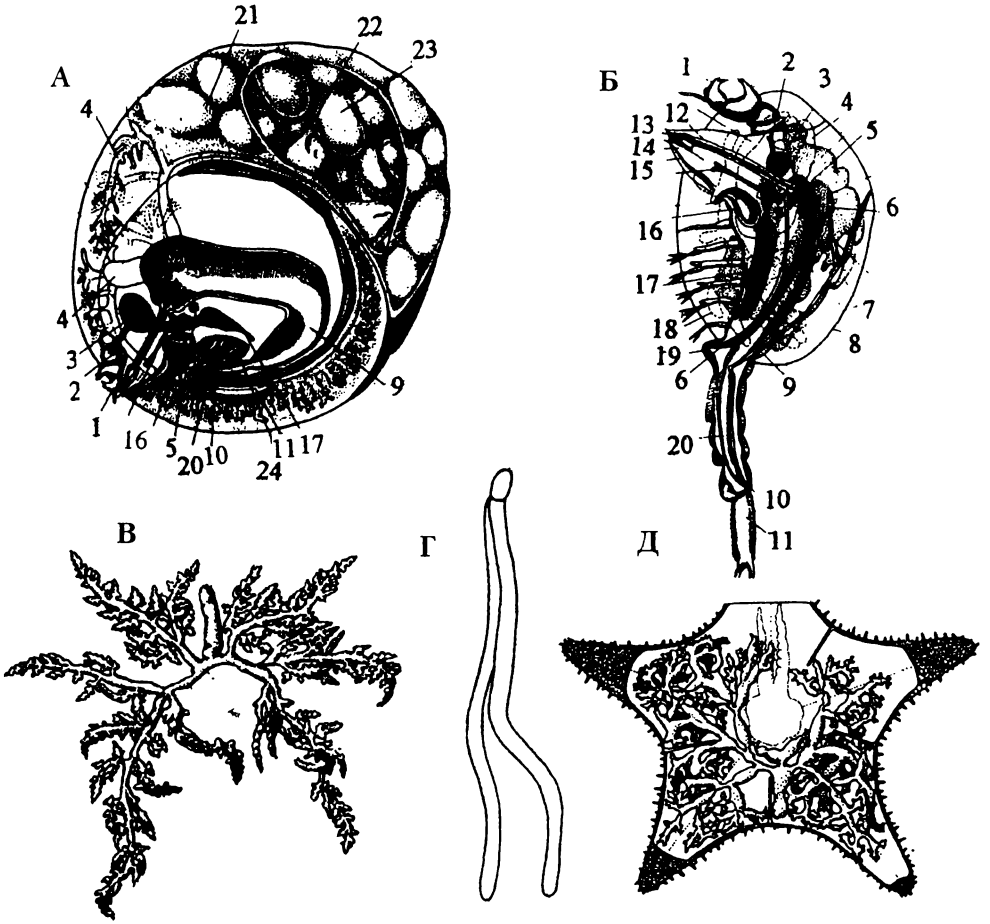


Рис. 30. Отряд Ascothoracida:
А – самка *Ascothorax*; Б — карликовый самец *Ascothorax*; В — самка *Dendrogaster*; Г — карликовый самец *Dendrogaster*; Д — положение самки *Dendrogaster* в полости тела морской звезды (А, Б, В, Г — Вагин, 1976; Д – Gruner, 1993); *1* — антеннула; *2* — антеннальный ганглий; *3* — головной ганглий; *4* — ветвь кишечника, заходящая в мантию; *5* — мускул-замыкатель створок; *6* — семяпровод; *7* — семенник; *8* — мантия; *9* – средняя кишка; *10* — анальное отверстие; *11* — фурка; *12* — пищевод; *13* — максиллула; *14* — максилла; *15* – боковой нерв; *16* — максиллярная железа; *17* — нерв; *18* — задняя ветвь кишечника; *19* — пенис; *20* — задняя кишка; *21* — выводковая камера; *22* – дорсальные выросты торакса; *23* – аскоторацидные личинки; *24* — грудные ножки

что особенно ярко проявляется у дендрогастерид, у которых кишечник кончается слепо в задней части торакального отдела. В полости мантии живут карликовые паразитические самцы с очень сильно развитыми семенниками. Благодаря этому их мантия образует позади мощные выросты, в которые заходят гонады. Наиболее сложного строения мантия приобретает у дендрогастерид, паразитирующих в целоме морских звезд. Возможно, в этом случае сыграла свою роль обитание в замкнутом пространстве и увеличение поверхности тела паразита играет важную роль в его дыхании. Как это выяснено при исследовании *Ulophisema*, эпителий дендрогастерид состоит из клеток, боковые и базальне стенки которых покрыты многочисленными складками, а апикальные несут микровилли. Кутикула, их покрывающая, чрезвычайно утоньшена (0,2–0,4 мкм), и ее поверхность одевает микровилли гиподермальных клеток.

У эктопаразитов одинаково развитые особи обоего пола свободно перемещаются по поверхности коралла (*Anthipatharia*). Это демонстрирует *Sinagoga mira*. Но уже другой представитель этого рода — *S. metacrinicola* — постоянно обитает на поверхности морской лилии, оставляя на ней характерные вмятины. У них же намечается половой диморфизм, выражающийся в том, что самцы заметно мельче самок. Представители родов *Laura, Baccalaura, Gorgonolaura* и *Petrarca* образуют галлообразные вздутия сарколеммы кораллов *Zoantharia*. В полости этих галлов живут самки с карликовыми самцами. *Parascothorax* и *Ascothorax* переходят к паразитированию у иглокожих (офиур), *Ulophisema* — в целоме неправильных морских ежей. Наконец, *Dendrogaster* — паразиты целомической полости морских звезд. У них самцы переходят к паразитированию в мантийной полости самок.

В ископаемом состоянии известны с Мелового периода. Описан вид *Endosacculus moltkie*, обитавший в интеррадиусах ископаемого коралла *Moltkia minuta*. Обнаружены также своеобразные изменения участков колоний ископаемых кораллов, напоминающие следы, оставляемые аскоторацидой из рода *Petrarca*. На панцирях ископаемых неправильных морских ежей из верхнего мела Ютландии, обнаружены точно такие же повреждения, какие производит современная *Ulophisema* у ныне живущих видов.

Отряд включает два подотряда, шесть семейств, 16 родов и около 90 видов.

• Отряд Rhizocephala (рис. 31)

Тело корнеголовых раков настолько изменено паразитизмом, что у взрослой особи полностью отсутствует сегментация и в результате этого неразличимы тагмы. Науплиальный глаз имеется у науплия, сложный — у циприсовидной личинки. У взрослых полностью отсутствуют светочувствительные органы и все придатки тела.

Корнеголовые раки раздельнополы. Паразитический образ жизни ведут оба пола. Самки паразитируют на различных ракообразных, преимущественно из отряда Decapoda. Самцы паразитируют на собственных самках.

Тело самки корнеголового рака состоит из двух отделов. Так называемая интерна (корневая система) образует настолько обширные разрастания причудливо переплетающихся в процессе их разветвления отростков, что они буквально пронизывают практически все внутренние органы хозяина, проникая даже в самые дальние участки их конечностей. Лишь изредка корневая система развита не настолько сильно, а у *Chtamalophilus* отсутствует вообще. Отростки корневой системы лежат на поверхности органов хозяина, не проникая внутрь. Кутикула интерны имеет такое же строение, как у *Ascothoracida* (например, у описанной выше *Ulophisema*). Стенки корневидных отростков тесно контактируют с мезенхимными клетками лакун хозяина и из его гемолимфы питательные вещества транспортируют в тело паразита.

Вторая часть тела — экстерна — имеет клубневидную или цилиндрическую форму и чаще всего соединена с интерной коротким тонким стеблем, который пронизывает покровы хозяина. Экстерна лишена каких-либо признаков сегментации или членистых придатков. Она состоит из тонкостенной, лишенной мускулов мантии, имеющей одно (редко два) отверстия, и висцеральной массы. Последняя, кроме соединительной ткани, несет парные яичники, парные рецептакулы или самцеприемники (реже непарные или совсем их не имеет), которые раньше считали семенниками, одну или две клейкие железы, а также просто устроеный нервный узел (ганглий), от которого могут отходить немногочисленные нервы. Органы чувств, как и пищеварительный тракт или экскреторные органы, отсутствуют. Функционально обе части тела корнеголового рака также резко разделены. Интерна выполняет трофическую, а экстерна — генеративную функцию. Экстерна претерпевает регулярные линьки, которые приурочены к короткому промежутку между выходом из яиц личинок и откладкой в мантийную полость новой генерации оплодотворенных яиц.

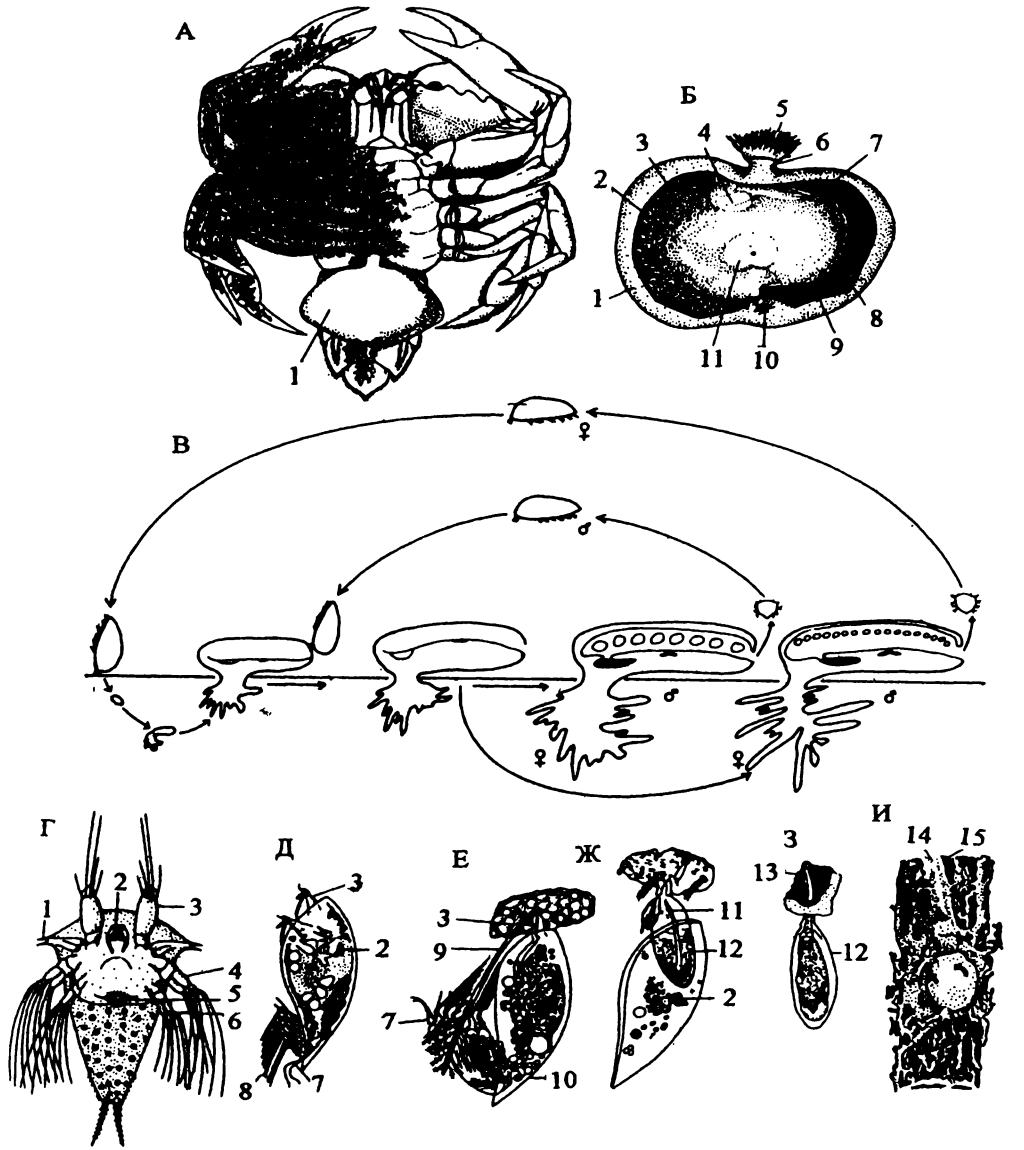


Рис. 31. Отряд Rhizocephala (А, В–И – Gruner, 1993; Б – McLaughlin, 1980):
А – корнеголовый рак *Sacculina carcini*, паразитирующий на крабе *Carcinus maenas*. Слева прорисована интерна, пронизывающая тело краба: *1* – экстерна на вентральной поверхности абдомена; Б – схема внутреннего строения экстерны: *1* – мантия; *2* – мезентерий; *3* – висцеральная масса и яичник; *4* – левый самцеприемник; *5* – корневое сплетение интерны; *6* – стебелек экстерны; *7* – отверстие самцеприемника; *8* – эмбрионы; *9* – мантийная полость; *10* – отверстие в стенке мантии; *11* – левая клейкая железа. В – жизненный цикл корнеголовых раков; Г – науплий саккулины, 0,23 мм; Д – циприсовидная личинка, 0,2 мм; Е – самка на стадии циприсовидной личинки прикрепляется антеннулами к основанию щетинки краба-хозяина; Ж – клеточное содержимое личинки превращается в стадию кентрогона и сбрасывает покровы тела и придатки; З – кентрогон прободает стенку тела хозяина и через образующийся канал его клетки проникают внутрь тела; И – на кишечнике хозяина образуется первое сплетение интерны: *1* – «рожки» науплия; *2* – науплиальный глаз; *3* – антеннулы; *4* – антенны; *5* – губа; *6* – мандибулы; *7* – абдомен с фуркой; *8* – торакоподы; *9* – щетинка краба; *10* – карапакс циприсовидной личинки; *11* – кентрогон; *12* – кутикула кентрогона; *13* – кентрон; *14* – покровы хозяина; *15* – кишечник хозяина

Жизненный цикл у большинства корнеголовых раков не изучен. В общих чертах его можно представить следующим образом. В зрелую экстерну откладывается большая партия яиц (у *Sacculina carcini* более ста тысяч), которые обволакиваются клейким секретом при прохождении мимо клейкой железы. В мантийной полости происходит оплодотворение спермиями из рецептакула, последующее развитие с образованием науплия. Благодаря сокращениям мускулатуры мантии эмбрионы все время омываются свежей водой, которая входит и выходит через мантийное отверстие. Через 10–20 дней науплии покидают мантийную полость. Они лишены, как и все последующие стадии, рта и пищеварительного тракта, но зато у них есть цементные железы и часто также науплиальный глаз. Науплии имеют типичные для усоногих раков «рожки», но слабо развитую хвостовую иглу. Уже на стадии яиц и тем более науплиев их можно разделить на две группы: крупные и мелкие. Мелкие личинки позднее превратятся в паразитических самок, а крупные превращаются в самцов. Экстерна иногда продуцирует только крупных или только мелких личинок (моногенная генерация), но может развиваться и гетерогенная генерация, однако при этом один личиночный тип всегда преобладает. Определение пола происходит на генетическом уровне.

Личинка проходит четыре науплиальные стадии, превращаясь в конце концов в циприсовидную личинку. От вылупления до метаморфоза проходит 6–8 дней. Личинки чрезвычайно мелкие. У *Sacculina carcini* самка имеет длину 250 мкм, а самец — 290 мкм. Мелкие личинки с помощью антеннул прикрепляются к хозяину. У *Sacculina carcini,* например, это основание щетинки. У некоторых видов корнеголовых раков из мантийной полости выходят прямо циприсовидные личинки.

Почти у всех изученных видов прикрепившаяся к основанию щетинки хозяина циприсовидная личинка превращается в следующую личиночную стадию длиной 50–80 мкм, так называемый кентрогон. Для этого все клеточное содержимое циприсовидной личинки собирается в скопление мешковидной формы, вокруг него образуется новая кутикула, из которой развивается полая игла (кентрон). Эта игла пронзает покровы хозяина до его гемоцеля. Часть клеток из клеточного скопления кентрогона проникают через иглу в хозяина (у *Lernaeodiscus porcellanae* — лишь одна единственная клетка). Остальной кентрогон отваливается от хозяина. Заражается чаще всего молодая особь.

Вероятно, в дальнейшем клетки кентрогона транспортируются гемолимфой, пока не прикрепляются к кишечнику снаружи. Начинает развиваться интерна, пронизывающая всего хозяина корневыми выростами. Через некоторое время (примерно от трех месяцев до двух лет) через покровы хозяина прорывается наружу маленькая экстерна. Это совпадает примерно с тем периодом времени, когда хозяин в норме должен был бы достигать половозрелости. У большинства зараженных Decapoda экстерна образуется на вентральной стороне абдомена, где эти ракообразные вынашивают кладку яиц. В результате экстерна не ощущается хозяином как чуждое тело. Появление экстерны привлекает крупных (мужских) личинок, которые на стадии циприсовидной личинки проникают в мантийное отверстие. Внутри мантийной полости они претерпевают метаморфоз, превращаясь в клеточное скопление, так называемый трихогон, который благодаря антеннулам циприсовидной личинки закрепляется в мантийной полости. Клетки трихогона заполняют самцеприемник. Остаток циприсовидной личинки отбрасывается и самцы прекращают свое существование как самостоятельный индивидуум, функционируя теперь фактически как семенник псевдогермафродитного животного.

Как правило, у данного хозяина паразитирует один паразит, но у некоторых видов (например, *Peltogasterella*) паразитов может более одного. Вероятно, каждый из них заселяет тело хозяина в виде отдельной циприсовидной личинки, но у *Boschmaella*

balani, паразитирующего на морском желуде *Balanus improvisus*, в его интерне, имеющей мешковидную форму, образуются внутренние почки, из которых развиваются самостоятельные индивидуумы.

Обычно данный паразит формирует одну экстерну, но известны виды, у которых наблюдается процесс, который толкуется как бесполое размножение. Во время линьки, когда покровы хозяина еще мягкие, интерна отпочковывает многочисленные интерны, иногда до нескольких сотен (все Thompsoniidae и некоторые другие). У рода *Diplothylacus* экстерны дифференцированы на «мужские» и «женские» в зависимости от того, какого рода половые продукты они производят.

В ископаемом состоянии не известны. В современной фауне присутствуют около 230 видов. У большей части экстерна достигает лишь нескольких миллиметров. Самый крупный вид — *Brriasaccus callosus,* паразитирующий на крабоидах из сем. Lithodidae, экстерна которого может достигать ширины 98 мм, длины 53 мм и толщины 31 мм. Корнеголовые раки преимущественно паразитируют на ракообразных отряда Decapoda, чаще всего поражая креветок. Но известны группы, паразитирующие только на морских желудях (Chtamalophilidae), гиперпаразиты паразитических равноногих раков из сем. Boryridae. Преимущественно морские, но небольшое количество видов паразитируют на тропических пресноводных крабах (например, *Sesarmaxenos*).

☐ Класс Malacostraca

К высшим ракам относят ракообразных, характеризующихся наличием парных сложных глаз, обычно двуветвистых антеннул и антенн. Экзоподиты последних обычно превращаются в так называемые скафоцериты. Мандибулы хорошо развиты. Обычно имеется 5–8 одно- или двуветвистых торакальных конечностей (переопод) и пять пар двуветвистых абдоминальных конечностей (плеопод). У ряда форм тельсон и конечности последнего сегмента абдомена (уроподы) могут образовывать еще одну тагму — хвостовой плавник. Гонопоры самок всегда располагаются на шестом торакальном сомите или его придатках. Гонопоры самца локализованы на восьмом торакальном сомите или его придатках.

Покровы у большинства видов усилены благодаря их сильной кальцификации, особенно у крупных форм, таких как бентосные Decapoda и Stomatopoda. Панцирь образует многочисленные внутренние складки (аподемы), представляющие собой внутренний скелет. К ним крепится мускулатура, в большинстве случаев демонстрирующая сегментированность. Это же характерно и для нервной системы, состоящей из метамерно расположенных ганглиев. Такие органы чувств, как механорецепторы, разбросаны по всей поверхности тела ракообразного. Хеморецепторы в виде эстетасков концентрируются на антеннулах. У многих Eumalacostraca имеются статоцисты — органы равновесия, действие которых построено на использовании земного тяготения. Они имеются у некоторых видов Anaspidacea и Isopoda, а также у всех Mysidacea и Decapoda. Эти органы лежат или внутри базального членика антеннул, то есть на переднем конце тела, или на тельсоне или уроподах, то есть на заднем конце тела. В качестве светочувствительных органов у многих Malacostraca даже во взрослом состоянии по-прежнему служит науплиальный глаз. Иногда имеется так называемый фронтальный орган, напоминающий науплиальный глаз, состоящий из трех пигментных бокалов, но лежащий вентрально или дорсально. Сложные глаза, часто стебельчатые. Исчезновение сложных глаз, происходящее в редких случаях, всегда связано с особенностями образа жизни (глубины океана, пещеры, подземные водоемы, паразитирование). Они иннервируются зрительными центрами нервной системы. В отличие от прочих ракообразных, в центральной системе Malacostraca имеются три зрительных центра.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишок. От переднего конца энтодермальной средней кишки отходят парные, но чаще очень многочисленные трубчатые железы средней кишки (гепатопанкреас). Дополнительно к этому от нее могут отходить парные или непарный слепые отростки (цекум). У Isopoda и некоторых других групп высших раков средняя кишка сильно укорочена, представляет собой лишь место впадения железы средней кишки. Самой замечательной частью пищеварительного тракта высших раков является дифференциация задней части передней кишки (эзофагуса) в дробящий и фильтрующий аппарат, который называют желудком или провентрикулюсом. Благодаря этому аппарату происходит разделение пищи на мельчайшие частицы, попадающие в железу средней кишки, в то время как более грубые компоненты выводятся прямо в кишечник, не засоряя ее. Пищеварение начинается с выделения железой пищеварительных ферментов, которые поступают в переднюю часть желудка и там смешиваются с находящейся в желудке пищей. Это происходит между утолщенными продольными складками стенок желудка. Размягченная под действием энзимов и раздробленная под давлением пресса стенок желудка пищевая кашица движется в глубоких продольных желобах между складками стенок желудка назад. Это препятствует попаданию в желоба более грубых частиц (скелетных остатков, например), так как складки каждого желоба по всей его длине действуют как водосток, ограниченный с боков рядами плотно лежащих поперек щетинок.

Проще всего устроен желудок у Anaspidacea, у которых не подразделяется на два отдела. У прочих Malacostraca он состоит из кардиального или переднего отдела (кардиа или жевательный желудок), который служит для размельчения пищи, и заднего или пилорического отдела (пилоруса, фильтрующего желудка), который предназначен для разделения самого тонкого и более грубого материала. В разных отрядах Malacostraca наблюдаются различные вариации этого плана организации.

Кровеносная система Malacostraca среди всех ракообразных имеет наиболее близкое к исходному неспециализированное строение. Сердце первично в виде трубки, тянущейся вдоль всего туловища, в каждом сегменте снабженной парой остий и парой боковых артерий. Наиболее близкое к этому строение наблюдается у Phyllocarida (Leptostraca) и Hoplocarida (Stomatopoda). У остальных Eumalacostraca сердце укорочено и, как правило, ограничено только грудным отделом, так как жабры располагаются только на торакоподах. Лишь у Isopoda сердце лежит в плеоне (абдомене), поскольку органами дыхания у них служат плавательные ножки. Количество остий редуцируется также, как и число боковых артерий.

В качестве исходных органов дыхания функционируют эпиподиты торакопод. Очевидно, такие эпиподиты существовали на всех туловищных конечностях. Трубчатые жабры на плеоподах Stomatopoda, вероятно, ведут происхождение от них. Количество эпиподитов на торакоподах варьируется в широких пределах (подробнее — ниже, в соответствующих разделах). У Amphipoda они локализованы на вентральной поверхности между конечностями, а у Isopoda отсутствуют полностью (дыхание осуществляется через покровы плеопод).

Первично в качестве экскреторной системы функционируют и антеннальные, и максиллярные железы. Это наблюдается у Leptostraca и у некоторых Mysidacea (Lophogastrida). У остальных Mysidacea (Mysida), Amphipoda и всех Epicarida функционируют антеннальные железы, тогда как у Hoplocarida, Syncarida, Cumacea, Tanaidacea и Isopoda только максиллярные. У Thermosbaenacea, вероятно, исчезают и те и другие железы. Эти железы выполняют не только собственно экскреторную функцию, но и служат для ионо- и осморегуляции.

С другой стороны, большую роль в выведении экскретов могут играть специализированные клеточные элементы типа фагоцитов, нефроцитов или определенные участки эпителия кишечника (например, гепатопанкреас) и жабр.

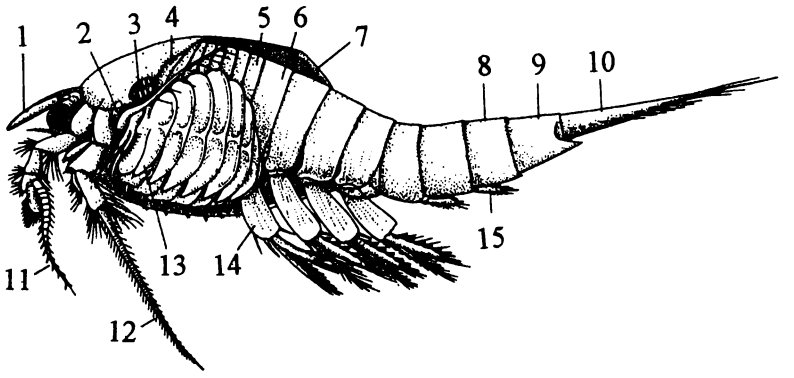


Рис. 32. Отряд Leptostraca (Gruner, 1993):
1 – рострум; *2* — мандибула; *3* — мускул-замыкатель карапакса; *4* — торакомер 1; *5* — торакомер 8; *6* — плеомер 1; *7* — карапакс; *8* — плеомер 7; *9* — тельсон; *10* — фурка; *11* — антеннула; *12* — антенна; *13* — торакопод 1; *14* — плеопода; *15* — плеопода

Исходно все высшие раки раздельнополы, но встречается протандрический (реже протогинический) гермафродитизм.

Гонады, как правило, парные, но могут сливаться. У Leptostraca, Stomatopoda и Syncarida, а также у низших креветок из Eucarida, они тянутся до конца тела. У большинства высших раков гонады ограничены тораксом. Женские половые органы всегда открываются вентрально на шестом торакомере, а мужские — на восьмом. У самцов могут возникать совокупительные органы, которые представляют собой видоизмененные эндоподиты первых и вторых плеопод, так называемые петазма и мужской отросток (appendix masculina).

Науплий в качестве личинки встречается очень редко, у Euphausiacea и у примитивных Decapoda. Сложное личиночное развитие с сильно специализированными личиночными стадиями имеется у Stomatopoda, Bathynellacea и у большинства Decapoda. У подавляющего большинства прочих высших раков наблюдается прямое или близкое к таковому развитие.

В состав класса входят 27 700 видов. Среди представителей именно этого класса встречаются самые крупные ракообразные, достигающие длины тела 60 см. Высшие раки освоили практически все биотопы Земли. Встречаются как в море — от супралиторали до абиссали, так и в пресных водах. Некоторые представители класса перешли к наземному образу жизни, в том числе на деревьях. Известны обитатели грунтовых вод, пещер. Подавляющее большинство свободноживущие, но известны комменсалы и эктпаразиты.

□ *Подкласс Phyllocarida*

• Отряд Leptostraca (рис. 32)

Тело состоит из головы, торакса и абдомена. В состав головы входят пять сомитов, в состав торакса — восемь, и абдомена — семь, включая тельсон. Карапакс двустворчатый, дорсально без замка. Он прикрывает торакс, но не голову. На переднем конце головы имеется подвижно причлененный рострум. Створки карапакса соединены мускулом-замыкателем. Глаза стебельчатые, сложные, исключая *Nebaliella* и *Nebalis typhlops*, лишенные глаз. Антеннулы обычно двуветвистые. Экзоподит расширен или пластинчатый, иногда заметно редуцирован или отсутствует. Антенны одноветвистые, хорошо развиты, могут быть подвержены половому диморфизму. Мандибулы с пальпами, обычно хорошо развиты жевательный (моляр) и режущий (инцизор) от-

ростки, но иногда они могут быть редуцированы. Максиллулы с парными эндитами и жгутообразными пальпами. Последние иногда редуцированы. Протоподит максилл обычно с четырьмя эндитами, эндоподиты и экзоподиты максилл, как правило, хорошо развиты. Эндоподит иногда может быть редуцирован. Эпиподит может иметься или отсутствовать. Максиллипед нет. Все торакомеры свободны, не слиты между собой, с восемью парами листовидных конечностей, с эпиподитами или без них. Абдомен состоит из семи сегментов, включая тельсон, несет шесть пар конечностей, из которых 1–4-е двуветвистые, хорошо развитые. Последние две пары редуцированы, одноветвистые. Уроподы не развиты. Тельсон свободен, с нечленистыми подвижными фуркальными ветвями.

В состав отряда входят преимущественно донные формы, обитающие на литорали и сублиторали всех морей, преимущественно на глубинах 10–400 м. Возможно, лишь *Nebaliopsis typica* существенную часть жизни проводит в батипелагиали на глубинах 4–5 тыс. м.

Размеры тела 0,8–5,5 см. В современной фауне 25 видов в двух семействах и семи родах *Nebalia, Paranebalia, Nebaliopsis, Nebaliella, Speonebalia, Sarsinebalia, Dahlella. Sarsinebalia typhlops* достигает глубин 2900 м. Она лишена глаз, хотя глазной стебелек развит. *Dahlella caldariensis* обнаружена пока только в районах гидротермалей у Галапагосских о-вов и несколько севернее их на глубинах 2450–2620 м. Она обитает между раковинами двустворчатых моллюсков и вестиментиферами *Riftia.*

В ископаемом состоянии известны из Нижнего Кембрия. Описаны два отряда с 50 родами.

□ *Подкласс Hoplocarida*

• Отряд Stomatopoda (рис. 33)

Тело подразделяется на голову, грудь (торакс) и абдомен. Головной отдел состоит из пяти сегментов, включая акрон, торакс — из восьми сегментов и абдомен – из шести сегментов, включая тельсон. Карапакс хорошо развит, расширен с боков. Прикрывает голову за исключением акрона и антеннулярного сегмента, и переднюю половину торакса. Бранхиостегиты не развиты, прикрывают лишь основания торакопод. Жаберная полость не образуется. Глаза стебельчатые, сложные. Изредка редуцированы. Антеннулы имеют трехчленистые стебельки, к которым крепятся три жгутика: один — дорсально, и еще один, расщепленый у основания — вентрально. Стебельки антенн двучленистые, экзоподит в виде расширенного скафоцерита, эндоподит в виде жгутика. Мандибулы с пальпами или без них, с мощными инцизором и моляром. Базальный и коксальный сегменты максиллул с эндитами. Эндоподит редуцирован, а экзоподит отсутствует вообще. Максиллы состоят из четырех сегментов, первый и второй — с эндитами. Максиллипеды отсутствуют. Восемь пар торакальных придатков, из которых первые пять вооружены ложными клешнями (субхелами), вторая пара развита в виде сильно гипертрофированных ловчих ног, с очень острыми пилообразно зазубренными когтями. Все эти торакоподы используются при добывании пищи. 6–8-й торакоподы двуветвистые, используются в качестве локомоторных органов. На абдомене имеются пять пар двуветвистых плеопод с пластинчато уплощенными экзо- и эндоподитами, часто несут жабры. Конечности шестого сегмента — уроподы, образующие вместе с дорсовентрально уплощенным тельсоном, часто срастающимся с шестым сегментом абдомена, мощный хвостовой плавник.

Толщина покровов неравномерна. Прочнее всего они на ловчих ногах и тельсоне, кутикула которых усилена за счет аморфного кальция в виде его карбонатов и фосфатов. Прочность его увеличивается за счет хорошо развитой скульптуры покровов: наличию на них выступов и углублений.

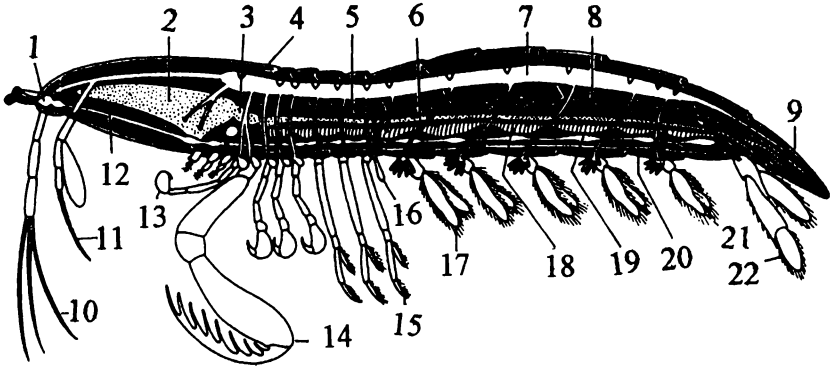


Рис. 33. Отряд Stomatopoda (Gruner, 1993). Схема внутреннего строения:
1 – надглоточный ганглий; *2* – кардиа желудка; *3* – пилорус желудка; *4* – карапакс; *5* – придаточная железа; *6* – средняя кишка; *7* – сердце; *8* – семенник; *9* – тельсон; *10* – антеннула; *11* – антенна; *12* – глоточный коннектив, соединяющий над- и подглоточные ганглии; *13* – торакопод 1; *14* – торакопод 2; *15* – торакопод 8; *16* – генитальная папилла; *17* – плеопода с жабрами; *18* – средняя кишка; *19* – ганглий вентральной нервной цепи; *20* – субнейральная артерия; *21* – плеопода 5; *22* – уропода

Особенность центральной нервной системы — наличие очень длинных окологлоточных коннективов, связывающих надглоточные ганглии с брюшной нервной цепочкой. Среди прочих органов чувств, которые не отличаются принципиально от таковых у других ракообразных, необходимо отметить особенности строения светочувствительных органов богомолов.

Между основаниями мощных стебельчатых глаз лежит функционирующий и у взрослых особей науплиальный глаз, состоящий из трех глазков (оцеллюсов). Сложные глаза сидят на подвижных стебельках и их роговица почти всегда имеет форму, близкую к цилиндрической. Продольная ось этого цилиндра перпендикулярна оси стебелька. У *Squilla mantis* каждый глаз содержит около 4000 омматидиев, которые расположены в 70–80 рядах. Омматидии покрывают три четверти поверхности цилиндрической роговицы, отсутствуя только в месте ее сочленения со стебельком. Кроме этого каждый глаз у этого вида посередине кажется как бы перетянутым поперек срединной лентой из двух рядов омматидиев. У представителей других семейств количество рядов омматидиев в срединной ленте может достигать шести. В результате этого каждый глаз состоит как бы из верхней и нижней сфер. Благодаря такой особенности строения глаз раки-богомолы приобретают для каждого глаза стереоскопическое зрение.

Пищеварительная система отличается тем, что кардиа их желудка очень сильно развита, разрастаясь в сторону переднего края головы. В маленький пилорический отдел впадает парная железа средней кишки (гепатопанкреас), сопровождающая кишечник почти до заднего конца тела, образуя в каждом сегменте туловища расширения. Очень узкий кишечник открывается анальным отверстием в передней части тельсона.

Кровеносная система развита необычно хорошо и очень правильно расчленена соответственно метамерии тела. Она во многом сохранила неспециализированность. Сердце необычайно длинное даже для ракообразных. Оно тянется от сегмента максилл до пятого или шестого сегмента плеона и несет как минимум 13 пар остий, из которых шесть приходятся на торакс и семь — на плеон. От сердца отходят головная и хвостовая аорты и 15 пар боковых артерий. Самая передняя пара из них идет в область головы и ротовых придатков, остальные 14 пар приурочены к абдоминальным метамерам. Боковые артерии подходят прямо к конечностям, давая ответвления в мускулатуру.

Органами дыхания у взрослых служат трубчатые жабры, располагающиеся на всех пяти парах плеопод. Они покрывают почти всю поверхность конечности. Каждая жабра состоит из осевой нити, от которой отходит около 30 изогнутых веточек, усаженных многочисленными тонкими нежными филаментами. У *Squilla mantis* длиной 15 см имеется около 10 000 таких жаберных филаментов 10 мм длиной и диаметром 0,2 мм каждая. Их общая поверхность составляет около 600 кв. см.

Органами экскреции служат максиллярные железы, а также нефроциты, особенно многочисленные в стенках каждого синуса, идущего от плеопод, несущих жаберные нити, до перикардия.

Раки-богомолы всегда раздельнополы. Никаких признаков гермафродитизма не обнаружено. Stomatopoda ведут одиночный образ жизни в различного типа укрытиях и норах. Они активно избегают контактов даже с особями своего вида. Исключение составляют только самки, готовые к размножению. Спаривание происходит через 1–2 минуты после встречи партнеров. Животные в это время находятся где-то посередине линочного цикла, в противоположность большинству прочих ракообразных, спаривающихся в момент сбрасывания самкой панциря.

Откладываемые яйца склеиваются в плоский пакет, который у *Squilla mantis*, например, имеет размеры 10×14 см и содержит около 50 000 яиц. Яйца удерживаются между максиллипедами и постоянно омываются свежей водой. Без материнской заботы яйца не выживают. Самки могут голодать все время вынашивания яиц (рис. 34 А).

Стадия науплия у раков-богомолов отсутствует. Из яйца вылупляется личинка, соответствующая стадии зоэа или мизисной стадии Decapoda (см. ниже). Личинка имеет своеобразное строение, позволяющее ей долгое время обитать в пелагиали и иногда очень далеко уноситься течениями от шельфа (рис. 34 Б, В). У некоторых тунцов и кальмаров — крупных хищников эпипелагиали — в желудках находят этих личинок десятками.

Раки богомолы довольно крупные ракообразные. Длина их тела от 10 до 385 мм (*Lysiosquilla maculata*). Наиболее обычны размеры тела 30–90 мм. В ископаемом состоянии известны с нижнего Карбона: 360–325 млн лет назад. В современной фауне встречаются 387 видов, подразделенных на четыре надсемейства и 13 семейств. Встречаются преимущественно на мелководьях. Самое глубоководное семейство – Bathysquillidae с тремя видами — достигает глубин 1100 м. Богомолы обитают преимущественно в море, в тропической и субтропической зонах. Имеется лишь небольшое количество видов, освоивших солоноватые воды. Единственный вид с о-ва Тайвань приспособился к жизни в речной воде.

Несмотря на относительно крупные размеры, раки богомолы имеют ограниченное промысловое значение. Некоторые виды служат лишь объектом любительского и кустарного лова, хотя в Средиземном море вылов *Squilla mantis* рыбаками Франции, Италии и Испании в некоторые годы может достигать 6300 т в год. Несколько местных видов облавливают у Филиппинских о-вов. Здесь вылов в последнее десятилетие XX века неуклонно рос от примерно 500 т в 1991 году до более чем 2000 т в 2000 году.

□ *Подкласс Eumalacostraca*

В подкласс Eumalacostraca, или настоящих высших ракообразных, входят три надотряда: Syncarida, Peracarida и Eucarida. В целом от предыдущего подкласса они отличаются отсутствием двустворчатого карапакса и седьмого абдоминального сомита. От Hoplocarida они отличаются отсутствием акрона (что оспаривается некоторыми исследователями, указывающими на его появление в эмбриональном развитии) и пяти пар ног, вооруженных ложными клешнями, и, напротив, наличием торакопод, приспособленных не только для передвижения по субстрату, но и для добывания

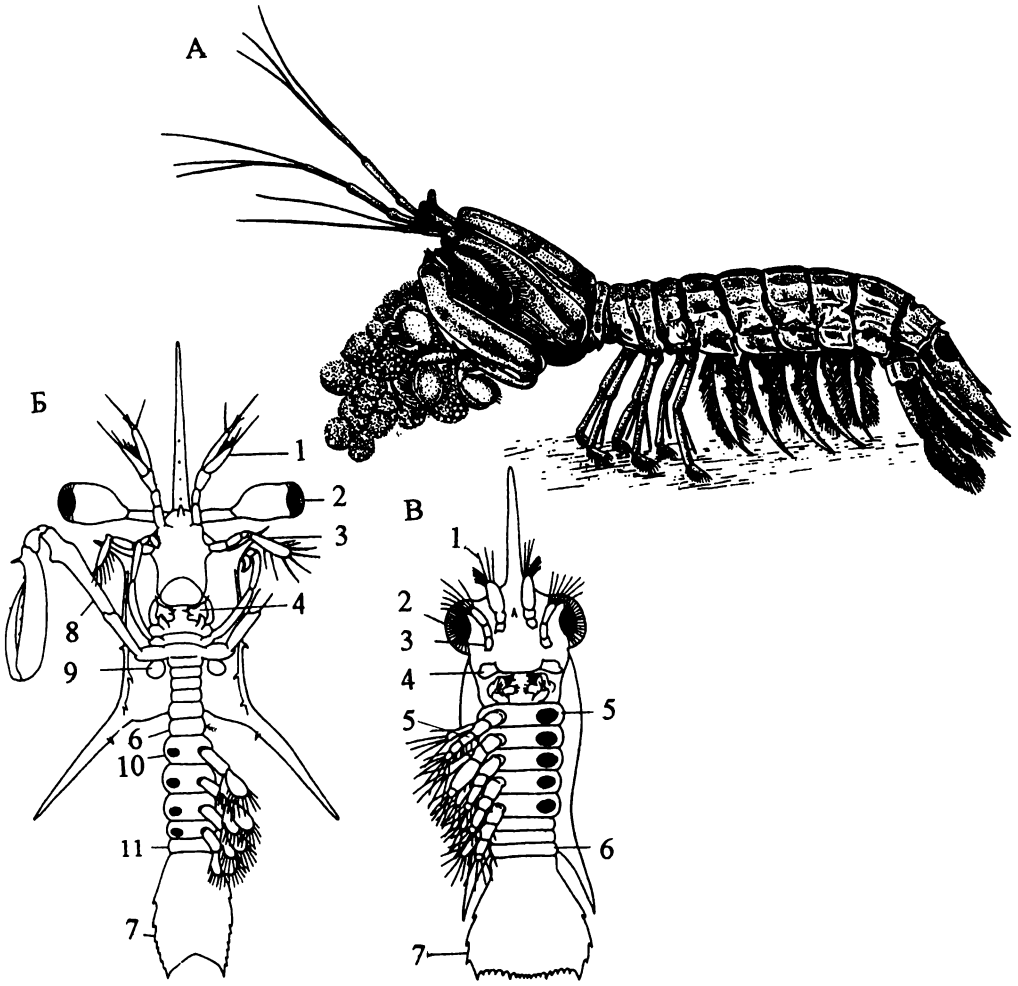


Рис. 34. Отряд Stomatopoda (Gruner, 1993):
А – самка рака-богомола *Squilla mantis* с яйцекладкой; Б, В – пелагические личинки раков-богомолов (А – псевдозоэа сем. Squillidae, Б – антизоэа сем. Lysiosquillidae; часть конечностей не нарисована): *1* – антеннулы; *2* – сложный глаз; *3* – антенна; *4* – мандибула; *5* – торакопод 1; *6* – торакопод 8; *7* – тельсон; *8* – торакопод 2; *9* – эпиподит (жабры); *10* – плеопода; *11* – плеопода

пищи. Нет у них также второй их пары, гипертрофированной и превращенной в ловчие конечности.

● НАДОТРЯД SYNCARIDA

Надотряд Syncarida представляет собой относительно небольшую группу маленьких таксонов, демонстрирующих уникальное сочетание признаков, среди которых такие, например, архаичные, как полное отсутствие каких-либо следов головного щита или карапакса. План организации характеризуется простотой. Двуветвистые торакоподы демонстрируют примитивное состояние этих придатков. В состав надотряда входят три отряда: Anaspidacea, Stygocaridacea и Bathynellacea. Кроме того, в ископаемом

состоянии обнаружены представители еще трех отрядов, прежде всего Palaeocaridacea, известный с Карбона по находкам в Северном полушарии в породах морского и прибрежного происхождения. Описано около 20 видов. В ископаемом состоянии стали известны на 45 лет раньше обнаружения первых современных представителей.

• Отряд Anaspidacea (рис. 35)

Тело состоит из головы, торакса и абдомена. В состав головы, кроме обычных пяти сегментов, входит и один торакальный сегмент, придатки которого выполняют функцию максиллипед. Торакс состоит из семи, а абдомен — из шести сегментов, не считая тельсона. Карапакс, как выше говорилось, отсутствует. Глаза стебельчатые или сидячие, изредка отсутствуют. Антеннулы двуветвистые, со статоцистом. Антенны одно- или двуветвистые. В последнем случае экзоподит в виде скафоцерита. Мандибулы с пальпами. Максиллулы с двумя эндитами и следами эндоподита.

Максиллы с двумя эндитами и двухлопастным терминальным сегментом. Как было сказано выше, имеется одна пара максиллипед. Торакальных придатков семь пар, 1–5 двуветвистые и несут эпиподит. Шестой и седьмой могут иметь экзоподит или он может отсутствовать. Торакоподы иногда лишены эпиподита, а седьмые торакоподы всегда его не имеют.

Пять пар абдоминальных придатков обычно лишены эндоподитов, или же они редуцированы. Эндоподиты первых двух пар плеопод у самцов видоизменены в копуляторные органы (гонапофизы). Уроподы хорошо развиты, двуветвистые. Вместе с тельсоном образуют хвостовой плавник.

Покровы очень тонкие. Внутреннее строение более или менее изучено лишь у *Anaspides tasmaniae*. Все системы органов демонстрируют слабую специализацию, сохранение примитивных черт строения. В качестве экскреторных органов функционируют максиллярные железы, нефридиальный канал которых необычайно длинный и очень извилистый. Первый торакомер имеет обширный участок дорсально очень утоньшенной кутикулы (так называемое Fenestra dorsalis — дорсальное окно), что служит адаптацией к облегчению ионообмена с внешней средой. Это важно, так как анаспидацеи живут в среде, очень обедненной ионами, что и привело к появлению органа, аккумулирующего их. Раздельнополые. У самок образуется сперматека. Самки *Anaspides tasmaniae*, живущих в источниках с температурой воды от –1 °С до +1 °С зимой и до 10–23 °С — летом, откладывает по одиночке относительно крупные яйца (диаметром 1 мм) на погруженные части растений, камни, корни и тому подобное. Развитие прямое. Метаморфоз личинки в постличинку происходит внутри яйцевых оболочек. Через 8–9 месяцев из яйца выходит ювенильная особь на стадии постличинки длиной 3 мм. Она имеет все сегменты тела и придатки, но глаза рудиментарные науплиальные. Тельсон образует фурку. В течение первого года жизни достигают длины 10–20 мм. Самки растут бытрее самцов. В течение 4,5–5 лет жизни размножаются трижды.

В ископаемом виде известны с Триаса. В современной фауне около 10 видов в трех семействах. Размеры тела 10–20 мм. Самый крупный представитель отряда *A. tasmaniae* достигает длины 50 мм. Обитают в горных озерах и речках Южной Австралии и Тасмании на высоте до 1000 м, реже в пещерных водах. Их биотопами служат илистые грунты, сфагновые мхи, постройки речных раков. Некоторые виды обитают в интерстициали.

• Отряд Stygocaridacea

По своему строению представители этого отряда очень близки к Anaspidacea, что служит основанием для некоторых специалистов считать Stygocaridacea семейством данного отряда.

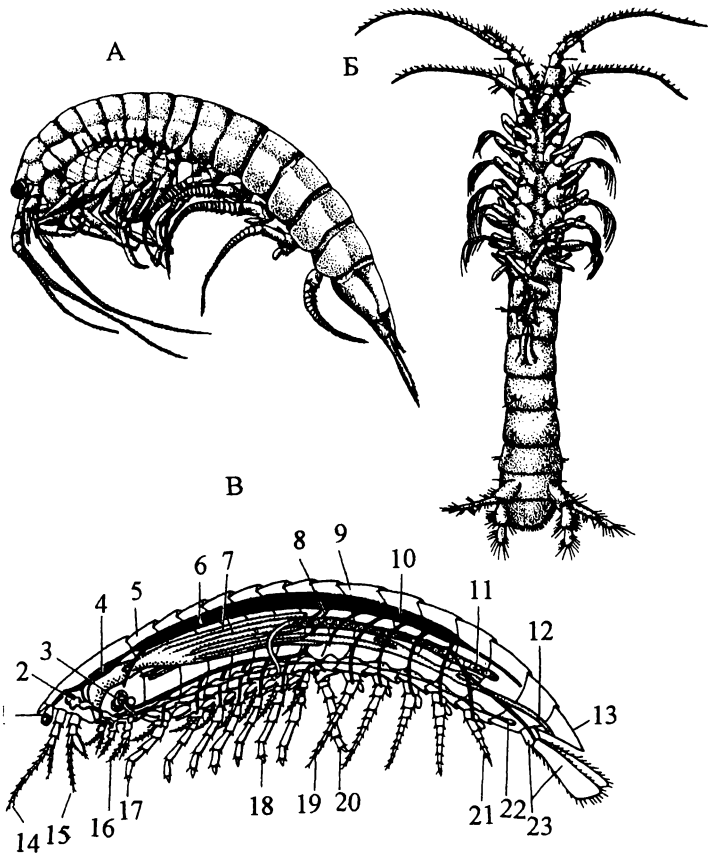


Рис. 35. Отряд Anaspidacea (из Gruner, 1993):
А – *Anaspides tasmaniae*, самка; Б – *Psammaspides williamsi*, самец; В – схема строения анаспидовых: *1* – сложный глаз; *2* – надглоточный ганглий; *3* – максиллярная железа; *4* – передняя аорта; *5* – торакомер 1; *6* – остия; *7* – железа средней кишки; *8* – нисходящая аорта; *9* – плеомер 1; *10* – сердце; *11* – яичник; *12* – задняя кишка; *13* – тельсон; *14* – антеннула; *15* – антенна; *16* – максилла; *17* – торакопод 1; *18* – торакопод 6; *19* – плеопода; *20* – торакопод 8; *21* – плеопода 5; *22* – ганглий брюшной нервной цепочки; *23* – уропода

Тело состоит из головы, торакса и абдомена. Распределение сегментов по тагмам такое же, как и у предыдущей группы. Карапакс отсутствует, но на цефалотораксе имеется маленький рострум. Глаз нет. Антеннулы двуветвистые, со статоцистом. Антенны одноветвистые, нефропор на базиподите антенн не открывается. Мандибулы без пальп, имеются зазубренные щетинки (пенициллы). Режущий и жевательный отростки хорошо развиты. Максиллулы с двумя эндитами, а максиллы с четырехлопастными эндитами. Имеется одна пара максиллипед. Семь пар торакопод, 2–6-е — с или без экзоподитов, седьмые и восьмые всегда одноветвистые, а 2–7-е с двумя эпиподитами. Плеоподы обычно отсутствуют, исключая первую и вторую пару у самцов. Они образуют петазму. Уроподы двуветвистые, а тельсон с рудиментарной фуркой.

В ископаемом состоянии известны с Перми. Размеры тела 2–4,2 мм. Семь видов в четырех родах, наиболее известные *Stygocaris, Stygocarella* и *Parastygocaris*. Обитатели интерстициали пресных вод. Известны из юго-восточной Австралии, Новой Зеландии и Южной Америки

- **Отряд Bathynellacea** (рис. 36)

Тело состоит из головы, торакса и абдомена. В состав головы, как и у других ракообразных, входит пять сегментов, торакс состоит из восьми сегментов, абдомен из пяти, не считая так называемого плеотельсона, который образуется из слияния тельсона с шестым абдоминальным сегментом. Имеются фуркальные лопасти. Глаза отсутствуют. Антеннулы одноветвистые, без статоциста. Антенны одно- или двуветвистые, без нефропора. Мандибулы с пальпами и с хорошо развитыми режущим и жевательным отростками. Максиллулы с эндитами на базисе придатка. Максиллы с двумя или тремя эндитами. Максиллипеды отсутствуют. Обычно имеются семь пар двуветвистых торакопод. Восьмая пара редуцирована или почти не развита, иногда отсутствует. На 1–7 торакоподах часто имеются 1–2 пары эпиподитов. На абдомене обычно лишь первая или первая и вторая пары плеопод, иногда они отсутствуют. Уроподы двуветвистые.

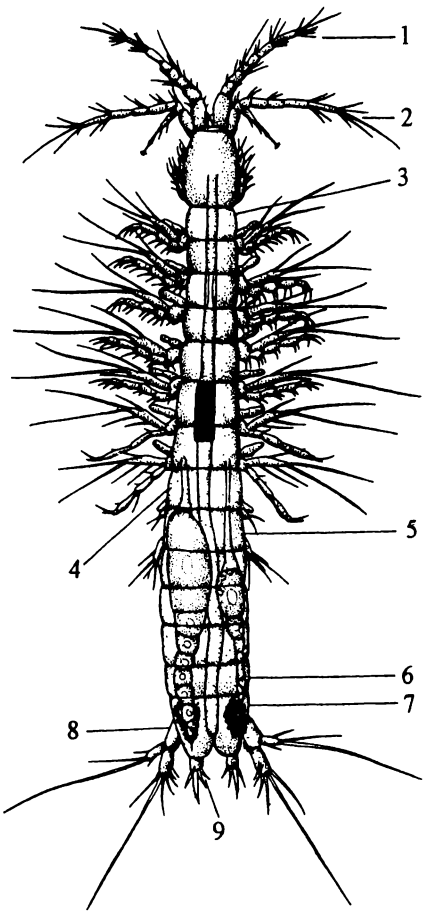


Рис. 36. Отряд Bathynelacea. *Antrobathynella stammeri* (самка, вид со спинной стороны, 2 мм). Сквозь прозрачные покровы просвечивают кишечник и яичники (Gruner, 1993):
1 – антеннула; *2* – антенна; *3* – торакомер 1; *4* – торакомер 8; *5* – плеомер 1; *6* – плеомер 5; *7* – плеотельсон; *8* – уропода; *9* – фурка

В ископаемом состоянии не известны. Обитают в интерстициали пресных вод, питаются детритом, бактериями, слизистыми грибами. Этим обусловлено червеобразное строение их тела и мелкие размеры – 0,5–5,4 мм (*Baicalobathynella magna* из озера Байкал), а также ряд их анатомических особенностей. Например, редукция жевательного и фильтрующего отделов кишечника. Количество нервных клеток в центральной нервной системе ограничено, хотя относительно размеров тела она выглядит довольно объемисто. Сильно редуциована кровеносная система. Сердце приобретает мешковидную форму и занимает лишь один или два грудных сегмента. Из сосудов развиты только передняя и задняя аорты. Особенностью строения сердца является отсутствие остий. Дыхание, видимо, осуществляется с помощью эпиподитов и через тонкие покровы. Экскреторную функцию выполняют максиллярные железы, имеющие необычайно длинный экскреторный канал, тянущийся до четвертого сегмента торакса. В каждом сегменте имеется также пара нефроцитов. Мешковидные гонады лежат в абдомене. Гонопоры открываются так же, как у всех прочих представителей синкарид.

Относительно малых размеров тела яйца довольно велики (0,11 мм). Дробление начинается уже в яичнике.

Известны около 150 видов. Широко распространены, встречаясь в Африке, на Мадагаскаре, в юго-западной и восточной Азии, Японии, Новой Зеландии, Южной Америке, а также в США и в Европе. Два

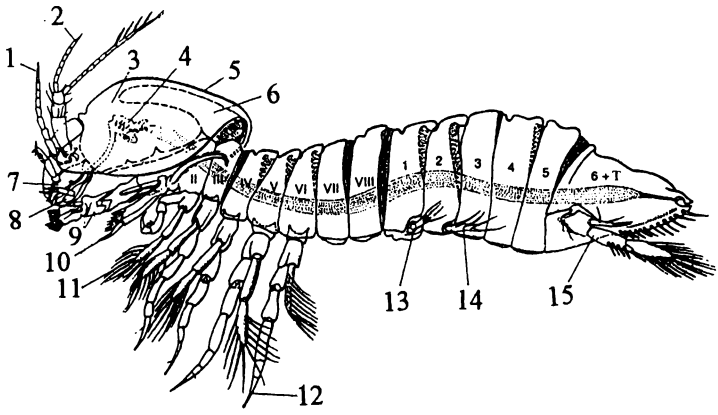


Рис. 37. Отряд Thermosbaenacea (Monod, Cals, 1999). Вид сбоку слева, ювенильная самка: II–VIII — торакомеры. *1–5* — плеомеры. *6*+T — плеотельсон. *1* — антенны; *2* — антеннулы; *3* — задняя граница головы, скрытая под карапаксом; *4* — желудок; *5* — карапакс; *6* — паллиальная полость, служащая местом инкубации яиц у зрелых самок; *7* — мандибула; *8* — максиллула; *9* — максилла; *10* — максиллипеда; *11* — торакопод 1; *12* — торакопод 5; *13* — плеопода 1; *14* — плеопода 2; *15* — уропода

вида живут в Байкале на глубинах от 0,2 до 1440 м. Еще несколько видов, в том числе еще не описанных, обнаружены в водоемах вокруг Байкала. Считается, что именно Восточная Азия — родина этой группы ракообразных, которые затем распространились в Европу и Африку, а оттуда — в Южную Америку и Новую Зеландию.

- **НАДОТРЯД PERACARIDA**
- **Отряд Thermosbaenacea** (рис. 37)

Тело почти цилиндрической формы и довольно равномерно расчленено. Оно состоит из головы, торакса и абдомена. В состав головы входят пять сегментов, как и у всех других ракообразных, и торакальный сегмент (максиллипед). Торакс состоит из семьи сегментов, а абдомен — из шести, не считая тельсона, или из пяти, не считая плеотельсона. Имеется короткий карапакс, слитый с первым торакальным сегментом и прикрывающий сверху еще два или иногда три сегмента торакса. У самок он дорсально расширен, образуя выводковую сумку. Глаза сильно редуцированы или отутствуют, иногда различимы лишь на срезе. Антеннулы двуветвистые, иногда с эстетасками. Антенны одноветвистые, их жгут состоит из небольшого количества члеников. Мандибулы с пальпами. Жевательный и режущий отростки хорошо развиты. Имеется подвижный придаток (lacinia mobilis). Максиллулы с двумя эндитами и пальпом. Максиллы с тремя эндитами, пальпом и рудиментарной лопастью (возможно, остаток экзоподита). Имеется одна пара одно- или двуветвистых максиллипед, иногда с признаками полового диморфизма. Пять-семь пар двуветвистых торакальных придатков, лишенных эпиподитов. Одноветвистые плеоподы есть лишь на двух передних сегментах абдомена. Уроподы двуветвистые. Тельсон хорошо развит. Он может быть подвижно сочленен с шестым сегментом или слит с ним, образуя плеотельсон.

Нервная система сохранила много примитивных черт организации, что особенно хорошо выражено в строении брюшной нервной цепочки. Из органов чувств сильнее всего развиты хемо- и механорецепторы. В пищеварительный тракт впадает пара желез средней кишки, тянущихся почти до тельсона и заполняющих большую часть полости тела. Кровеносная система состоит из короткого сердца, лежащего в задней

части цефалоторакса, короткой задней аорты и раздваивающейся в голове передней аорты. Мешкообразное сердце заполняется через пару остий вытекающей из складок карапакса и несущей кислород гемолимфой. Внутренняя стенка карапакса выполняет дыхательную функцию. Жаберные лакуны имеются также в эпителии эпиподитов максиллипед. Парные гонады лежат в первом и втором сегментах торакса. У зрелых самок яичники могут нести по восемь развивающихся ооцитов с каждой стороны. Яичники тянутся до уровня второго сегмента абдомена, потом изгибаются вниз и их овидукты открываются у оснований шестых торакопод. Выводные протоки у самцов тянутся почти до тельсона, там они изгибаются, опять идут вперед до оснований восьмых торакопод, где открываются на вершине совокупительного органа. Самка вынашивает относительно крупные яйца в выводковой сумке, образуемой дорсальным разрастанием карапкса.

Отсутствие оостегитов (см. ниже, у других представителей перакарид) и наличие выводковой сумки в карапксе заставляет некоторых исследователей выделять термосбенид в отдельный надотряд Pancarida.

В ископаемом состоянии неизвестны. Длина 1,5–4,0 мм. Рачки обитают в убежищах (рефугиумах) разного типа: грунтовых водах, подземных полостях, термальных источниках, где они и были впервые обнаружены. Один вид из Техаса найден в артезианском водном слое. Обнаруженная первой среди прочих термосбенид *Thermosbaena mirabilis* обитает в Тунисе в горячих источниках оазиса Эль Хамма при температуре до 43 °С. Она выдерживает повышение температуры до 45 °С, но при 47 °С уже погибает. В то же время рачки спокойно переносят длительные охлаждения до температуры 30 °С. 15 видов, то есть почти половина всех видов отряда, обитают в термальных водах с температурой преимущественно 20–25 °С. Соленость воды, в которой они обитают, у разных видов колеблется от пресной до очень соленой (Мертвое море). 21 вид найден в солоноватоводных или полносоленых водах, но большинство все-таки предпочитают олигогалинные водоемы (5–0,5‰). Это свидетельствует о морском происхождении термосбенид. И действительно, до сих пор лишь два вида обнаружены на относительно большом расстоянии от моря — 120–200 км. Остальные виды тяготеют к прибрежным районам (см. ниже).

В настоящее время известны 33 вида в трех семействах и семи родах. 17 видов, то есть более половины, описаны в 1994 году. Это говорит о том, что окончательный состав фауны термосбенид еще не установлен и действительное количество их видов должно быть значительно больше. Большинство видов известно пока из разных мест вокруг Средиземного моря: Испания, юг Франции, Италия, Сицилия, Балеарские о-ва, Босния, Далмация, Греция, Мертвое море, Тунис, Марокко, Канарские о-ва, Красное море, Сомали. Второй центр обилия видов тяготеет к Центральной Америке (Куба, Гаити, Пуэрто-Рико, Виргинские и Багамские о-ва, Мексика, Техас). Это говорит о том, что термосбенидам по крайней мере 60 миллионов лет, так как они должны были возникнуть до раскола единого материка и возникновения Атлантического океана.

Кроме этого известны находки *Theosbaena* из Камбоджи и Тайланда и видов рода *Holosbaena* из Западной Австралии.

• Отряд Spelaeogriphacea

Тело очень нежное, почти цилиндрической формы, лишь слегка уплощенное. Его длина в 4–5 раз превышает ширину. Оно подразделяется на голову, грудь и абдомен. В состав головы входят пять собственно головных сегментов и первый торакальный сегмент, несущий максиллипеды. Торакс состоит из семи, а абдомен из шести сегментов, не считая тельсона. Карапакс имеется, очень маленький, с коротким треугольным рострумом, дорсально слит с первым и прикрывает второй торакальсные сомиты. Имеются стебельчатые, но нефункционирующие, глаза. Антеннулы и антенны дву-

ветвистые. На антеннах экзоподит приобретает уплощенную форму. Мандибулы с пальпами, имеется хорошо развитая lacinia mobilis. Максиллулы с двумя слабо расчленными двулопастными эндитами. Максиллы с тремя хорошо расчлененными двулопастными эндитами. Имеется одна пара максиллипед. Из семи пар торакопод первые три пары несут экзоподиты, выполняющие вододвигательную функцию. На 5–7 паре торакопод имеются жабры. Первые четыре пары плеопод двуветвистые, хорошо развиты. Пятая пара редуцирована до минимума. Уроподы широкие, двуветвистые. Тельсон имеется.

Половые отверстия, как у прочих высших раков, на шестом (женские) и восьмом (мужские). У самцов имеется совокупительный орган на коксах восьмых торакопод. У самок коксы 2–6-х торакопод в процессе достижения половозрелости разрастаются, образуя оостегиты. Вся совокупность оостегитов служит стенками выводковой сумки.

Анатомия и репродуктивная биология до сих пор не изучены. Все известные виды объединены в два семейства. Представители одного из них известны только в ископаемом состояни с Миссиссиппиан (Карбон). Второе семейство Spaeleogriphidae в современной фауне представлено тремя монотипическими родами. Рачки обитают в подземных полостях, заполненных пресной водой, на глубинах до 20 м.

Spelaeogriphus lepidopus — самый крупный, с длиной тела 8,6 мм. Обитает в подземных пресных водах Столовой горы (недалеко от города Капштадт, Южная Африка) с температурой 10 °С. *Potticoara brasiliensis*, 7,1 мм, обитает в Мато Гроссо до Сул (Бразилия) в озере, расположенном в большом гроте на глубине 50 м. Самцы не известны. *Mangkurtus mityila* найдена в 1998 году в подземных пресных водах доломитовых пещер на северо-западе Австралии.

Судя по такому распространению, Spelaeogriphacea — осколки древней фауны палеоматерика Гондваны, сохранившиеся в подземных пресноводных рефугиумах. Все (современные и ископаемые) представители отряда найдены преимущественно в местах, в геологическом контексте относимых к Меловому периоду (140–65 млн лет) или еще более древним слоям (Миссисипскому подпериоду Каменноугольного периода: 360–325 млн лет назад). Лишь *Mangkurtus mityila* найден в формациях, имеющих третичное происхождение

- **Отряд Mictacea** (рис. 38)

Тело вытянутое, цилиндрической формы, подразделяется на три отдела: голову, грудь и абдомен, но границы между ними отсутствуют. Все сегменты торакса, абдомена и тельсон подвижно сочленены между собой. Ни торакс, ни абдомен не образуют плевр. Голова состоит из обычных пяти члеников и слитого с ними первого сегмента торакса. Торакс состоит из семи сегментов, абдомен — из шести, не считая тельсона. Имеются короткие глазные стебельки без зрительного пигмента, или же глаз нет вообще. Карапакс отсутствует. Антеннулы двуветвистые. Антенны тоже, с коротким чешуеобразным экзоподитом. Мандибулы с пальпом и lacinia mobilis на левой мандибуле. Максиллулы без пальп, двулопастные. Максиллы с двухлопастной наружной и неразделенной внутренней долями. Первые торакоподы выполняют функцию максиллипед. Они снабжены пятичленистым пальпом и лишены эпиподита. Вторые–шестые (или 3–7-е) торакоподы с экзоподитами. Восьмые торакоподы самцов (у тех видов, у которых они известны) с совокупительными органами на коксе. У самок на 1–6-х или 3–6-х торакоподах развиваются оостегиты. 1–5-е плеоподы сильно редуцированы, одноветвистые и одночленистые. Лишь у самцов вторые плеоподы заметно увеличены и двучленистые. Уроподы двуветвистые.

Эмбрионы характерно изогнуты дорсально. Из марсупиума выходит стадия, называемая «манка», лишенная восьмых торакомер.

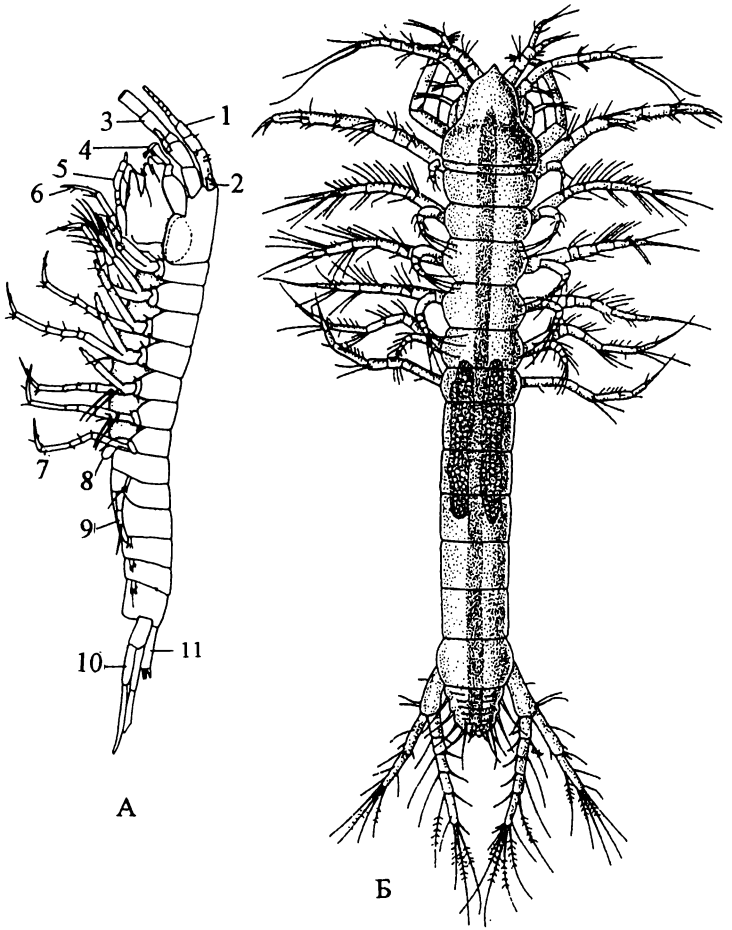


Рис. 38. Отряд Mictacea:
А — *Mictocaris halope*, самец, вид сбоку, 3,5 мм; схема строения; Б — *Thetispeleocaris remix*, самка, 1,5 мм, внешний вид, сверху (Gruner, 1993; Gutu, Iliffe, 1998); *1* — антеннула; *2* — глазной стебелек, а позади него — рострум; *3* — антенна; *4* — мандибула; *5* — максиллипеда; *6* — торакопод 2; *7* — торакопод 8; *8* — пенис; *9* — плеопода 2; *10* — уропода; *11* — тельсон

Отряд Mictacea — самый последний по времени крупный таксон среди ракообразных, описанный учеными. До настоящего времени известно лишь пять видов в трех родах, выделенных в два семейства: Mictocarididae (с видом *Mictocaris halope*, 3,5 мм, довольно многочисленным в морских гротах Бермудских о-вов — буквально заповедника редких форм животных) и Hirsutidae (с двумя родами: *Hirsutia* с видами *H. bathyalis*, 2,7 мм, найденным на глубине 1000 м в районе Гайяны, северо-восточное побережье Южной Америки, *H. sandersetalia*, 3,3 мм, найденным на глубине 1500 м к юго-востоку от Австралии, и *Thetispelecaris* с двумя пещерными видами: *T. remex*, 1,2–1,6 мм из подводных пещер Багамских о-вов и *T. yuricago*, 1,3–1,7 мм, из морских пещер о-ва Гранд Кайман на глубине 10 м, Карибское море). Как и предыдущий отряд, Mictacea — осколок древнейшей фауны ракообразных, заселявших океан 300–400 млн лет назад, сохранившийся только в рефугиумах больших глубин и мелководий.

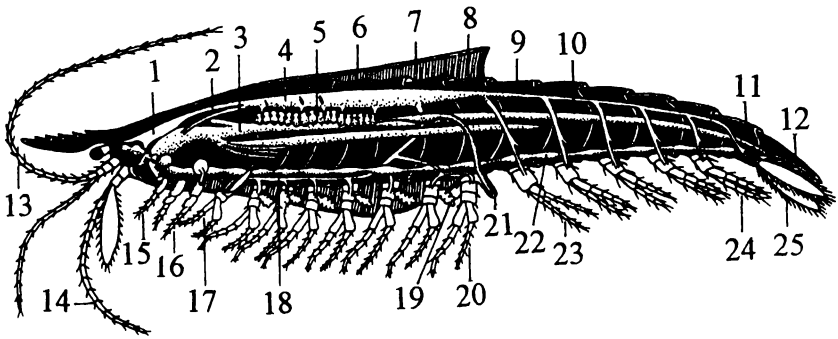


Рис. 39. Отряд Mysidacea. План строения на примере подотряда Gnathophausiida (Gruner, 1993): *1* – Cor frontalis, кровеносный синус; *2* – передняя аорта; *3* – средняя кишка; *4* – сердце; *5* – семенник; *6* – торакомер 5; *7* – карапакс; *8* – торакомер 8; *9* – плеомер 1; *10* – задняя аорта; *11* – слившиеся вместе плеомеры *6* и *7*; *12* – тельсон; *13* – антеннула; *14* – антенна; *15* – мандибула; *16* – максилла; *17* – торакопод 1; *18* – субнейральная артерия; *19* – жабры; *20* – торакопод 8; *21* – генитальная папилла; *22* – брюшной нервный ствол; *23* – плеопода 1; *24* – плеопода 5; *25* – уропода

• Отряд Mysidacea (рис. 39, 40)

Тело «креветкообразное», подразделяется на головогрудь (цефалоторакс) и абдомен. Цефалоторакс состоит из пятисегментной головы, к которой присоединяются один или два торакомера, несущие максиллипеды, торакс состоит из шести или семи сегментов, абдомен — из шести, не считая тельсона. Имеется хорошо развитый карапакс, прикрывающий голову и большую часть торакса. Он слит с первыми тремя, редко с первыми четырьмя, торакальными сегментами. Впереди карапакс обычно продолжается рострумом, а с боков между его выростами (бранхиостегитами) и телом образуется дыхательная (у Lophogastrida — жаберная) полость. Бранхиостегиты могут прикрывать основания грудных ног или оставлять их неприкрытыми. Глаза стебельчатые, сложные. Антеннулы и антенны двуветвистые. Экзоподит антенн уплощен. Мандибулы с хорошо развитыми пальпами. Максиллулы обычно с парой эндитов и одним экзитом. Иногда также имеется эндоподит. Максиллы с эндоподитом, эндитом и обычно также с экзоподитом. Имеются одна или две пары максиллипед (рис. 39).

На тораксе имеется шесть или семь пар конечностей, обычно с экзоподитами. В некоторых случаях торакоподы могут сильно удлиняться (например, у *Eucopia* удлинены 2–5-е торакоподы). У представителей подотряда Lophogastrida 2–7-е торакоподы несут двух- или четырехветвистые жабры (на восьмом торакоподе они рудиментарны). У подотряда Mysida на торакоподах отсутствуют эпиподиты (и соответственно жабры). У самок большинства Mysida на 6–8-х или 7–8-х торакоподах развиваются оостегиты, образующие выводковую сумку. У Lophogastrida и некоторых Mysida оостегиты развиваются на 2–8-х (или седьмых) парах торакопод.

На абдомене имеются двуветвистые плеоподы, которые у самок часто редуцированы или полностью исчезают. Шестой сегмент значительно длиннее остальных и у Lophogastrida на его поверхности имеется поперечный шов. Это свидетельствует о том, что последний сегмент абдомена состоит из двух слившихся сегментов. У других представителей Mysidacea седьмой плеомер обнаруживается только в эмбриональном состоянии. У взрослых его следы исчезают полностью. Уроподы часто со статоцистами. Тельсон вместе с уроподами образует хорошо развитый хвостовой плавник.

Все мизиды раздельнополы. Гонопоры открываются у самок на коксах шестых торакопод, на вершине генитальной папиллы. У самцов совокупительный орган располагается на восьмом торакомере.

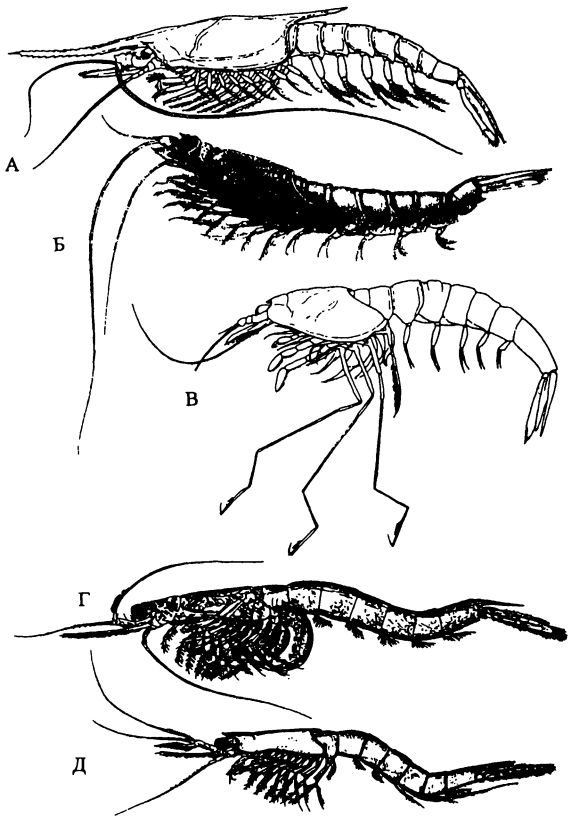


Рис. 40. Отряд Mysidacea. Типичные представители подотрядов Lophogastrida (А–В) и Mysida (Г, Д) (Nouvel, Casanova, Lagardere, 1999):
А – *Gnathophausia elegans*; Б – *Lophogaster typicus*; В – Eucopia *sculpticauda*; Г – самка *Praunus flexuosus*; Д – тот же вид, самец

Покровы тонкие и гибкие, очень слабо обызвествленные. Прочный жесткий панцирь имеется лишь у Lophogastrida. Кутикула пронизана многочисленными крошечными порами, образующими, по крайней мере, на карапаксе и абдомене характерный узор. Это отверстия чувствительных клеток (хемо- и механорецепторов) и эпидермальных желез.

Нервная система сохраняет в своем строении примитивные черты. Как правило, лишь околоротовой ганглий и ганглий первого сегмента торакса сливаются с подглоточным ганглием. Однако ганглии шестого и седьмого сегментов абдомена слились у всех видов. Все органы чувств характеризуются наличием чувствительных волосков (механорецепторы) или специальных трубок (хеморецепторы). Науплиальный глаз отсутствует. Сложные (фасеточные) глаза у большинства видов хорошо развиты и располагаются на подвижных стебельках. Количество омматидиев колеблется в широких пределах: от 200 у *Praunus flexuosus* до 5000 у *Siriella norvegica*.

Для ориентации в пространстве служат статоцисты, но они имеются лишь у Mysida (правда, у 90 % видов). Статоцисты лежат в базальном вздутии эндоподита уропод, в цисте, чья полость заполнена жидкостью. Полость через специальные щели связана с внешней средой. Вентральная стенка цисты выстлана слоем чувствительных клеток с расположенными подково- или кольцеобразно сенсиллами. На их чувствительных волосках покоится статоцист. Он имеет органическое ядро, покрытое периферическим минеральным слоем флюоритового (CaF_2), реже карбонатного ($CaCO_3$) состава.

В состав пищеварительной системы входит типичный желудок, состоящий из кардиа и пилоруса. Непосредственно позади желудка, на переднем конце средней кишки, ответвляется парный или непарный дорсальный цекум, а с боковых сторон впадает железа средней кишки, которая состоит из пяти трубочек. Самая длинная из них достигает почти до конца четвертого сегмента абдомена. В пятом сегменте средняя кишка переходит в эктодермальную заднюю кишку.

Кровеносная система у Lophogastrida имеет типичное для других Peracarida строение. Сердце тянется почти вдоль всей длины торакса и имеет до трех пар

остий. Гемолимфа из сердца поступает назад в заднюю и вперед в переднюю аорты. Последняя над желудком образует синус с сократимыми стенками (так называемый Cor frontalis, то есть буквально «переднее сердце» в переводе с латинского языка), от которого разветвляется множество мелких сосудов, прежде всего обеспечивающих надглоточный ганглий. Кроме того, от сердца отходят восемь пар боковых артерий. У Mysida наблюдается редукция сосудистой системы. Сердце занимает лишь заднюю часть торакса и имеет две пары остий. Кроме парных головных артерий имеется лишь еще три непарных боковых артерии, из которых две передние обслуживают кишечный синус. От задней аорты отходят в лучшем случае четыре пары боковых артерии.

У Mysida органами дыхания служат внутренние стенки карапакса, а у Lophogastrida кроме этого имеются жабры, представляющие собой разветвленные эпиподиты 2–8 торакопод. В узкой полости под стенками карапакса мощные эпиподиты первых торакопод, благодаря ритмичным движениям вперед-назад, образуют поток воды, который проникает в полость через отверстие у дорсолатеральных задних краев карапакса и выходит через щели между карапаксом и базальными члениками максилл.

Функцию экскреторных органов выполняют антеннальные железы. Их овальные конечные мешочки покрыты сетью кровеносных лакун. У Lophogastrida, кроме этого, сохраняются сильно редуцированные максиллярные железы. Одновременно в лакунах торакопод имеются гнезда нефроцитов, а на дорсальной стороне торакса, в тельсоне и уроподах встречаются фагоциты.

У крупнейшего представителя Lophogastrida — *Gnathophausia*, довольно обычного обитатели мезопелагиали, имеются парные светящиеся органы. Они лежат в базисах экзоподитов максилл. Это две трубочки, открывающиеся в общий «железистый мешок». При сокращении мускулатуры из его отверстия выбрасывается секрет, образующий в воде зеленоватое светящееся облачко.

Спаривание длится несколько секунд и происходит между самцом с прочным карапаксом и между линяющей зрелой самкой с уже развитыми оостегитами, которая в момент линьки выбрасывает в воду феромоны. Они привлекают самцов, готовых к спариванию. Через 30 минут после этого следует откладка яиц в выводковую сумку. Для мизид характерна относительно невысокая плодовитость. У *Mysis relicta* количество яиц в выводковой сумке варьируется, в зависимости от размеров тела самки, от 10 до 40 яиц. Самая высокая плодовитость наблюдается у крупных *Gnatophausia ingens* (около 500 яиц). Развитие эмбрионов благодаря движению оостегитов обеспечивается притоком свежей воды.

Эмбриогенез в марсупиуме проходит в три фазы. Первая — фаза яйца, протекающая внутри яйцевых мембран. Затем следует науплиоидная стадия, называемая так благодаря образованию у зародыша конечностей, типичных для науплиуса, и фурки. Во время этой фазы появляется глазной пигмент и развиваются торакоподы. Постнауплиоидная стадия наступает после науплиоидной линьки; глаза приобретают стебельчатое строение. Все эти стадии неподвижны. Прежде чем покинуть марсупиум, зародыш в постнауплиоидной стадии линяет, превращаясь в свободно подвижную ювенильную особь. Длительность развития варьируется от вида к виду в очень широких пределах. Например, у *Neomysis integer* (при температуре 15 °C) оно длится 15–22 дня, а у *Gnatophausia ingens* (при температуре 3,5 °C) — до 530 дней. До достижения половозрелости мизида проходит примерно 10–11 постмарсупиальных стадий.

В ископаемом состоянии известны с Нижнего Карбона, отстоящего от современности на 360–325 миллионов лет. Диапазон размеров 10–350 мм. На 1999 год известно 963 вида. Мизиды обитают во всех океанах. Около половины видов приурочены к прибрежному мелководью, около 30 видов ведут мезо- или батипелагический образ жизни (например, *Gnathophausia, Eucopia*) на глубинах до 7210 м (*Amblyops magna*).

Из рек и озер Европы, Америки и Восточной Азии известны около 25 видов, а 18 видов обитают в подземных полостях или источниках.

Как упоминалось выше, отряд Mysidacea подразделяется на два подотряда: Lophogastrida и Mysida (см. рис. 40).

В состав Lophogastrida входят два семейства: Gnathophausiidae с шестью родами и 40 видами и Eucopiidae с единственым родом *Eucopia* и шестью видами.

Характерными чертами строения представителей этого подотряда служат древовидно разветвляющиеся жабры на базисах торакальных конечностей (как минимум 3–7-й пар) У самок имеется семь пар оостегитов. Плеоподы двуветвистые, хорошо развиты у обоих полов, не видоизменяются у самцов. Эндоподиты уропод лишены статоцистов. Размеры тела, как правило, крупные.

Для подотряда Mysida характерно отсутствие жабр на базисах торакальных конечностей. Как минимум часть плеопод претерпевает редукцию у самцов, и все – у самок. У самцов одна или две пары плеопод всегда превращаются в совокупительные органы.

В состав подотряда входят четыре семейства.

Семейство Lepidomysidae с единственным родом *Spaeleomysis* с семью видами. Это обитатели пещер.

Семейство Stygiomysidae, тоже пещерные ракообразные, с единственным родом *Stygiomysis* и тремя видами.

Семейство Petalophtalmidae с пятью родами и 27 видами.

Семейство Mysidae, подразделяемое на семь подсемейств. В них входят 125 родов и 880 видов.

Среди солоноватоводных видов наиболее широко известна *Mysis relicta*, которая характеризуется циркумполярным распространением. Она встречается во многих внутренних водоемах, которые возникли во время отступления ледников в период последнего оледенения. Одновременно этот вид встречается в восточной части Балтийского моря. Среди прочих водоемов выделяется Каспийское море, где обитают 18 эндемичных видов, семь из которых встречаются также в Черном море. В последние годы некоторые из них активно расселяются по речной сети восточной Европы на север, достигнув уже заливов Балтийского моря.

Мизиды играют чрезвычайно важное значение в трофических цепях. Литоральные формы представляют собой важное звено между детритом, потребителем которого являются многие массовые виды, и рыбой. Мизиды найдены в желудках многих видов десятиногих ракообразных и промысловых рыб, тюленей и морских птиц. В связи с этим в самых разных районах планеты их акклиматизировали в качестве дополнительной кормовой базы рыб (Украина, Швеция, Канада, Калифорния, Невада).

• Отряд Cumacea (рис. 41)

Тело кумовых раков характеризуется довольно унифицированным и очень своеобразным обликом. Оно состоит из словно вздутого цефалоторакса и тонкого длинного абдомена. Цефалоторакс объединяет голову из пяти обычных головных и трех торакальных сегментов, несущих максиллипеды, а также торакс с пятью торакальными сегментами. Карапакс хорошо развит, прикрывает переднюю часть торакса. Глаза, как правило, имеются, но иногда отсутствуют. Сидячие, без стебельков, сложные. Слиты между собой и располагаются дорсомедиально. Антеннулы одно- или двуветвистые. Антенны одноветвистые, у самок и ювенильных особей они короткие, хорошо развиты у половозрелых самцов. Мандибулы без пальп, но с хорошо развитой lacinia mobilis. Максиллулы с пальпом и двумя эндитами. Максиллы с парой эндитов и пластинчатым экзоподитом. Имеется три пары максиллипед. Торакс несет пять пар торакопод, которые называются переоподами (или ходильными ногами). Они могут

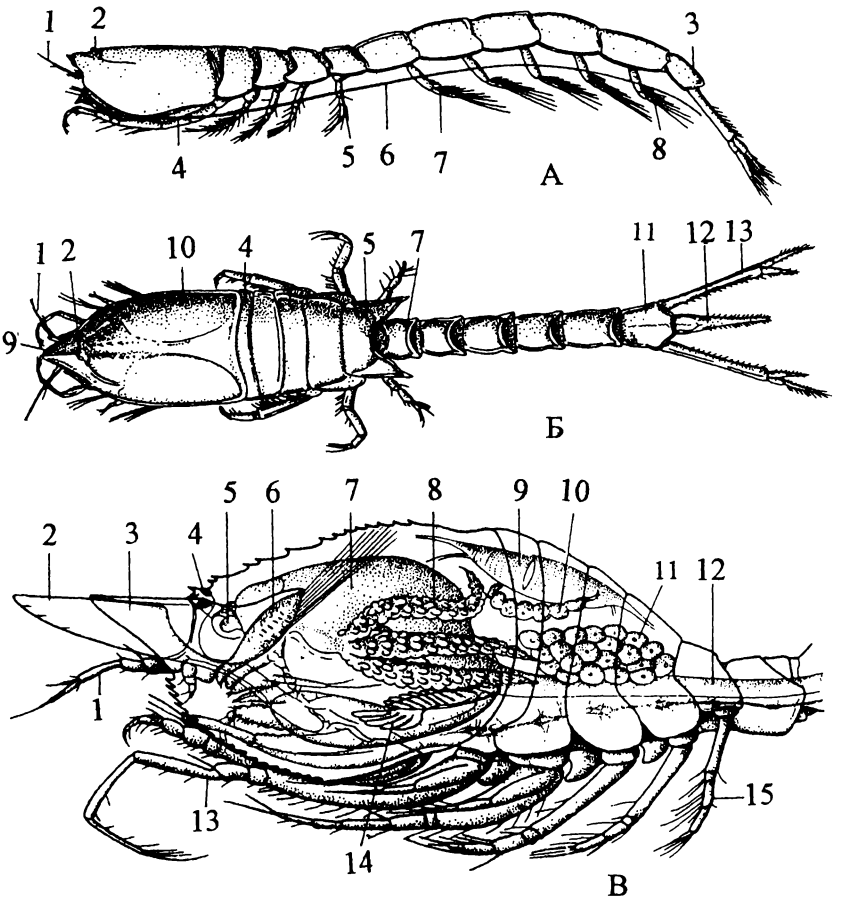


Рис. 41. Отряд Cumacea (из Gruner, 1993):
А – внешнее строение *Diastylus rathkei*, 22 мм, вид сбоку; Б – то же, *Iphinoe trispinosa*, вид сверху; *1* – антеннула; *2* – сложный глаз; *3* – плеотельсон; *4* – тораконоды *4*; *5* – тораконоды *8*; *6* – антенна; *7* – плеонода 1; *8* – плеонода 5; *9* псевдоростру; *10* – карапакс; *11* – плеомер 6; *12* – тельсон; *13* – уронода; В - анатомия *Diastylus lucifera*, 8 мм: *1* – антеннула; *2* – сифон; *3* – псевдоростру; *4* – сложный глаз; *5* – надглоточный ганглий; *6* – мандибула; *7* – желудок; *8* – пищеварительная железа; *9* – сердце; *10* – гроздьевидный орган неизвестного значения; *11* – яичник; *12* – средняя кишка; *13* – тораконод 4; *14* – жабра; *15* – тораконод 8

иметь или лишены экзоподитов. Плеоподы у самок отсутствуют. У самцов их количество варьируется. Уроподы двуветвистые, вытянутые, шиловидные. Тельсон иногда сливается с шестым сегментом (плеотельсон).

Абдомен состоит из шести сегментов, исключая тельсон, или из пяти сегментов, исключая плеотельсон (тельсон плюс шестой сегмент абдомена).

Толщина покровов неодинакова на разных частях тела. Отчасти они тонкие и гибкие, отчасти – достаточно сильно кальцифицированы. Часто они полупрозрачны, иногда матово-белые. Окраска варьируется от светло-желтого до ярко желтого, розового, ярко-красного, коричневато-оливкового и тому подобное. Некоторые виды могут быть покрыты неправильными пятнами и полосами, образованными скоплениями хроматофоров.

Нервная система демонстрирует достаточно примитивное строение. Иногда лишь нервные узлы, иннервирующие ротовые придатки и первые торакоподы, сливаются.

Все остальные ганглии брюшной нервной цепочки соединяются между собой довольно длинными коннективами и приурочены к соответствующим сегментам. Все органы чувств, представленные чувствительными щетинками, подразделяются на механические и химические рецепторы. Прежде всего они локализованы на антеннулах и антеннах. Сложные глаза лежат дорсально на оптической лопасти и почти всегда представляют собой лежащий посередине ее непарный орган. Лишь изредка глаза отделены друг от друга (*Nannastacus*). Каждый глаз, как правило, состоит из 3–4-х, в крайнем случае, 11 омматидиев. У глубоководных видов глаза редуцируются вообще.

Пищеварительная система состоит из желудка очень примитивного строения. Состоящая из 1–4-х простых трубочек железа средней кишки впадает в желудок сзади. Средняя кишка тянется иногда до последнего сегмента абдомена. Короткая эктодермальная задняя кишка впадает в тельсон вентрально, открываясь там анальным отверстием.

Мешковидное сердце тянется внутри цефалоторакса с третьего по седьмой, иногда лишь по пятый сегмент. Оно охвачено мышечными лентами и имеет лишь одну пару остий. На его переднем конце начинается длинная передняя аорта, образующая над желудком так называемый cor frontalis. От заднего конца сердца отходят пара задних аорт, тянущихся до самого тельсона. Возможно, они гомологичны паре боковых артерий.

Гемолимфа бесцветна и содержит амебоидные клетки. Она поступает в лакуны, омывающие органы дыхания: жаберные ветви эпиподитов торакопод 1, внутренние покровы карапакса, как у мизид. Оттуда гемолимфа поступает в перикард и через остии — назад в сердце.

Экскреторными органами служат максиллярные железы, открывающиеся на базальном членике максилл. Они тянутся назад до уровня заднего края желудка. Между сердцем и гонадами лежит орган неизвестного назначения, напоминающий виноградную гроздь. Предполагают, что он тоже представляет собой часть экскреторной системы.

Кумовые раки раздельнополы. Гонопоры располагаются у самок на коксах третьих переопод и на стернитах восьмых торакальных сомитов у самцов. У самок развиваются оостегиты, образующие выводковую сумку или марсупиум.

Все кумовые раки — обитатели мягких грунтов. Лишь небольшое количество видов предпочитают тонкие или грубые пески. Объектами их питания в первую очередь служат также зарывающиеся животные.

В ископаемом состоянии в Европе известны с Перми (285 млн лет), а в Северной Америке — с Верхнего Карбона (385 млн лет). В современной фауне более 1000 видов. Они имеют длину тела преимущественно 5–12 мм. Самый крупный вид (*Diastylus goosiri*) достигает длины 35 мм. Встречаются в морских и солоноватых водах от уреза воды до глубин 2560 м.

Отряд подразделяется на девять семейств.

• Отряд Isopoda (рис. 42, 43)

Тело чаще всего дорсовентрально уплощено. Оно подразделяется на голову (цефалон), грудь (перейон) и брюшко (плеон). Карапакса нет. Первый торакомер всегда, а иногда и второй, сливаются с головой. Имеются сложные глаза, но, как правило, не стебельчатые. Маленькие стебельки встречаются у представителей подотряда Gnathidea. У самцов некоторых видов из подотряда Anthuridea может наблюдаться появление глазков (оцеллюсов). В связи с паразитическим или подземным образом жизни глаза могут редуцироваться. Антеннулы одноветвистые, у некоторых могут редуцироваться. Антенны одноветвистые. Их стебельки состоят из 4–6 члеников, иногда редуцированы (см. рис. 42).

Мандибулы обычно с пальпами, изредка редуцированы. Максиллулы с 1–3 эндитами, могут быть редуцированы или видоизменены в колющие или сосущие при-

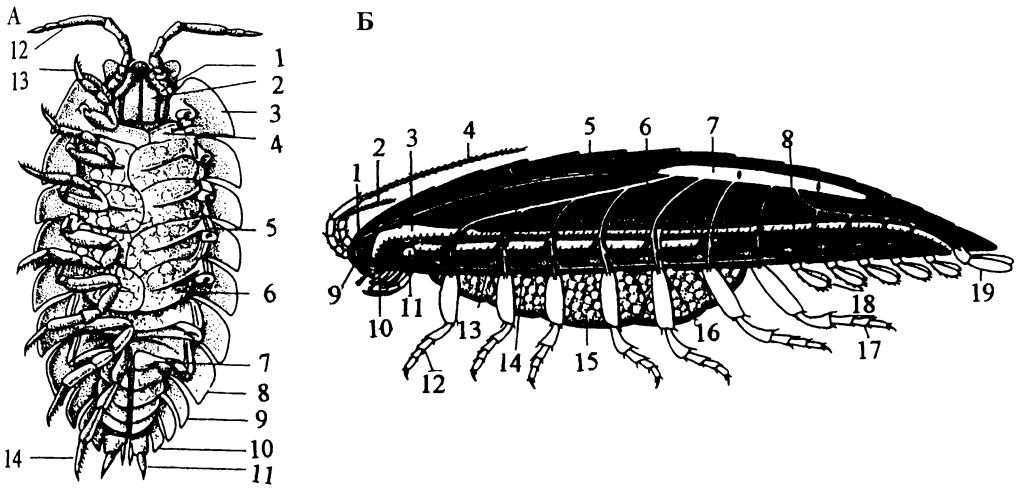


Рис. 42. Отряд Isopoda (Gruner, 1993):
А – внешнее строение *Porcellio scaber*, 12 мм, вид снизу, ходильные ноги левой стороны тела удалены. Самка с марсупиумом: *1* – мандибула; *2* – максиллипеда; *3* – торакомер 2; *4* – оостегит 1; *5* – часть водоводной системы; *6* – оостегит 5; *7* – плеопода; *8* – торакомер 8; *9* – плеомер 3; *10* – плеомер 5; *11* – уропода; *12* – антенна; *13* – торакопод 2; *14* – торакопод 8; Б – схема строения тела равноногих раков: *1* – сложный глаз; *2* – антеннула; *3* – желудок; *4* – антенна; *5* – передняя аорта; *6* – яичник; *7* – сердце; *8* – кишечник; *9* – надглоточный ганглий; *10* – максиллипеда; *11* – максиллярная железа; *12* – торакопод 2; *13* – субневральная артерия; *14* – железа средней кишки; *15* – марсупиум; *16* – половое отверстие самки; *17* – торакопод 8; *18* – плеопода; *19* – уропода

способления. Максиллы с 2–3 эндитами могут быть также превращены в колюще-сосущих придатки или редуцированы у тех же форм, у которых аналогично видоизменены максиллулы. Имеется, как правило, одна пара максиллипед, эндоподиты которых состоят из пяти сегментов. Иногда количество сегментов максиллипед редуцировано. У Gnathidea имеется две пары максиллипед, причем вторая видоизменена в своеобразный оперкулюм (крышечку). Торакоподы без экзоподитов и эпиподитов, в пределах отряда заметно варьируются по строению в зависимости от выполняемой ими функции. У самок они с оостегитами. Торакоподы могут служить для передвижения по субстрату или для захвата чего-либо. Их коксы могут образовывать так называемые коксальные площадки и срастаться с перейоном. У некоторых видов количество грудных ног редуцируется. Первая пара (а иногда и вторая) может быть гипертрофирована за счет развития мощных ложных клешней. Абдоминальные придатки также варьируются по строению от подотряда к подотряду. Они могут выполнять плавательную (первые 2–3 пары) и дыхательную (задние 2–3 пары) функции, могут видоизменяться в совокупительные органы, могут превращаться в оперкулюм, защищающий другие плеоподы. Уроподы с одночленистыми ветвями, вместе с тельсоном, срастающимся с последним сегментом абдомена (плеотельсон), образуют хвостовой плавник. Уроподы могут также превращаться в своеобразный оперкулюм.

Гонопоры самок открываются на шестом, а у самцов — на восьмом торакомере.

Среди изопод есть свободноживущие и паразитические, морские и пресноводные, наземные и пещерные виды. Поэтому кроме «нормальной» дорсовентрально сжатой формы тела, можно встретить рачков с вытянуто-цилиндрическим телом (например, Anthuridea), со сдавленным с боков (Phreatoicidea), с прихотливо-скульптурированным телом и паукообразными конечностями (многие Asellota), и даже потерявшими все признаки внешнего членения мешкообразными паразитическими изоподами (на-

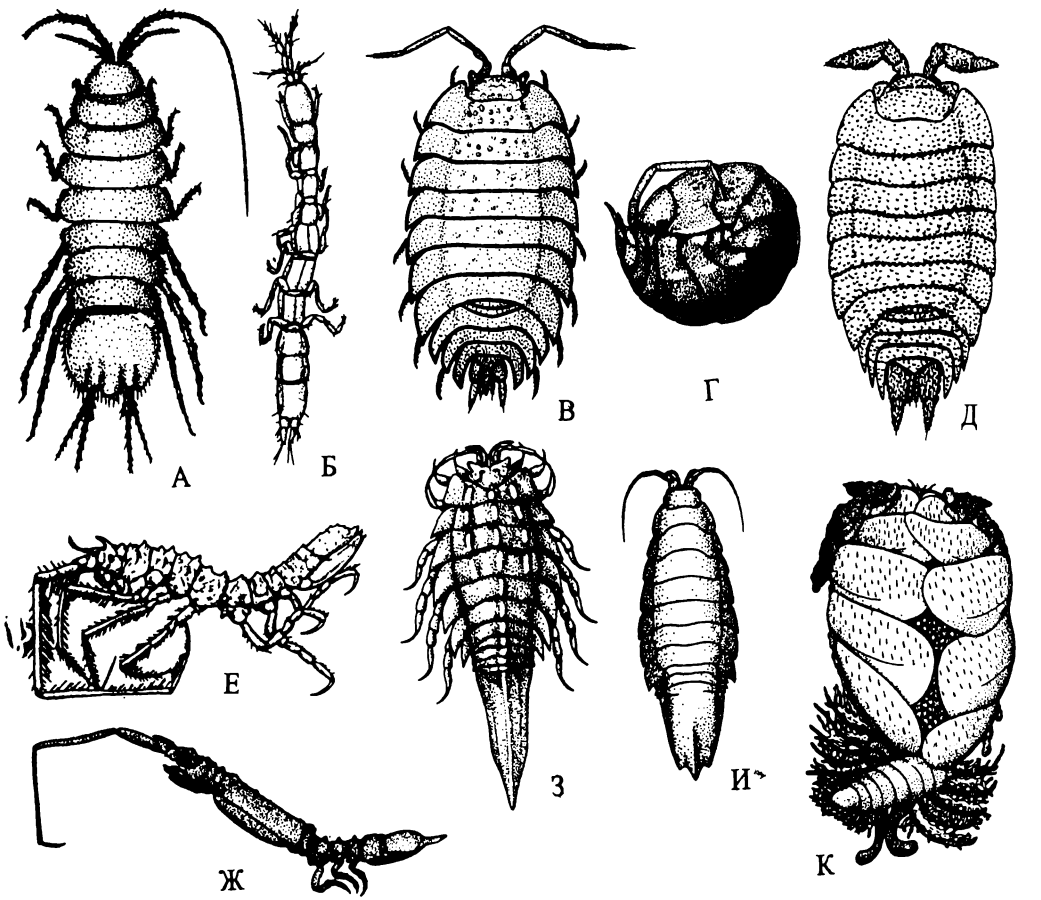


Рис. 43. Отряд Isopoda. Представители основных подотрядов (Gruner, 1993):
Подотряд Asellota: А — *Asellus aquaticus*; Б — *Microcerberus fukudai*, самец, 0,98 мм. Подотряд Oniscidea: В — *Oniscus asellus*, самка, 15 мм; Г — *Cylisticus convexus*, самка, свернувшаяся в клубок, диаметром 6,4 мм; Д — *Plathyarthrus hoffmannseggii*, самка, 4 мм. Подотряд Valvifera: Е — *Antarcturus ultraabyssalis*, самец, 30 мм, с глубины 7280 м; Ж — *Astacilla longicornis*, самка, 20 мм; З — *Saduria entomon*, самец, 60 мм; И — *Idothea balthica*, самец, 26 мм. Подотряд Cymothoida: К — *Ione thoracica*, самка, 8 мм

пример, Bopyridae). У многих видов тело способно сворачиваться в клубок, приобретая сферическую форму.

Покровы у большинства водных обитателей эластичные. Сильнее всего кальцифицированы покровы у наземных Oniscidea. Соли кальция, получаемые с пищей, откладываются между эластичными хитиновыми пластинками, образуя конструкции, напоминающие железобетон. Покровы выполняют функции защиты тела от испарения воды.

Нервная система у сухопутных Oniscidea в области надглоточного ганглия представляет собой единое образования. Фасеточные глаза располагаются по бокам, а иногда на дорсальной стороне цефалоторакса. У Oniscidea фасеточные глаза состоят лишь из небольшого количества глазков, а антеннулы очень короткие. Из-за этого чувствительный зрительный центр в протоцеребруме упрощен, дейтероцеребрум слабо развит. У Janiroidea (Asellota) глаза располагаются на неподвижных латеральных

выступах (удлинениях) головогруди. У глубоководных и пещерных изопод наблюдается редукция глаз вплоть до их исчезновения. Количество омматидиев, например, у *Bathynomus giganteus*, достигает примерно 3000 в каждом глазу, у хищных Cirolanidae их сотни, а у упоминавшихся выше Oniscidea —20–30 или даже меньше.

Ганглии, иннервирующие ротовые придатки и максиллипеды, часто смещены к подглоточному ганглию, расчленение которого несет хорошо заметные примитивные черты. Остальные семь нейромеров торакса образуют типичную нервную лестницу из нервных узлов и связывающих их коннективов. Ганглии плеона, напротив, всегда более или менее сближены.

В качестве механо- и хеморецепторов выступают щетинки и чешуйки, разбросанные по кутикуле. Антеннулы несут эстетаски, выполняющие такую же функцию. Эстетаски укороченных антеннул служат гигрорецепторами, то есть органами чувств, способными оценивать уровень влажности воздуха. Многие Anthuridea имеют на плеотельсоне парные или непарные статоцисты, очень просто устроенные.

Эктодермальная часть пищеварительной системы (передняя кишка) подразделяется на пищевод (эзофагус) и желудок. У кровососущих форм они преобразованы в глоточный насос. На заднем конце желудка в него впадает железа средней кишки, которая в этом случае представляет собой энтодермальную часть общей системы кровососания. Передняя часть эктодермальной задней кишки у этих изопод снабжена сфинктером, образуя емкость для хранения крови, которая отделена от короткой и часто слабо развитой задней кишки. Энтодермальная часть кишечника у онисцид, обозначаемая обычно как «средняя кишка», образует своеобразный тифлозоль в виде тянущихся дорсально двух каналов. У наземных изопод пища в желудке лишь перемешивается вместе с поступающими из железы средней кишки пищеварительными ферментами и относительно быстро поступает в накопительную часть кишечника. Когда она наполняется, содержимое через оба тифлозоля поступает назад в желудок и там отфильтровывается. Всасывание происходит только в железе средней кишки. В передней части задней кишки, однако, пища не только сохраняется, но и смешивается с пищеварительными ферментами и подвергается лизису. Пищевое депо особенно хорошо развито у хищных и кровососущих изопод. У многих изопод этот отдел отвечает также за осморегуляцию.

Кровеносная система состоит из лежащего в задней части тела сердца, которое располагается здесь потому, что здесь же находятся органы дыхания (плеоподы). Сердце находится в перикардиальном синусе, который тянется от заднего конца тела до пятого торакомера. К септам перикардия крепится сегментарно расположенная мускулатура (крыловидные мышцы). Сердце позади слепо замкнуто, а вперед и в стороны от него отходят артерии. У водных форм гемолимфа поступает в сердце через пару симметрично расположенных остий, а у наземных Oniscidea имеются две пары остий.

Как упоминалось выше, органами дыхания служат плеоподы, вторично измененные для этого из плавательных ножек, выполняя одновременно осморегуляторную функцию. Эпиподиты, служащие жабрами у некоторых мало специализированных форм, полностью исчезают.

У наземных изопод (Oniscidea) экзоподиты плеопод служат для дыхания атмосферным кислородом. Для этого внутри них появляется подобие легочных альвеол различного строения. Они образуются в результате увеличения суммарной поверхности дыхательного эпителия благодаря появлению на нем большого количества складок.

Экскреторными органами служат максиллярные железы. Кроме этого имеются нефроциты и нефрофагоциты.

Парные гонады лежат в тораксе. У только что выходящих из марсупиума ювенильных особей они гермафродитны, но в дальнейшем их развитие идет в сторону семенников или яичников.

Большинство изопод раздельнополы. Представители разных полов отличаются по строению вторых (иногда первых и вторых) плеопод. Часто незначительные отличия имеются и в строении тела. У паразитических форм (Cymothoidae, Bopyridae) встречается протерандрический гермафродитизм, так же как у некоторых наземных форм, но в измененной форме. У многих Bopyridae сохраняется раздельнополость, но карликовые самцы, сохраняющие типичное «изоподное» строение, обитают на сильно видоизмененных самках. У некоторых наземных изопод из Северной Америки встречается партеногенез. Он наблюдается у тех популяций, которые располагаются на периферии видового ареала.

Яйца вынашиваются в марсупиуме. Он образован пятью (редко четырьмя) парами оостегитов, развивающихся на 2–6-х торакоподах. Выводковая камера ограничена коксами этих конечностей. У видов с большими, уплощенными и слившимися коксальными пластинками они также срастаются со стернитами соответствующих сегментов вдоль всей длины каждого торакомера.

Количество откладываемых яиц варьируется от 25 у *Jaera albifrons* длиной в 3 мм до более чем 300 яиц у видов рода *Idothea* с длиной тела 18 мм. У паразитических форм плодовитость может достигать 2500 яиц.

Развитие практически прямое. Из яйца вылупляется особь, имеющая уже все сегменты тела, за исключением восьмого торакомера. Эта стадия первой манки, которая еще некоторое время проводит в марсупиуме материнской особи. Там манка претерпевает еще две линьки (вторая и третья манки), в результате которых появляется последний торакопод и формируется ювенильная стадия. Лишь у Cymothoida в связи с их паразитическим образом жизни существуют личиночные особи.

В ископаемом состоянии известны с Перми (285 млн лет — подотряд Phreatoicidea) и Триаса (подотряд Flabellifera). Изоподы освоили почти все известные биотопы Земли. В море они обитают от литорали до самых глубочайших океанических желобов с глубиной 10 000 м. В пресных водах живут в крупных озерах, реках, ручьях, источниках и пещерных водах. Много видов известно из интерстициали. На суше изоподы распространены от супралиторали морских побережий до горных районов и полупустынь.

Отряд имеет следующую таксономическую структуру (рис. 43):

Подотряд Phreatoicidea

Около 50 видов. Размеры тела 5–45 мм.

Обитатели пресных вод Австралии, Новой Зеландии, Южной Африки и Индии. Они встречаются в ручьях и озерах, а также в грунтовых водах.

Подотряд Calabozoida

Известен лишь один вид *Calabozoa pellucida*, лишенный глаз. Длина тела 3,4 мм, обнаружен в пресных источниках Венесуэлы.

Подотряд Asellota или водяные ослики

Около 1650 видов, большинство из которых меньше 5 мм.

В состав подотряда входят шесть надсемейств с 17 семействами. Большинство видов — обитатели моря, прежде всего больших глубин (надсемейство Janiroidea). Среди пресноводных водяных осликов (почти все Aselloidea) много обитателей подземных вод.

Подотряд Oniscidea или наземные ослики

В состав отряда входят около 3500 видов. Длина тела от 2 до 50 мм, преимущественно 5–15 мм.

Онисцидеи — единственная обширная группа ракообразных, по настоящему освоивших сушу и в процессах размножения не зависящая от воды. Они заселили все континенты от морских побережий до гор и полупустынь.

В состав подотряда входят 33 семейства, которые подразделяются на три группы в зависимости от особенностей строения мужского полового аппарата и выводных протоков гонад.

Подотряд Valvifera

Около 500 видов, преимущественно длиной 5–20 мм, максимальная длина 110 мм (*Glyptonotus antarcticus*).

Почти все виды обитают в море. Лишь очень редко встречаются в солоноватых и пресных водах. Это донные животные, обитающие в зарослях растительности, на теле животных, под камнями или зарываясь в грунт. Плавают, как правило, брюшной стороной вверх, но на очень маленькие расстояния. В состав подотряда входят пять семейств.

Подотряд Anthuridea

Насчитывает примерно 330 видов длиной от 4 до 45 мм, но очень редко крупнее 20 мм.

Преимущественно морские формы. Все представители подотряда донные животные, обитающие в расщелинах и трещинах разного рода, зарываясь в грунт или прикрепляясь к растениям. Плавают (спинной стороной вверх) на очень короткие расстояния. Все известные виды — хищники, встречающиеся от литорали до до больших глубин.

В состав подотряда входят пять семейств.

Подотряд Sphaeromatidea

Около 900 видов длиной 4–15 мм.

Подавляющее большинство видов — обитатели моря. Лишь малое количество форм встречается в пресных водах, чаще всего в подземных. Большинство видов обитают на литорали и сублиторали, но несколько видов могут достигать глубины 4000 м.

В состав подотряда входят 7 семейств.

Подотряд Cymothoida

Подотряд насчитывает около 1450 видов. Большинство их имеют длину тела от 5 до 30 мм. *Bathynomus giganteus* — крупнейший из равноногих раков — достигает длины 400 мм.

Подавляющее большинство видов живут в море, прежде всего на литорали и сублиторали, лишь отдельные виды известны из пресных вод, отчасти в пещерах. По способу питания это хищники или эктопаразиты-«кровососы», нападающие на рыб или других ракообразных. Среди последних выделяются представители подсемейства Bopyridae.

В состав подотряда входят 10 семейств.

- **Отряд Tanaidacea** (рис. 44)

Тело дорсовентрально уплощенное или субцилиндрическое, лишь изредка широко эллиптической формы. Оно подразделяется на голову, грудь (перейон) и брюшко (плеон). Карапакс короткий, сросшийся с первыми двумя торакомерами. Первый торакомер сливается с головой. Имеются сложные глаза, расположенные на выступающих лопастях, часто отсутствуют. Антеннулы и антенны одно- или двуветвистые.

Мандибулы обычно с пальпами или без. Подвижный придаток (lacinia mobilis) иногда встречается только на левой мандибуле. Максиллулы с эндоподитами и одним или двумя эндитами, иногда отсутствуют. Максиллы могут быть развиты нормально или редуцированы. Одна пара максиллипед. Семь пар торакопод. Первая пара часто с относительно крупными клешнями, с признаками полового диморфизма. Абдоминальные придатки в количестве пяти пар, двуветвистые, часто редуцированы по размерам и по количеству. Иногда могут отсутствовать. Уроподы маленькие, слабо развитые, палочковидные. У малоспециализированных форм — с малочленистыми эндоподитами и многочленистыми экзоподитами. Наблюдается редукция числа члеников у тех и у других. У Tanaidae эноподиты исчезают полностью.

Анатомическое строение до сих было изучено лишь у трех видов, поэтому приводимые ниже сведения в достаточной степени приблизительны. Покровы цефало-

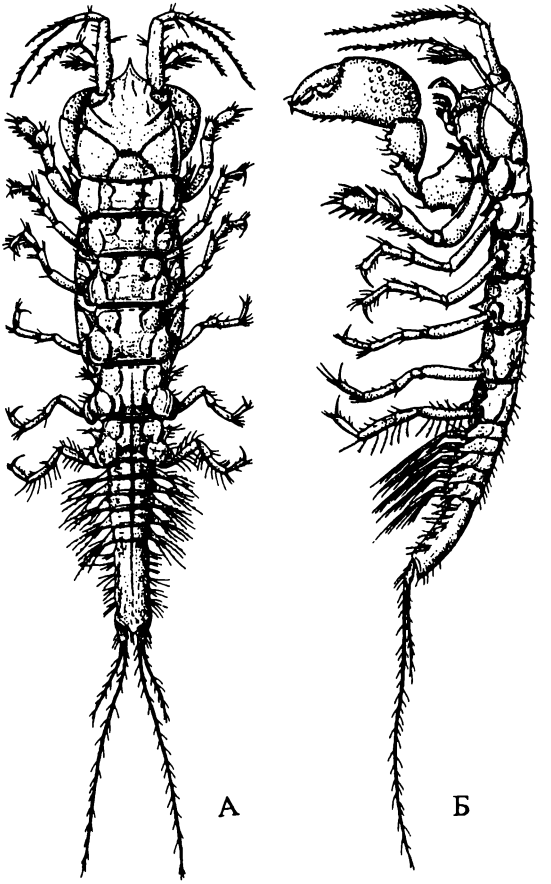


Рис. 44. Отряд Tanaidacea (Gruner, 1993), *Apseudus spinosa*, 13 мм:
А — самка, вид сверху; Б — самец, вид сбоку

торакса и клешней относительно толстые, сильно обызвествленные. Нервная система не имеет особенностей, обращающих на себя внимание. У представителей подотряда Tanaidomorpha отсутствует надглоточный ганглий. У клешненосных форм имеется мандибулярный ганглий, образующийся в результате укорочения коннективов внутри подглоточного нервного скопления. В качестве органов чувств функционирует пара маленьких сильно редуцированных сложных глаз. Они располагаются на конических бугорках, которые, вероятно, представляют собой сильно редуцированные глазные стебельки. Каждый глаз содержит 7–12 омматидиев. Функцию хеморецепторов выполняют эстетаски антеннул, которые у самцов могут быть увеличены. Кроме того, на теле имеются чувствительные щетинки и волоски.

В стенке ротовой полости у танаидаций имеются два эпифарингеальных мешочка, образующих вздутия. Подобные образования отсутствуют у других ракообразных. Эзофагус выстлан толстым хитином и его полость имеет Х-образное сечение. Он переходит в желудок, кардиальный и пилорический отделы которого нерезко отделены друг от друга, но все же образуют отделы, столь характерные для Malacostraca. Всегда имеется пара длинных желез средней кишки. Они служат единственным мезодермальным элементом пищеварительной системы, так как жевательный желудок переходит непосредственно в заднюю кишку и весь кишечник выстлан хитиновой интимой без заметных в световой микроскоп клеточных границ между этими отделами.

Кровеносная система имеет довольно примитивное строение. Сердце располагается в тораксе, заканчиваясь уже на уровне пятого торакомера. Оно лежит в перикардиальном синусе с хорошо выраженной перикардиальной мембраной и имеет на уровне четвертого и пятого торакомеров пару несимметрично расположенных остий. От сердца вперед отходит аорта, которая над желудком идет к так называемому cor frontalis – синусу, снабжающему кровью мозг, верхнюю губу и обе пары антенн. Оттуда гемолимфа поступает в большие лакуны, которые своими ответвлениями связаны с наружной и внутренней поверхностями полости карапакса, образуя там сеть тонких капилляров. Именно здесь происходит газообмен. В результате внутренние стенки полости карапакса служат органом дыхания. Оно облегчается благодаря активным движениям эпи-

подита максиллипед, прогоняющего через дыхательную полость поток воды. В задней части карапакса сеть капилляров переходит непосредственно в перикардиальный синус. Каудально от сердца отходит парная аорта, снабжающая кровью плеон.

Органами экскреции служат максиллярные железы, лежащие по бокам желудка. У некоторых форм обнаруживается также рудимент антеннальной железы в виде комплекса железистых клеток, функция которых связана с обеспечением линьки.

Яичники трубчатые и парные. Гонопоры самок открываются на шестом, а у самцов — на восьмом торакомере. Семенники последних сильно укорочены. Оостегиты у самок образуют марсупиум. Встречаются как раздельнополые, так и гермафродитные особи. В последнем случае наблюдается протогиния, то есть рачки сначала функционируют как самки, а потом превращаются в самцов.

Большая часть танаидаций обитают в трубках. Ходильные ноги рачков V-образно изогнуты, благодаря чему облегчается их сцепление со стенкой трубки. В состав внутренней поверхности стенок трубки входят фекалии рачков, экзувии, то есть сброшенная во время линьки кутикула. У самок, несущих яйца, трубка позади замкнута, а впереди может удлиняться, превышая длину тела рачка в пять раз. У самцов трубки построены не столь тщательно и не замкнуты. Сквозь трубку проходит поток воды, образуемый благодаря метахрональному биению плеопод рачка.

Пищей служат микроорганизмы, как эпифиты поселяющиеся на водорослях, диатомеи и детрит. Иногда встречаются в питании мелкие нематоды и гарпактициды.

В отряд входят около 460 современных видов. Известны восемь ископаемых видов, два из которых из Верхнего Карбона (385 млн лет). Их относят к подотряду Antracocaridomorpha. Остальные ископаемые виды из Триаса и Юры относятся к надсемейству Ophtalmopseudoidea из подотряда Apseudomorpha. В этот подотряд входят семь современных семейств танаидаций, обитающих в море на глубинах от уреза воды до абиссали.

В подотряд Tanaidomorpha входят пять семейств, известных только из современной фауны. Некоторые формы очень многочисленны. Так, *Tanais dulongii*, достигающий длины 7 мм, обитатель прибрежных вод северной Атлантики, где он поселяется на водорослях и морской траве на глубинах 0–30 м, может достигать численности 146 000 особей на квадратный метр.

- **Отряд Amphipoda** (рис. 45, 46)

Тело чаще всего сжато с боков и изогнуто в вертикальной плоскости. Есть немногочисленные дорсовентрально уплощенные формы с прямым телом, такие как Corophiidae и некоторые другие семейства амфипод. Тело подразделяется на голову (цефалон), грудь (перейон) и брюшко (плеон). Голова включает в свой состав первые торакоподы (максиллипеды), перейон состоит из семи, а плеон из шести члеников, не считая тельсона. Карапакса нет. Имеются сложные нестебельчатые сидячие глаза, у Hyperiida часто очень большие. Антеннулы одно- или двуветвистые, антенны одноветвистые, но у самок Hyperiida и те и другие могут редуцироваться (см. рис. 45).

Мандибулы обычно с пальпами, изредка пальпы отсутствуют. Максиллулы с пальпом на эндоподите и базальным эндитом. Иногда пальпы могут быть редуцированы, иногда отсутствуют вообще. Имеется одна пара максиллипед, которые у Gammaridea состоят обычно из семи сегментов, а у Hyperiida — из 1–4 сегментов. Торакоподы без экзоподитов и эпиподитов, 2–8-е пары обычно с крупными коксальными пластинками, у самок они с оостегитами. Вторые и третьи торакоподы могут нести ложные клешни. Плеоподы и уроподы обычно двуветвистые, слабо дифференцированы. Тельсон цельный или двураздельный.

Покровы прочные, обызвествлены в большей или меньшей степени. Их поверхность чаще всего гладкая, но у некоторых форм покровы образуют бугорчатые или

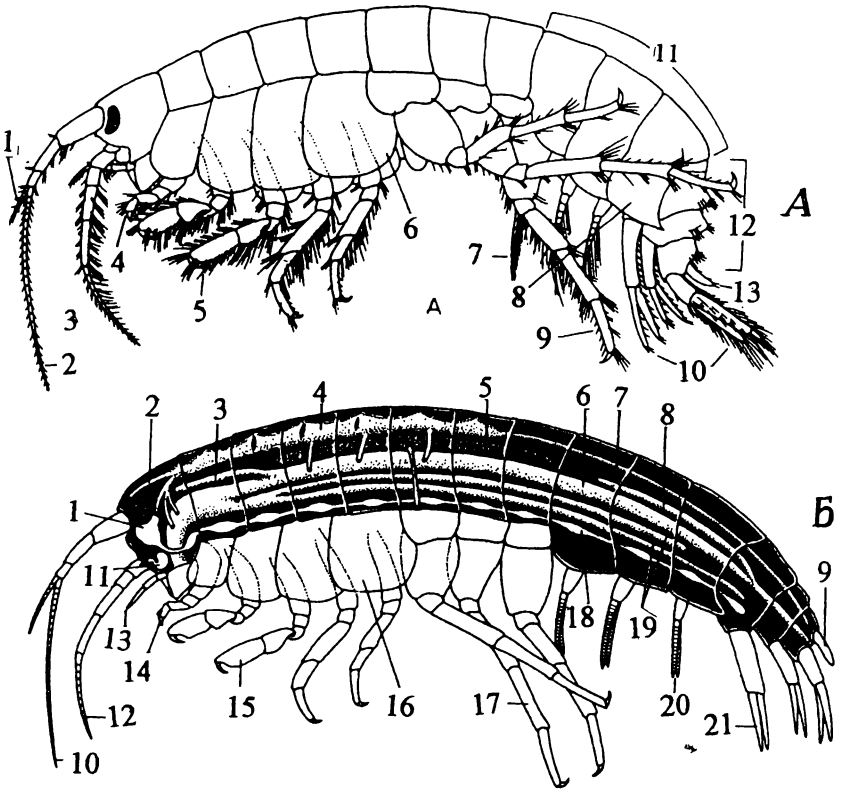


Рис. 45. Отряд Amphipoda (Gruner, 1993):
А — внешнее строение амфипод на примере *Gammarus locusta*, самка, 18 мм, вид сбоку: *1* — добавочный жгут антеннул; *2* — антеннула; *3* — антенна; *4* — максиллипеда; *5* — торакопод 3; *6* — коксальная площадка; *7* — плеопода; *8* — эпимер абдоминального сегмента; *9* — торакопод 8; *10* — уроподы; *11* — плеосома; *12* — уросома; *13* — тельсон; Б — схема строения тела амфипод: *1* — надглоточный ганглий; *2* — передняя аорта; *3* — передний цекум; *4* — сердце; *5* — яичник; *6* — кишечник; *7* — задняя аорта; *8* — задний цекум; *9* — тельсон; *10* — антеннула; *11* — антеннальная железа; *12* — антенна; *13* — щупик мандибул; *14* — максиллипеда; *15* — торакопод 3; *16* — коксальная площадка; *17* — торакопод 7; *18* — брюшной нервный ствол; *19* — пищеварительная железа средней кишки; *20* — плеопода; *21* — уропода

зубчатые выступы, или имеют продольные кили на спинной стороне. Тело несет многочисленные крошечные чувствительные щетинки. Окраска тела живых рачков серо-желтая, матовая. У обитателей верхних слоев воды окраска может быть довольно яркой: красный, зеленый и голубой цвета иногда образовывают сложный рисунок. Он получается благодаря наличию в гиподерме клеток-хроматофоров или благодаря скоплению пигмента непосредственно в клетках эпидермиса или в гемолимфе. Многие пелагические виды стекловидно прозрачны.

Нервная система состоит из слившихся вместе ганглиев ротовых придатков и максиллипед, образующих подглоточный ганглий, тогда как ганглии остальных торакомеров и плеона связаны друг с другом коннективами. У Gammaridea последние три нейромера, отосящиеся к уросоме, сливаются и лежат в первом сегменте уросомы, а у Hyperiida они сливаются еще и с ганглием третьего сегмента плеона. Надглоточный ганглий содержит скопления нервных клеток, иннервирующих науплиальный глаз,

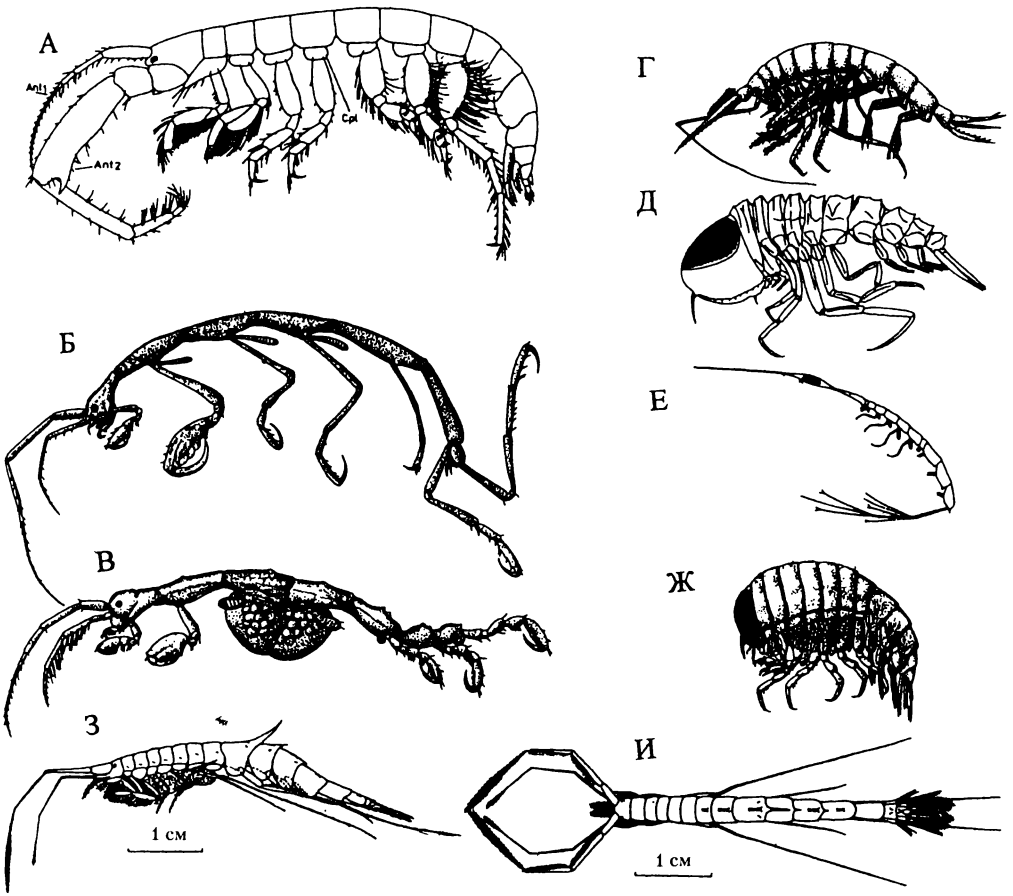


Рис. 46. Представители основных подотрядов Amphipoda (Gruner, 1993, Тимошкин с соавт., 1995). Подотряд Gammaridea: А — *Corophium volutator*, самец, до 10 мм. Подотряд Caprellidea: Б — *Phtisica marina*, самец, до 20 мм; В — *Caprella linearis*, самка, до 23 мм. Подотряд Hyperiidea: Г — *Scina borealis*, самец до 8 мм; Д — *Cystisoma magna*, самка, до 140 мм; Е — *Rhabdosoma whitei*, самка, до 74 мм; Ж — *Hyperia galba*, самка, до 20 мм. Подотряд Gammaridea: З, И — *Macrohectopus branickii* из оз. Байкал, самец, 38 мм (вид сбоку — З, сверху — И)

вентральный и дорсальный фронтальные органы. Имеются там также структуры (например, орган Беллонци), играющие роль органов чувств с неустановленной еще функцией. В надглоточном ганглии и в вентральной нервной цепочке разбросаны многочисленные нейросекреторные клетки различного типа.

Органы чувств, прежде всего, представлены хемо- и механорецепторами на поверхности тела и конечностей. Особенно многочисленны мелкие покровные органы, или диффузно разбросанные, или находящиеся в скоплениях, образующих видоспецифичные узоры. Они могут выглядеть как довольно длинные волоски или крошечные зубчики, иногда в виде трезубцев или бугорков.

Глаза округлые, имеют форму почки млекопитающих и лежат по сторонам головы. У многих Hyperiida они настолько гипертрофированы, что занимают почти всю поверхность головы. С другой стороны, у глубоководных и подземных видов наблюдается частичная или полная редукция глаз.

Пищеварительная система состоит из эктодермальных эзофагуса и желудка (проventрикулус), длинной энтодермальной средней кишки и короткой эктодермальной задней кишки. У Gammaridea на границе между желудком и средней кишкой в пищеварительный тракт вентролатерально впадают протоки двух пар желез средней кишки. У Hyperiida количество желез уменьшается до одной пары, а у Caprellida вентральная пара желез сильно редуцирована. Кроме этого от средней кишки отходят расположенные дорсально и тянущиеся вперед над желудком парные слепые отростки — цекум. У Gammaridea пара аналогичных слепых отростков имеются еще вблизи заднего конца средней кишки.

Парные вентральные железы средней кишки — главное место переваривания пищи и абсорбции питательных веществ. Задний цекум, как предполагается, выполняет функцию регуляции водного и ионного обмена и экскреции. Об этом говорит то, что он состоит в тесной связи с задней аортой, то есть с гемоцелем. Для *Orchestia* установлено, что задний цекум принимает участие в осуществлении линочного цикла. В нем накапливается кальций в виде конкреций, которые реабсорбируются в период образования новой кутикулы.

Главным органом кровеносной системы служит трубчатое сердце, которое, как правило, тянется от второго до седьмого торакомеров. От его переднего конца отходит передняя аорта и пара боковых артерий, а от заднего — задняя аорта. От передней половины сердца, кроме того, могут отходить вентрально две или три пары коротких боковых артерий, которых, правда, иногда могут полностью отсутствовать. По сравнению с мизидами и изоподами кровеносная система амфипод сильно редуцирована.

Органами дыхания служат эпиподиальные жабры, лежащие на внутренней стороне коксальных пластинок торакопод. У Gammaridea они расположены на 3–7-х или 3–8-х торакоподах, у представителей других подотрядов количество жабр и их приуроченность к конкретным парам торакопод варьируется, иногда заметно редуцируясь (например, у Hyperiida). Жабры представляют собой пластинки с гладкой поверхностью, но могут быть покрыты бороздками или складками. Могут появляться дополнительные жабры, сидящие на коксах. Различные пресноводные виды могут нести на стернуме торакомеров так называемые стернальные жабры, которые, прежде всего, служат для осморегуляции.

В качестве органов экскреции функционируют антеннальные железы, располагающиеся в базальных члениках антенн и открывающиеся на вершине бугорков конической формы, лежащих на вторых члениках антенн.

Большинство амфипод раздельнополы, но известны случаи гермафродитизма. Парные трубчатые семенники лежат чаще всего в тораксе, их длина варьируется у разных групп амфипод. Гонопоры самцов — на восьмом торакомере. Яичники тоже трубчатой формы. Лежат, как правило, между третьими и восьмыми торакомерами. В их средней части отходят яйцепроводы, открывающиеся вентрально на шестым торакомере. У самок имеются оостегиты, а у самцов — парный пенис. Глаза, антенны и вторые гнатоподы демонстрируют половой диморфизм.

Количество яиц в кладке варьируется у разных видов от одного у *Seborgia minuta* или *Bogidiella*, до 500 у *Gammaricanthus loricatus*, в среднем составляя 10–30 яиц. Более крупные особи и более старые самки откладывают яиц больше, чем мелкие или более молодые рачки. У многих амфипод самки откладывают яйца единственный раз в жизни.

Отряд Amphipoda насчитывает около 7000 видов. По количеству видов он занимает третье место среди высших ракообразных.

Представители отряда встречаются во всех видах водных биотопах, существующих на нашей планете. В море они обитают на всех глубинах, от литорали до самых глубоководных желобов. Частота встречаемости их в траловых уловах с таких больших глубин достигает 70 %, то есть они попадаются практически в каждом улове. Среди амфипод, обитающих глубже 6000 м, известно 20 настоящих пелагических

видов из подотряда Hyperiida, а также 36 глубоководных видов, связанных с дном. Самым глубоководный среди них, вероятно, *Halice subquarta*, известный с глубины 10 500 м, а самый массовый — *Hirondelles gigas*.

Амфиподы заселили также многочисленные континентальные водоемы, как солоноватоводные, так и пресные, в том числе расположенные высоко в горах. Так, вид *Hyalella curvispina* обнаружен в Андах на высоте 4100 м. Относительно небольшое количество видов освоили сушу. Наиболее известны в этом отношении представители семейства Talitridae, так называемые «морские блохи», которые широко распространены на песчаных пляжах в разных районах Мирового океана. Встречаются виды амфипод, обитающие в лесной подстилке. Относительно небольшое количество видов – симбионты и паразиты.

Отдельно нужно остановиться на фауне амфипод озера Байкал. В этом озере обитают 259 видов и 80 подвидов амфипод, то есть более половины всех пресноводных видов отряда (за исключением подземных и пещерных видов — см. ниже).

Среди них особое место занимает наиболее массовый вид — *Macrohectopus branickii* (рис. 46 З, И) Он характеризуется стройным удлиненным телом и очень сильным половым диморфизмом. Самки достигают длины 38 мм, тогда как самцы карликовые, в половозрелом состоянии не превышающие длину 6 мм. *M. branickii* (местное название — юр) занимает в экосистеме Байкала уникальное положение, сходное с таковым океанического криля (см. ниже) или мизид в крупных озерах Европы и Северной Америки. Этот эндемичный вид — единственный представитель макрозоопланктона в озере.

В дневное время взрослые самки держатся глубже 100 м, в основном на глубинах 200–700 м. К ночи масса рачков подымается для питания в поверхностные, богатые планктоном слои воды. Его биомасса в склоновых районах озера колеблется в основном от 2 до 70 г/кв. м, а максимальная достигает 110 г/кв. м. Численность юра достигает 6250 экз./кв. м. В средней части Байкала, к которой приурочен центр ареала вида, она составляет 2–3 тыс. экз./кв. м. Карликовые самцы образуют свои собственные скопления, обитающие на меньших глубинах и совершающие менее протяженные миграции. Молодь, соразмерная с самцами, может совершать так называемые обратные миграции, то есть днем она подымается ближе к поверхности, а ночью опускается вглубь. Различен у этих трех внутривидовых группировок и состав пищи. Благодаря этому три разные размерно-половые группы *M. branickii* ведут себя как разные виды, живущие каждый в своем биотопе. Предполагают, что именно благодаря такому полному освоению пелагиали Байкала макрогептопус абсолютно господствует здесь, не оставляя возможным конкурентам свободных ниш.

Период максимальной численности приходится на июнь-июль, иногда август, а минимум падает на осень (зиму). Наблюдаются два сезонных пика численности (апрель и август), что связывают с двумя периодами размножения макрогептопуса. С этими сроками связаны и два максимума появления молоди, и максимальные количества самок с яйцами в марсупиумах, и возрастание числености самцов.

Макрогектопус служит основным кормовым ресурсом всех пелагических и донных прибрежных рыб, его поедает и байкальская нерпа. В трофических сетях Байкала макрогептопус занимает два трофических уровня, так как питается и фитопланктоном, и разнообразным зоопланктоном. Полагают, что он может также нападать на личинок малой голомянки. Следовательно, он ведет себя как первичный консумент, фильтратор, и как хищник или как вторичный консумент.

Основные потребители юра — эндемичные рыбы голомянки и некоторые другие массовые рыбы, в рационе которых доля макрогектопуса может достигать 64 %.

Отряд Amphipoda подразделяется на четыре подотряда (см. рис. 46). В ископаемом состоянии известен с Верхнего Эоцена (по находкам амфипод из подотряда Gammaridea в балтийском янтаре — 37–40 млн лет).

Подотряд Gammaridea. Это наиболее богатый видами подотряд, насчитывающий 5750 видов. Свыше 1000 родов объединены примерно в 90 семействах. Наиболее обычные размеры тела от 1 до 15 мм, реже 30–60 мм, макимальные размеры у *Aliccella gigantea* (340 мм).

Представители этого подотряда заселяют все воды нашей планеты. Более 3000 видов обитают на литорали всех морей. Более 1000 видов живут в пресных водах, причем свыше 400 видов — в подземных водах и пещерах. Наиболее известным является семейство Gammaridae, в состав которого входят около 250 пресноводных и прибрежных видов, обитающих вдоль побережий Евразии, реже Северной Америки. Около 100 видов из этого семейства встречаются в озере Байкал. Семейство Pontogammaridae с 60 видами — эндемик понто-каспийского региона. Последние годы некоторые виды этого семейства активно расселяются за его пределы. В состав семейства Talitridae входит около 200 видов, обитающих у уреза воды, на литорали или супралиторали, а некоторые — в лесном листовом опаде. Обитатели умеренной и тропической зоны.

Подотряд Ingolfiellidea. В состав этого подотряда входят всего два семейства примерно с 30 видами. Большинство из них имеют длину менее 3 мм, лишь исключения достигают длины 23 мм. Для представителей этого подтряда характерна почти червеобразная форма тела. Глаза отсутствуют. Форма тела обусловена интерстициальным образом жизни в песчаных грунтах, колодцах, источниках, пещерах. Два вида в интерстициали больших глубин (более чем 4800 м). Один вид встречен в Андах на высоте около 2000 м в песке речного ложа.

Подоряд Caprellidea. В его состав входят пять семейств примерно с 250 видами. Длина тела преимущественно в пределах 10–20 мм, максимальная 60 мм. Преимущественно морские. Большая часть представителей подотряда — довольно узкоспециализированные формы, приспособившиеся к обитанию на гидроидах, горгонариях и мшанках или на водорослях. Отдельные виды связаны с иглокожими. Представители семейства Cyamidae, характеризующиеся уплощенным телом, эктопаразиты китов (так называемая «китовая вошь»).

Подотряд Hyperiida. В состав подотряда входят 12 семейств примерно с 230 видами. Длина 3–10 мм, максимально 140 мм *(Cystisoma magna)*. Все представители этого подотряда обитают в морской пелагиали от поверхности до больших глубин и от тропиков до приполярных районов. Все они, по крайней мере, в период постэмбрионального развития, — облигатные комменсалы планктонных животных с сильно обводненным студенистым телом. Так, мелкие гипериды из рода *Hypetiella* обитают на колониальных радиоляриях. *Oxycephalus* используют в пищу куски тел гребневиков, а *Vibilia* живут в эзофагусе сальп и своими гнатоподами перехватывают пищу, отфильтрованную сальпами из толщи воды. Представители рода *Hyperia* паразитируют на медузах. В семействе Oxycephalidae выделяется род *Rhabdosoma* с четырьмя видами, характеризующимися очень утоньшенным и вытянутым телом, головогрудь впереди глаз образует длинный заостренный вырост — рострум. Во взрослом состоянии это активно нападающие пелагические хищники, связанные в их онтогенезе с различными студенистыми животными. Достигают длины тела 152 мм.

• НАДОТРЯД EUCARIDA

• Отряд Euphausiida (рис. 47–49)

Тело удлиненное, креветкообразное, несколько сжатое с боков. Оно подразделяется на головогрудь (цефалоторакс) и брюшко (абдомен). Головогрудь объединяет голову, состоящую из пяти сомитов, и грудь из восьми сомитов. Абдомен состоит из шести сомитов, не считая тельсона. Головогрудь прикрыта хорошо развитым карапаксом, который срастается со всеми грудными сомитами, не прикрывая с боков

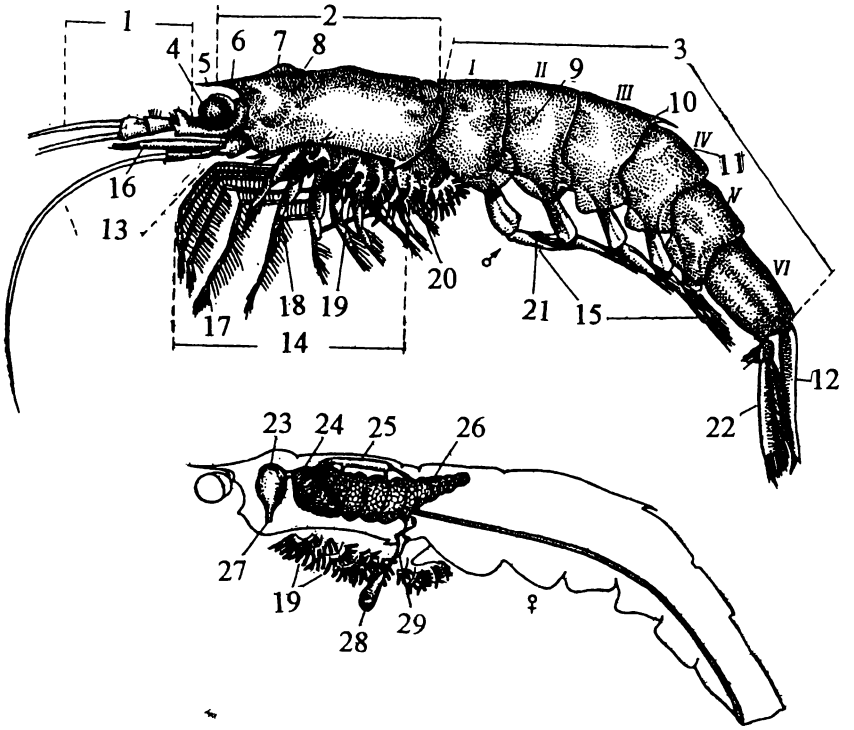


Рис. 47. Отряд Euphausiida. Строение тела (Ломакина, 1978):
А – самец; Б – самка; *1* – антеннула; *2* – карапакс; *3* – абдомен; *4* – глаз; *5* – рострум; *6* – фронтальная площадка; *7* – киль; *8* – цервикальная бороздка; *9* – эпимер абдоминального сегмента; *10* – дорсальный зубец; *11* – дорсальные кили; *12* – тельсон; *13* – антенна; *14* – торакоподы; *15* – плеоподы; *16* – скафоцерит (экзоподит антенны); *17* – эндоподит торакоподы; *18* – экзоподит торакоподы; *19* – жабра; *20* – светящийся орган; *21* – нетазма; *22* – уропода; *23* – желудок; *24* – печень; *25* – сердце; *26* – яичник; *27* – ротовое отверстие; *28* – сперматофор; *29* – теликум

жабры. Задняя часть карапакса образует на спинной стороне выемку, полукруглую или более сложной формы. Выемка оставляет открытой переднюю часть первого сегмента абдомена. В передней части карапакс образует небольшую лобную пластинку. Она имеет треугольную, реже округленную (*Thysanopoda*) или прямоугольную форму (*Pseudeuphausia*). Лобная пластинка обычно заканчивается рострумом различной длины и формы. Имеются хорошо развитые сложные стебельчатые глаза. Антеннулы двуветвистые, у самцов некоторых видов видоизменены. Антенны двуветвистые, экзоподит пластинчатой формы (скафоцерит) (см. рис. 47).

Мандибулы обычно с пальпами, без подвижной пластинки (lacinia mobilis) у взрослых. Максиллулы обычно с двумя эндитами и нечленистым пальпом на эндоподите. Он состоит из трех члеников у *Bentheuphausia* и двучленистый у личинок некоторых видов. Максиллы обычно четырехчленистые, с экзоподитом, пальпом на эндоподите и двумя эндитами, часто двух- или трехлопастными. Максиллипед нет. Обычно восемь пар двуветвистых торакопод. Торакоподы 8 часто редуцированы, иногда вместе с торакоподами 7. Торакоподы 1 и 2, или 2 и 3 иногда вытянуты, у некоторых видов вооружены подобием клешней. Плеоподы и уроподы двуветвистые. На эндоподитах плеопод обычно имеется appendix interna — внутренний отросток. Эндоподиты первой и второй пар плеопод у самца образуют копулятивный орган.

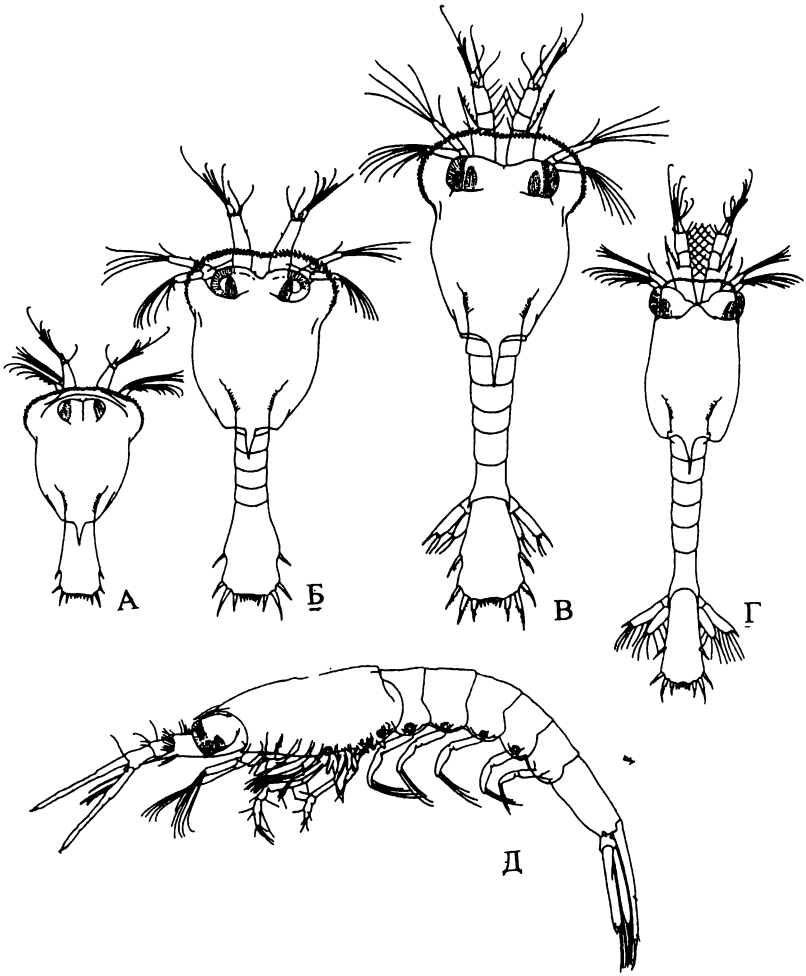


Рис. 48. Отряд Euphausiida. Личиночное развитие на примере *Euphausia fallax* (Gruner, 1993): А–В – стадии калиптопис I–III; Г – стадия фурцилия I; Д – стадия фурцилия IV

Тельсон хорошо развит, обычно с подвижными субтерминальными шипами. Вместе с уроподами образует хвостовой плавник.

Покровы мягкие, полупрозрачные, слабо обызвествленные. Скульптура на панцире отсутствует, за исключением небольших килей или зубцов. Прижизненная окраска очень красива. Характернее всего для эуфаузиид красноватый оттенок, особенно в районе ротовых придатков, у основания конечностей и по краям брюшных сегментов. Иногда красный цвет переходит в голубоватый, зеленый или желтоватый. Хорошо выделяются темноокрашенные, иногда розоватые глаза (*Bentheuphausia*) и красные или пурпурные органы свечения. Различные оттенки придают также внутренние органы, просвечивающие сквозь покровы: темный желудок, желтовато-зеленый гепатопанкреас («печень»), красная брюшная нервная цепочка. .

Ротовое отверстие расположено на брюшной стороне в передней части головогруди. Оно ограничено спереди верхней и сзади — нижней губами, по его сторонам лежат мандибулы. Широкий мускулистый пищевод ведет в объемистый желудок грушевид-

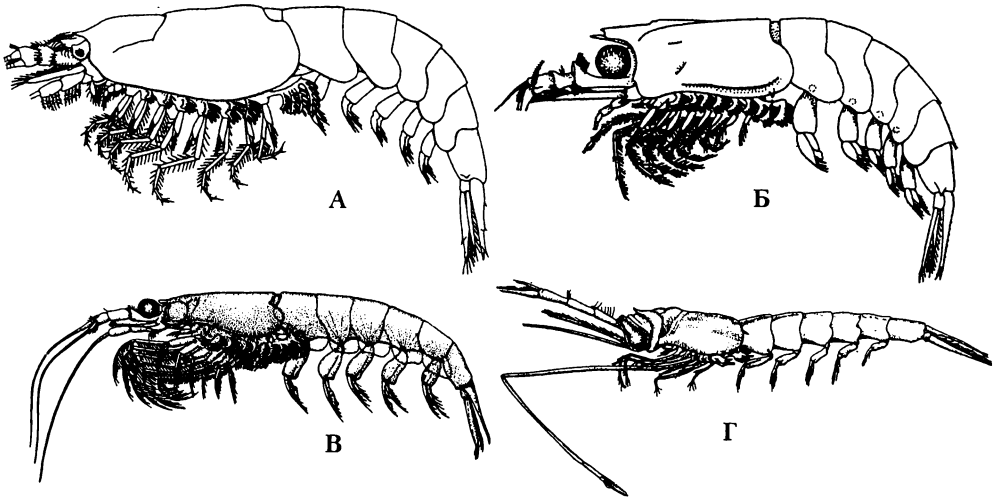


Рис. 49. Отряд Euphausiida:
А – *Benthephausia amblyops*; Б – *Thysanopoda cristata* (Ломакина, 1978); В – *Euphausia superba*; Г – *Stylocheiron suhmi* (Gruner, 1993)

ной формы эктодермального происхождения, то есть это — часть передней кишки, кардиальный отдел желудка. Суженная задняя часть желудка имеет уже энтодермальное происхождение (пилорический отдел). Она очень короткая, дорсально образует пару слепых отростков — спинные железистые придатки. Вентрально в среднюю кишку впадают два протока объемистой «печени», которая состоит из очень большого количества лопастей или дивертикул, впадающих в них. Задняя эктодермальная кишка прямая, длинная, открывается анальным отверстием в основании тельсона.

Стенки желудка имеют мускулистые валики, разделенные бороздами. Сокращаясь и расслабляясь, валики способствуют перемешиванию пищи, попадающей в желудок, с пищеварительными ферментами, поступающими из железистых придатков и гепатопанкреаса. Переваренная пища через специальный фильтрационный аппарат из густо сидящих щетинок поступает в пилорическую часть желудка, а оттуда в дивертикулы гепатопанкреаса.

Сердце довольно короткое, дорсовентрально уплощенное. Расположено в верхней задней части головогруди в перикардиальной сумке. Латерально несет две пары венозных отверстий — остий. От сердца отходят три артерии: непарная головная аорта, снабжающая кровью мозг, глаза, антеннулы и переднюю часть желудка, и пара боковых артерий, направленных диагонально вперед и заканчивающихся в антеннах. Они же питают ротовые придатки, а также покровы, мускулатуру. От задней части сердца отходят нисходящая артерия, задняя аорта и две задние боковые артерии. Аорта тянется назад вдоль кишечной трубки.

Венозное кровообращение эуфаузиид исследовано недостаточно. Кровь из артерий изливается в различные местные синусы, затем — в абдоминальный и торакальный синусы, а оттуда в один большой синус, расположенный в задней вентральной части головогруди. По приводящим жаберным каналам кровь поступает в жаберные вены и из них через выносящие жаберные каналы в полость перикардия. Из перикардия кровь через ости, снабженные клапанами, попадает в полость сердца.

Дыхательные функции выполняют эпиподиты торакопод, образующие тонко разветвленные жабры. На торакоподах 1 они довольно просто устроены, увеличиваясь

и усложняясь спереди назад. Наиболее сильно развиты и сложно устроены жабры, сидящие на торакоподах 8.

Центральная нервная система состоит из надглоточного ганглия — мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Внешне мозг не расчленен, но состоит из протоцеребрума, заключающего зрительные центры, дейто- и тритоцеребрума, иннервирующих обе пары антенн. От передне-боковых долей мозга отходит пара сильно развитых оптических нервов, идущих в глазные стебельки. Дорсально от мозга располагается науплиальный глаз. От задней нижней части мозга отходят длинные окологлоточные коннективы, которые огибают пищевод и соединяются с первым (мандибулярным) ганглием брюшной нервной цепочки. Ганглии брюшной нервной цепочки расположены посегментно: 10–11 — в грудном отделе, шесть — в брюшном.

У эуфаузиид имеются многочисленные чувствительные щетинки и волоски. Одни из них имеют осязательную функцию, другие служат хеморецепторами. Чувствительные волоски главным образом развиты на антеннулах и антеннах, особенно у самцов. Глаза у эуфаузиид, как правило, очень хорошо развиты. Они сидят на подвижных стебельках, свободно причлененных к переднему концу головогруди. Глазной стебелек состоит из двух сегментов, сочленение между которыми слабо различимо. На нижней стороне стебелька помещается светящийся орган. В общих чертах строение глаз у эуфаузиид типично, напоминая глаза мизид. Форма глаза в пределах отряда различна. У части родов глаза обычной округленной формы, у остальных они разделены поперечной перетяжкой на две части: переднюю — фронтальную, и задне-боковую. Они могут быть развиты одинаково или заметно отличаться по степени развития. У глубоководных форм наблюдается частичная редукция глаз (*Bentheuphausia,* некоторые *Thysanopoda*). Наблюдается корреляция между формой глаза и строением первых торакопод. Виды, у которых последние видоизменяются в более или менее длинные хватательные конечности, имеют глаза, разделенные перетяжками. Виды с «нормальными» торакоподами имеют обычные округлые глаза.

Науплиальный глаз у тех видов, у которых он сохраняется, имеет вид маленького пигментированного пятнышка, лежащего между основаниями глазных стебельков под рострумом.

Экскреторная система представлена парой антеннальных желез. Это целомический мешочек с извитым протоком, открывающимся нефропорой на базальном членике антенн.

Всегда раздельнополые. Гонады расположены в головогрудном отделе дорсально и дорсолатерально. Мужской половой аппарат представлен непарным семенником в виде подковообразно изогнутой трубки, несущей ряд слепо замкнутых фолликул. Семяпроводы парные, длинные, образуют многочисленные петли и извивы. В дистальной, расширенной части семяпровода у некоторых видов формируется сперматофорный мешочек. Яичник состоит из двух вытянутых лопастей, соединяющихся в передней части. Самки иногда несут яйцевые мешки (или мешок). Половые отверстия у самок открываются на коксах торакопод 6, или на отдельной коксальной площадке, или в специальной складке — сперматеке или теликуме. В период копуляции сюда поступает сперма. На восьмых торакомерах открываются выводные протоки семенников у самца. У большинства видов яйца свободно откладываются в воду. У наиболее массового вида эуфаузиид, антарктической *Euphausia superba,* выметанные яйца опускаются на глубину около 2000 м. За время погружения яиц проходит их эмбриональное развитие. Из яйца выходит первый науплиус, который начинает онтогенетическую вертикальную миграцию, подымаясь в вышележащие слои воды. В процессе этой миграции он, линяя, проходит стадии второго науплиуса, метанаплиуса, которые не способны самостоятельно питаться. Они живут за счет запасов зародышевого желтка. Следующая стадия (первый калиптопсис —рис. 48) имеет

длину 1 мм и в течение трех недель достигает поверхности, где начинает питаться микроорганизмами. Здесь рачок достигает стадии третьего калиптопсиса (длина 2,8 мм). Он в свою очередь после линьки переходит в стадию первой фурцилии, уже отдаленно напоминающей взрослую особь с недоразитыми конечностями. Пройдя стадии 1–5-й фурцилий, личинка превращается в последнюю стадию — циртопию, которая уже может плавать с помощью плеопод, тогда как до этого веслами служили антенны. Стадия молоди достигается у *Euphausia superba* при длине 15 мм. Половая зрелость достигается этим видом в возрасте 2–3 лет, а длительность жизни — 6–7 лет. Длина тела у взрослых *Euphausia superba* составляет 60–70 мм. В антарктических водах численность и биомасса этого вида достигает очень больших величин, благодаря чему он служит основным объектом питания большинства животных этого региона: рыб, птиц, тюленей и усатых китов. Он является одним из важнейших промысловых видов Мирового океана. Подавляющее большинство приповерхностных видов эуфаузиид также имеют чрезвычайно важное, иногда — первостепенное — значение в питании многих промысловых рыб.

В ископаемом состоянии эуфаузииды не известны. Это, видимо, объясняется их пелагическим образом жизни. Эуфаузииды обитают только в море (см. рис. 49), не встречаясь при солености меньше 28‰. Длина тела от 4–5 до 40–150 мм. Наибольшей длины достигают некоторые батипелагические виды: *Bentheuphausia* — до 80 мм, *Thysanopoda cornuta* — 150 мм. Описано 85 видов, которые подразделяются на два семейства: Bentheuphausiidae с единственным видом *Bentheuphausia amblyops* и семейство Euphausiidae с 10 родами.

- **Отряд Amphionidacea** (рис. 50)

Форма тела заметно варьируется у разных полов. У самок головогрудь вздута, расширена, а у самцов она примерно цилиндическая. Тело подразделяется на головогрудь и абдомен. Головогрудь объединяет голову, состоящую из пяти сомитов, и одной пары максиллипед, и грудь из семи сомитов. Абдомен состоит из шести сомитов, не считая тельсона. У самок карапакс полностью прикрывает с боков торакоподы, а у самцов нижний край карапакса доходят лишь до основания конечностей. Глаза стебельчатые, фасеточные, сидят на коротких стебельках. На внутренней стороне глаза имеется крупный бугорок. Антеннулы двуветвистые, без статоциста, с терминальной папиллой, расположенной дорсально. Вероятно, с пятичленистым стебельком и широким скафоцеритом. Мандибулы и максиллулы заметно редуцированы. Максиллы двуветвистые, с редуцированными эндитами. Имеется одна пара максиллипед и шесть пар двуветвистых торакопод с заметно редуцированными экзоподитами у самок. У самцов их семь пар, 2–7 пары торакопод у обоих полов двуветвистые, с редуцированными экзоподитами, восьмая пара у самца одноветвистая. На абдомене имеется пять пар двуветвистых плеопод у самца. У самок первая пара плеопод одноветвистая. Уроподы двуветвистые, вместе с тельсоном образуют хвостовой плавник.

Покровы прозрачные и очень нежные, из-за чего животное при поимке как правило сильно повреждается. Целые экземпляры встречаются очень редко. О строении нервной системы и органов чувств известно очень немногое. Глаза у личинок, живущих в эпипелагиали, развиты нормально, а у взрослых, обитающих в батипелагиали, слабо. Пищеварительная система у самцов развита хорошо, а у самок претерпевает сильную редукцию. Сердце трубчатой формы лежит в задней части головогруди. Жабры имеются на первых, а также на 3–7-х (у самцов на 3–8-х) торакоподах. Служит ли внутренняя стенка карапакса для диффузии газов, неизвестно. Экскреторные органы до сих пор не обнаружены.

Раздельнополые. Гонады лежат в задней части головогруди, под сердцем. Гонопоры самок открываются на коксе шестого, а у самца, видимо, восьмого торакопо-

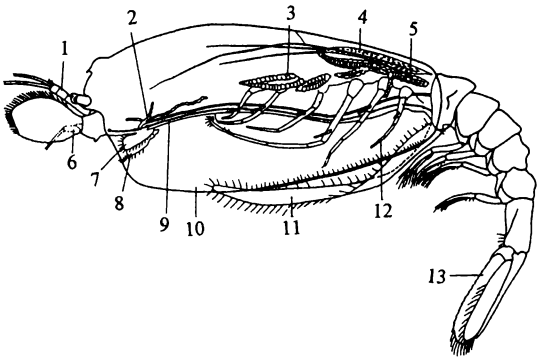


Рис. 50. Отряд Amphionidacea (Gruner, 1993):
1 — антеннула; *2* — пищеварительная железа средней кишки; *3* — жабра; *4* — сердце; *5* — яичник; *6* — антенна; *7* — максилла; *8* — торакопод 1; *9* — брюшной нервный ствол; *10* — карапакс; *11* — плеопода 1; *12* — торакопод 7; *13* — уропода

да. Самки с кладкой до сих пор не встречены, но предполагают, что она вынашивается под головогрудью, в выводковой камере, образованной боковыми сторонами карапакса самки, свисающими с боков, и мощно развитыми, длинными и широкими первыми плеоподами, прикрывающими это пространство снизу. Предполагают, что удлиненные по сравнению с другими пятые тораконоды, снабженные на их дистальном конце щеткой щетинок, служат для очистки яиц. Как осуществляется оплодотворение, совершенно не известно, так как у самцов отсутствуют совокупительные органы.

В ископаемом состоянии неизвестны. Единственный вид этого отряда — *Amphionides reynaudii*, имеющий длину тела 20–30 мм. Он характеризуется космополитическим распространением, встречаясь в тропических и субтропических морях от 35° с. ш. до 35° ю. ш. Пелагическое животное. Личинки довольно обычны в поверхностных слоях воды выше 100 м глубины, ночью концентрируясь на глубинах 0–10 м. Взрослые предпочитают глубины около 2000 м. Обычно они взвешены в толще воды, хотя могут довольно хорошо плавать с помощью плеопод. Взрослые самки, видимо не питаются. Как и чем питаются самцы, неизвестно.

• Отряд Decapoda

Форма тела очень варьируется: от вытянутого креветочного до короткого крабообразного облика (рис. 51). Оно подразделяется на головогрудь (цефалоторакс) и брюшко (абдомен). Головогрудь объединяет голову, состоящую из пяти сомитов, и грудь из восьми сомитов. Головогрудь прикрыта сверху карапаксом, который срастается со всеми грудными сегментами. Его фронтальный край, как правило, образует вырост (рострум), достигающий своего максимального развития у креветок, ведущих активный образ жизни у дна. У подавляющего большинства видов рострум неподвижен, но у креветок семейства Rhynchocinetidae и рода *Pantomus* (семейство Pandalidae) имеется подвижное сочленение основания рострума с фронтальным краем карапакса. Рострум служит вертикальным килем в «хвостовом оперении», стабилизаторе, в котором роль горизонтальных килей выполняют скафоцериты — экзоподиты антенн (см. ниже). С помощью этого стабилизатора креветка, спасающаяся от хищника и движущаяся в это время головой назад, может строго выдерживать выбранное направление движения. У донных, зарывающихся или живущих в убежищах десятиногих раков наблюдается редукция рострума и скафоцеритов. Боковые края карапакса, свисающие с боков головогруди, образуют жаберную камеру. Абдомен состоит из шести сомитов, не считая тельсона. Антеннулы двуветвистые, у креветок подсемейства Palaemoninae трехветвистые, у самцов некоторых видов изменены. В базальном членике имеется статоцист. Антенны имеют пятичленистое основание, двуветвистые; экзоподит пластинчатой формы (скафоцерит; функция — см. выше). В первом членике стебелька антенн открывается проток антеннальной железы.

Мандибулы лишены подвижной пластинки (lacinia mobilis), обычно с пальпами (трех-, двух- или одночленистыми), но у многих видов пальпы отсутствуют полно-

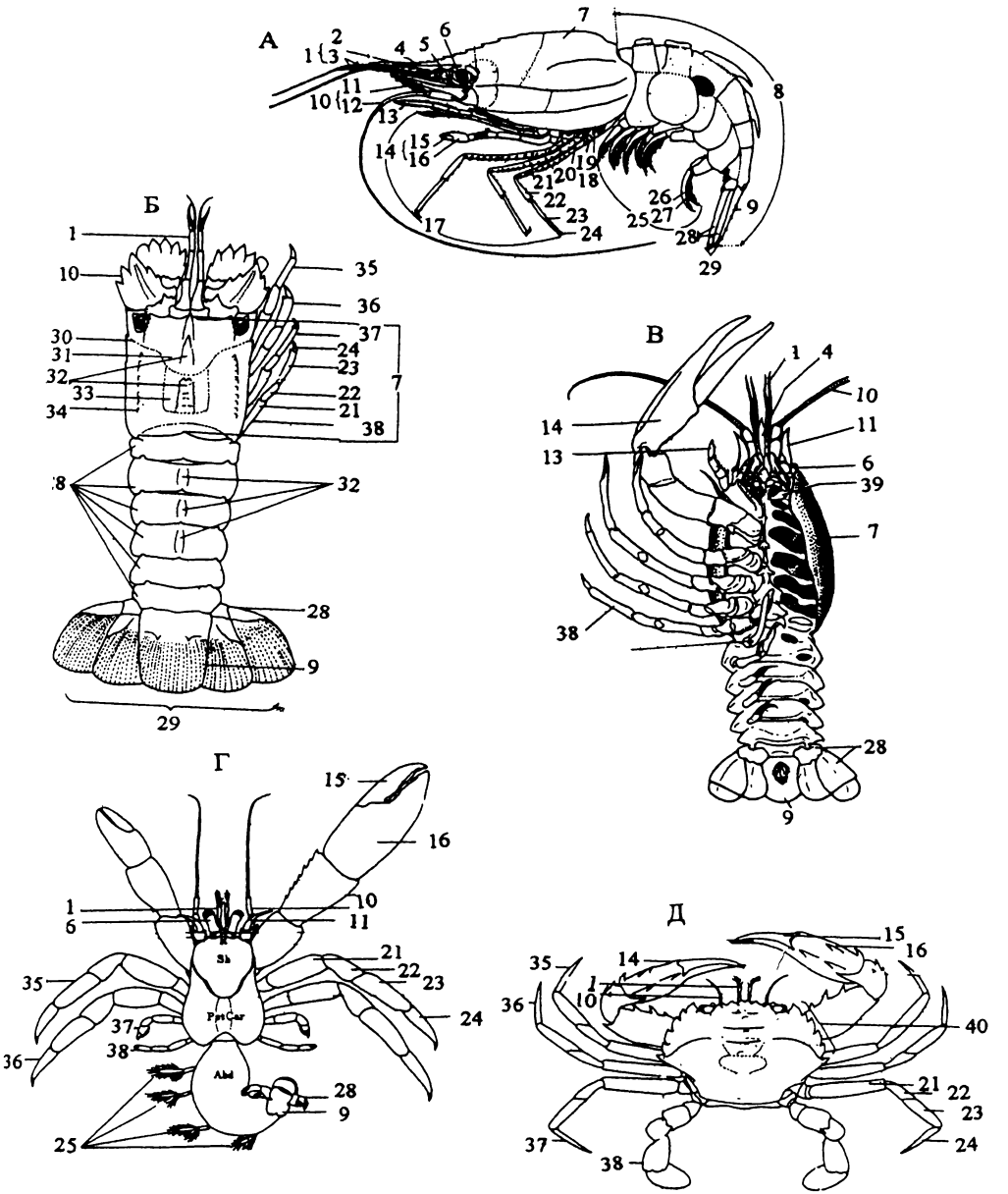


Рис. 51. Отряд Decapoda. Особенности морфологии основных представителей отряда (А, Б, Г, Д — Baba and al., 1986, В — Gruner, 1993):

А — Caridea, креветки; Б — Palinura, лангусты; В — Astacidea, омары и речные раки; Г — Anomura, раки-отшельники; Д — Brachyura, крабы; *1* — антеннулы; *2* — стебелек антеннул; *3* — жгутик антеннул; *4* — рострум; *5* — стилоцерит; *6* — глаз; *7* — карапакс; *8* — абдомен; *9* — тельсон; *10* — антенна; *11* — скафоцерит; *12* — жгут антенны; *13* — максиллипеда 3; *14* — клешня; *15* — подвижный палец; *16* — ладонь; *17* — переоподы; *18* — кокса; *19* — базис; *20* — исхиум; *21* — мерус; *22* — карпус; *23* — проподус; *24* — дактилус; *25* — плеоподы; *26* — экзоподит; *27* — эндоподит; *28* — уропода; *29* — хвостовой плавник; *30* — цервикальная борозда; *31* — гастральная область; *32* — медиальный гребень; *33* — кардиальная область; *34* — латеральный гребень; *35* — переопода 2; *36* — переопода 3; *37* — переопода 4; *38* — переопода 5; *39* — максиллипеда 1; *40* — антеролатеральный край карапакса

стью. Имеют режущий и жевательный отростки. У креветок в зависимости от образа жизни в различных семействах наблюдается редукция одного из отростков. У пелагических креветок редуцируется жевательный, а у донных зарывающихся форм – режущий. Нежные максиллулы обычно с двумя эндитами и с коротким пальпом на эндоподите. Максиллы обычно с двумя эндитами, которые могут быть хорошо разделены или же редуцироваться. Латерально максиллы несут крупные овальные пластинки, которые образуются благодаря слиянию экзоподита и эпиподита. Они называются скафогнатитами и играют важную роль в процессе дыхания, своими движениями вентилируя жаберную камеру. 1-е–3-и торакоподы выполняют функцию максиллипед и принимают участие в процессе питания. Первые две пары чрезвычайно похожи на ротовые придатки, а третья пара напоминает по своему строению локомоторные конечности. Первые максиллипеды состоят из двух эндитов, обычно одночленистого эндоподита, экзоподита, заканчивающегося четырехчленистым жгутом. Латерально имеется эпиподит, который у крабов очень длинный и служит для очистки жаберной камеры. На вторых максиллипедах эндиты отсутствуют, эндоподит многочленистый, имеется экзоподит, эпиподиты и жабры, которые могут быть или могут редуцироваться вплоть до полного исчезновения. Третьи максиллипеды по своему строению напоминают ходильные ноги, но у крабов их многочленистый эндоподит разрастается, образуя крышечку, под которой прячутся остальные ротовые придатки.

4–8-е торакоподы образуют переоподы или ходильные ноги. Они, как правило, состоят из семи члеников. Два из них (кокса, которой нога причленяется к телу, и базис) образуют протоподит. К базису прикрепляется эндоподит, подразделенный на мерус, исхиум, карпус, проподус и дактилус, а также многочленистый жгутовидный экзоподит. Они всегда имеются лишь у всех Peneidea на всех переоподах, но уже у прочих креветок они претерпевают редукцию. Эпиподиты всегда отсутствуют на пятый паре переопод, в той или иной степени редуцируясь на прочих конечностях у разных представителей отряда. У многих крабов эпиподиты на переоподах отсутствуют вообще. У креветок (Caridea) базис и исхиум раздельные. У прочих десятиногих раков эти членики на первых переоподах, а также часто и на остальных ходильных ногах, могут сливаться в один членик. У многих креветок, напротив, карпус вторых переопод может подразделяться на вторичные членики. Иногда в результате этого вторые переоподы могут приобретать длину, сравнимую с длиной тела креветки. Благодаря этому может осуществляться так называемый «груминг»: самоочистка креветки. Это адаптация для защиты креветок в первую очередь от заражения корнеголовыми раками.

Форма и строение ходильных ног вообще чрезвычайно вариабельны. Они могут видоизменяться в зависимости от выполняемых ими функций: нападения, защиты, удержания добычи, закапывания или плавания (например, крабы из семейства Portunidae).

Дактилус и проподус первой-третьей (Peneidaea, Stenopodidea, Astacura) или первой и второй пар (Caridea, Thalasinidea) или только первой (Anomura и Brachyura) переопод у большинства десятиногих раков образуют клешни. Они бывают двух типов: настоящие или ложные. Полностью лишены клешней только Glypheidae, Palinuridae, Scyllaridae и Hippidae, хотя и у некоторых из них на пятых переоподах самок иногда имеются маленькие клешнеподобные образования. У очень немногих видов клешни имеются на всех ходильных ногах (*Pentacheles* – креветка из семейства Bresiliidae и лангусты из семейства Polychelidae). Особенно больших размеров достигают клешни первой пары переопод (у Stenopodidea – третьей).

На абдомене имеется пять пар двуветвистых плеопод. Они состоят из двучленистого протоподита и, как правило веслообразных, экзо- и эндоподитов. У самцов первая и вторая пары эндоподитов выполняет функцию совокупительных органов.

Эндоподиты первой пары плеопод могут срастаться, образуя иногда очень сложно устроенную петазму. На 2–5-х эндоподитах плеопод обычно имеется appendix interna — внутренний отросток. На них имеются крючочки. Благодаря сцеплению крючочков пара плеопод может работать как единый элемент плавательной системы креветки. На второй паре плеопод самцов между ним и эндоподитом может иметься appendix masculina, также выполняющий функцию совокупительного органа вместе с эндоподитами первой пары плеопод. Плеоподы служат для плавания с небольшой скоростью. С их помощью ракообразное плывет головой вперед. Но у плеопод и абдомена имеется и еще одна функция. Лишь Peneidea откладывают яйца в воду. У всех остальных десятиногих раков они вынашиваются под абдоменом, прикрепленные к 1–4-м парам плеопод. Разросшиеся плевры сегментов абомена прикрывают плеоподы с яйцами с боков, образуя марсупиум. У крабов абдомен редуцируется, превращаясь в маленький придаток, подвернутый под головогрудь. У креветок, лангустов и омаров абдомен несет мощную мускулатуру, масса которой составляет до 70% от массы всей мускулатуры тела. Уроподы развиваются на шестом сегменте абдомена. Они двуветвистые. Тельсон хорошо развит, вместе с уроподами образует хвостовой плавник. На этот плавник работает вся мускулатура абдомена. Ее резкое сокращение заставляет, например, креветку буквально «выстреливать», с места набирая высокую скорость. Животное в этом случае двигается головой назад, а ее рострум и скафоцериты, оказавшиеся теперь позади и образующие «хвостовой стабилизатор», помогают ей выбрать необходимое направление движения. У раков отшельников хвостовой плавник преобразуется в орган прикрепления к раковинам моллюсков, в которых они живут.

Покровы, как у всех других членистоногих, состоят из эпидермиса (гиподермы) и многочисленных слоев кутикулы различной толщины и структуры. Самый верхний слой — эпикутикула толщиною 5 мкм, состоящий из липопротеинов, содержащих соли кальция. Под ним находится экзокутикула толщиною 65 мкм, состоящая из хитиново-белковых нитей, образующих тонкие пластинки, в которых нити направлены в разные стороны. Прочность этих слоев обусловлена дубящим воздействием хинонов, выделямых железами гиподермы. Между органическими нитями располагаются кристалы извести. Прочность самого нижнего слоя, эндокутикулы (195 мкм), обусловлена солями кальция. Под ним лежит очень тонкий хитиново-протеиновый слой — субкутикула, который не содержит минеральных включений. Кутикула пронизана порами.

Рельеф ее поверхность очень сильно варьируется у разных групп десятиногих раков. Она может нести более или менее сложную скульптуру, шипы, выросты, щетинки, волоски или чешуйки.

Многие десятиногие раки, особенно те, для которых характерен мощный панцирь (крабы, лангусты, омары), характеризуются наличием своеобразного эндоскелета или эндофрагмальной системы. Она находится в вентральной части цефалоторакса и состоит из четырех продольных рядов сегментированых выступов вентральной кутикулы — аподем, которые благодаря перекрещиванию продольных и поперечных рядов кутикулярных выступов образуют своеобразные ячеистые ребра жесткости вентральной части головогруди. К нему прикрепляется мускулатура ходильных ног и ротовых придатков. Они также образуют канал, в котором лежит брюшная нервная цепочка.

Окраска десятиногих раков удивительно разнообразна. Пелагические и планктонные виды могут быть совершенно прозрачными. Глубоководные виды, как правило, имеют ярко-красную (очень редко — черную: некоторые *Meningodora)*. Наиболее ярко и пестро окрашены обитатели коралловых рифов.

Нервная система (рис. 52, 54) состоит из надглоточного ганглия, иннервирующего глаза, антенну и антеннулы, и подглоточного ганглия, иннервирующего ротовые конечности и максиллипеды, и из брюшной нервной цепочки. Строение нервной

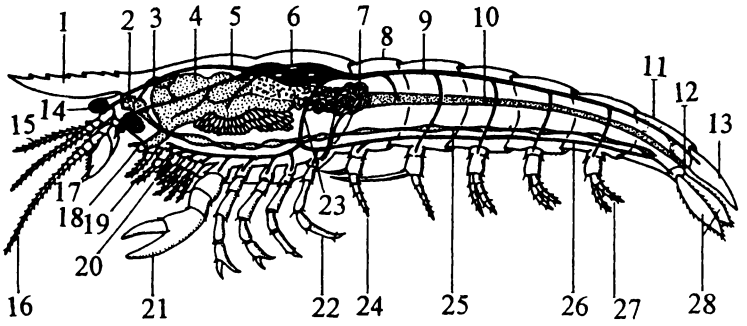


Рис. 52. Отряд Decapoda. Схема организации (Gruner, 1993):
1 — рострум; *2* — надглоточный ганглий; *3* — фронтальный синус кровеносной системы; *4* — кардиальный отдел желудка; *5* — передняя аорта; *6* — сердце; *7* — выводной проток гонады; *8* — первый сегмент абдомена; *9* — задняя аорта; *10* — задняя кишка; *11* — шестой сегмент абдомена; *12* — анальное отверстие; *13* — тельсон; *14* — глаз; *15* — антеннула; *16* — антенна; *17* — скафоцерит; *18* — мандибула; *19* — максилла; *20* — максиллипеда; *21* — переопода 1; *22* — переопода 3; *23* — нисходящая артерия; *24* — плеопода 1; *25* — брюшная нервная цепочка; *26* — субнейральная артерия; *27* — плеопода 5; *28* — уропода

системы варьируется от группы к группе, демонстрируя разные формы слияния нервных ганглиев брюшной цепочки. Строение органов чувств у десятногих раков описано выше, в разделе, посвященном общей характеристике ракообразных.

Пищеварительная система начинается (рис. 52, 54) ротовым отверстием, которое ограничено передней и задней губами, и с боков — мандибулами. Оно ведет в эктодермальную переднюю кишку, передняя часть которой представляет собой эзофагус, то есть широкий и короткий пищевод. Задняя часть передней кишки образует объемистый жевательный желудок и примыкающий к нему сзади фильтрующий желудок. К последнему сзади примыкает коротенькая средняя кишка, которая лишена хитиновой выстилки. В нее впадают протоки желез средней кишки (гепатопанкреас) и отходят два маленьких дивертикула средней кишки, которые не играют заметной роли в пищеварении. Длинная эктодермальная задняя кишка тянется на протяжении всей длины абдомена и заканчивается анальным отверстием на тельсоне. Гепатопанкреас у большинства десятиногих раков — это компактная, объемистая парная железа, занимающая значительную часть объема головогруди и у некоторых из них заходящая в абдомен. От кишечника отходит проток, который далее раздваивается, а затем в каждой из долей гепатопанкреаса делится многократно, так что в конечном итоге гепатопанкреас — это гигантское скопление тончайших трубочек. Оба главных канала открываются или в передней части средней кишки, или в пилорической части желудка, или на границе между пилорической частью желудка и кишечником. Железа средней кишки тесно связана с гемолимфой. У некоторых креветок часть гепатопанкреаса функционирует в качестве светящегося органа.

Кровеносная система у десятиногих раков развита хорошо, особенно у самых крупных форм (рис. 52, 54). У последних она по своему строению приближается к кровеносной системе замкнутого типа. Сердце короткое, с очень мускулистыми стенками. Оно лежит дорсально в задней части среднего отдела головогруди в объемистом перикардиальном синусе. Перикардиальный синус функционирует как предсердие. В него через бранхиоперикардиальный канал поступает из жабр и из стенок жаберной камеры гемолимфа, насыщенная кислородом. Как правило, сердце имеет три пары щелевидных остий, хотя у каридных креветок их количество может достигать пяти пар. Остии снабжены клапанами, предотвращающими выход гемолимфы обратно в перикардиальный синус при сокращении стенок сердца. От сердца отходят

артерии, в основании которых также имеются клапаны, не дающие гемолимфе возвращаться обратно в сердце.

Органами дыхания служат жабры, которые могут быть на всех торакоподах, а также внутренняя поверхность боковой стенки карапакса или бранхиостегита. Он с обеих сторон прикрывает жабры, образуя жаберную камеру. Кроме защиты жабр, камера служит ограничителем водного потока, образущегося при работе скафогнатитов (см. выше) и постоянно промывающего камеру. У водных Decapoda главную роль в дыхании выполняют жабры, а у наземных — внутренняя поверхность бранхиостегита. Кроме собственно дыхательных функций, то есть извлечения из воды кислорода и выделения во внешнюю среду углекислого газа, жабры функционируют как регуляторы осмотического давления.

Жабры десятиногих раков, как и у других ракообразных, ведут свое происхождение от эпиподитов с цельной, неразделенной лопастью. У десятиногих раков жабры достигли наиболее сложного строения и разнообразия среди всех ракообразных. Они различаются по своему анатомическому строению (у разных таксонов Decapoda — см. ниже) и по их локализации. В исходном случае у некоторых низших креветок в жаберной камере можно обнаружить следующий набор жабр. На коксе торакопод имеются жабры, прикрепляющиеся к эпиподиту или рядом с ним. Это подобранхи. На сочленении между коксой и стенкой тела располагаются один или два артробранха. Наконец, непосредственно на стенке тела могут располагаться два плевробранха. Следовательно, на одном торакоподе может располагаться максимально четыре жабры и один эпиподит. А на всех торакоподах теоретически может быть 32 жабры и восемь эпиподитов. Однако такого количества жабр не встречено ни у одного из известных видов десятиногих раков. Наибольшее количество жабр наблюдается у некоторых креветок из семейства Penaeidae: семь эпиподитов и 24 жабры. У некоторых креветок из семейства Crangonidae остается всего на каждой стороне по шесть или семь жабр, у крабов имеются, как правило, по три эпиподита и девять жабр, а у краба-комменсала двустворчатых моллюков из семейства Pinnotheridae на каждой стороне имеется два эпиподита и три жабры. Редукция жаберного аппарата начинается с задних торакопод. Строение жабр и их набор («жаберная формула») служат важными таксономическими признаками.

Каждая жабра состоит из «ствола» или «древка» с подводящим и отводящим гемолимфу каналами внутри него. Поверхность жабр очень велика благодаря многочисленным разветвлениям дистальной части ствола. Они могут представлять собой полукруглые выросты, древовидно разветляющиеся снаружи (дендробранхии, встречающиеся у Penaeidea), парные округло треугольные листочки, напоминающие страницы полураскрытой книги (филлобранхии, характерные для Caridea, большинства Anomura и Brachyura) или множество простых нитей (трихобранхии, которые характерны для Stenopodidea, Astacidea, Thalassinidea, Palinura и части Anomura) (рис. 53).

У некоторых пелагических креветок из Penaeidea и Caridea имеются светящиеся органы. Они бывают трех типов в зависимости от источника света. Креветки из семейства Oplophoridae (Caridea) способны выбрасывать довольно плотные светящиеся облака. У некоторых креветок из семейства Sergestidae (Penaeidea), родов *Oplophorus*, *Systellaspis* (Oplophoridae), *Hymenopenaeus* (Solenoceridae) имеются эпидермальные фотофоры, количество которых у одной особи может варьироваться от дюжины до 174. У некоторых креветок из семейства Sergestidae они снабжены специальными линзами, которые редуцируются у более глубоководных форм. У ряда креветок из этого же семейства имеются светящиеся органы энтодермального происхождения. Они локализованы в гепатопанкреасе. Их называют «органами Песта». Это видоизмененные тубули железы средней кишки, в которых внутриклеточно содержится вещество, способное светиться. В этих же клетках имеются мельчайшие жировые ка-

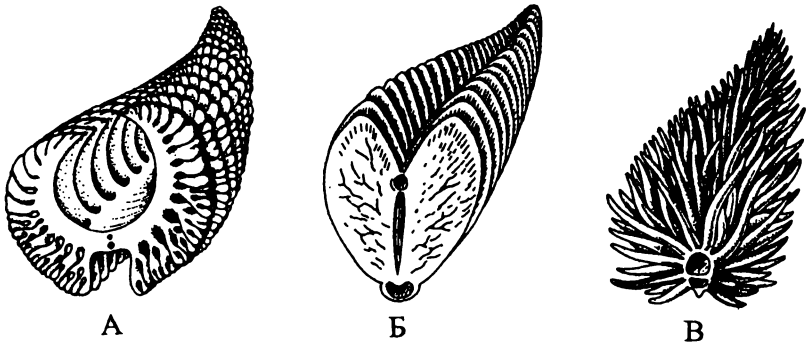


Рис. 53. Отряд Decapoda. Типы жабр (из Gruner, 1993):
А — дендробранхии; Б — филлобранхии; В — трихобранхии

пельки сферической формы, служащие рефлектором. Аналогичные органы имеются у креветок из рода *Thalassocaris* (Thalassocarididae).

Подавляющее большинство десятиногих раков раздельнополы, однако имеются исключения из этого правила, о которых будет написано ниже.

Для всех видов характерно наличие полового диморфизма. Как и у всех остальных Malacostraca он, прежде всего, выражается в разном положении половых отверстий, которые у самок находятся на коксах третьих переопод (шестых торакопод), а у самцов на коксах пятых переопод (восьмых торакопод). Кроме этого, у некоторых креветок могут быть видоизменены антеннулы самцов (Sergestidae). У креветок рода *Macrobrachion* самцы имеют гипертрофированные клешни. Они предназначены для защиты самок, откладывающих яйца на плеоподы. У самцов всех таксономических групп эндоподиты первой пары плеопод образуют совокупительные органы той или иной сложности, иногда несимметричные и очень причудливые (петазма у Penaeidea, особенно у рода *Metapenaeopsis).* Эндоподиты второй пары плеопод несут на своем внутреннем краю специальный мужской отросток (appendix masculina), также принимающий участие в процессе копуляции. У крабов вторичным половым признаком служит также строение абдомена, редуцированного у самцов до состояния узкого треугольного придатка, прикрывающего совокупительные органы, в которые превратились эндоподиты первой пары плеопод. У самок креветок из Penaeidea имеется семяприемник — теликум. Он располагается между основаниями четвертых и пятых переопод и иногда имеет очень сложное строение. Особенности строения петазмы и теликума имеют важное таксономическое значение. У каридных креветок (Caridea) теликум отсутствует, но плевры второго сегмента абдомена сильно разрастаются, образуя боковые стенки выводковой камеры, в которой вынашиваются отложенные на плеоподы яйца. У самок крабов (Brachyura) абдомен, подвернутый под головогрудь, расширен, превращаясь в стенку выводковой камеры.

Яичники парные. Они лежат, как правило, в головогрудном отделе между сердцем и гепатопанкреасом. У низших креветок (Penaeidea) яичники демонстрируют некоторые признаки метамерности, образуя так называемые «боковые рога». Задние концы яичников («задние рога») заходят в абдомен, у преднерестовых особей достигая основания тельсона. Дериваты такого строения яичника сохраняются у некоторых низших Caridea (*Acanthephyra* —Oplophoridae, *Nematocarcinus* — Nematocarcinidae). У большинства остальных десятиногих раков яичник ограничен только головогрудным отделом. И напротив, у Thalassinidea и раков отшельников они целиком лежат в абдомене.

Семенники также парные. Они характеризуются более или менее сильно развитыми семяпроводами, в которых происходит формирование сперматофоров.

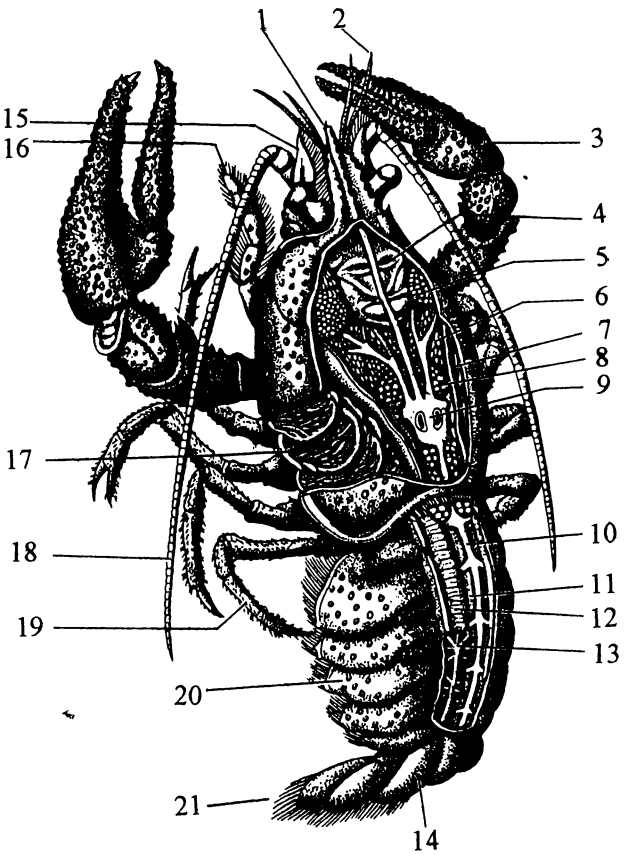


Рис. 54. Отряд Decapoda. Внутреннее строение речного рака (*Astacus astacus* — Gruner, 1993): *1* – рострум; *2* — антеннула; *3* — переопода 1; *4* — желудок (кардиальный отдел); *5* — мускулатура мандибулы; *6* — гепатопанкреас; *7* — жаберная полость; *8* — яичник; *9* — сердце; *10* — задняя аорта; *11* — задняя кишка; *12* — мускулатура абдомена; *13* — ганглии брюшной нервной цепочки; *14* — тельсон; *15* — скафоцерит; *16* — максиллипеда 13; *17* — жабры; *18* — антенна; *19* — переопода; *20* — эпимер 4-го сегмента абдомена; *21* — уропода

У омаров они даже заходят в абдомен, а у раков отшельников полностью располагаются там. Дистальный отдел семяпроводов, находящийся в коксах пятых переопод, у некоторых пенеидных креветок образует так называемые ампулы, в которых лежат сформированные сперматофоры. Благодаря тому что семя упаковывается в сперматофоры, строение спермиев у десятиногих раков чрезвычайно разнообразно, но у всех Decapoda они лишены жгутиков.

Репродуктивный цикл десятиногих раков тесно связан с линочным циклом. Это обусловлено особенностями передачи сперматофоров от самца самке. У пенеидных креветок спаривается самец с нормальным твердым панцирем и линяющая самка без панциря. Сперматофор, вставленный в теликум, после затвердевания панциря у самки жестко в нем фиксируется, что гарантирует его от потери. После этого в гонаде самки начинается вителлогенез, который длится около полутора месяцев. Все это время самка не линяет и, следовательно, не растет. Подготовка к линьке начинается уже у преднерестовой особи. Отложив яйца в воду (пенеидные креветки не вынашивают яйца на плеоподах), самки тут же линяют и опять готовы к спариванию.

У тропических и субтропических каридных креветок и других десятиногих раков, которые вынашивают яйца на плеоподах, нерестовый сезон, то есть период времени, когда существуют условия, благоприятные для вынашивания яиц, значительно превышает время созревания гонады. У них имеется другая особенность в процессе размножения, тоже связанная с тем, что спариваются линяющая самка и нелиняющий самец. Кстати, именно этим вызвано появление огромных клешней у самцов *Macrobrachium*. Ими самец защищает беспомощную в этот период самку от поедания другими особями своего же вида, а не только хищниками. После спаривания самка откладывает на плеоподы оплодотворенные яйца. Одновременно с этим начинается вителлогенез следующей генерации яиц в гонаде. И этот процесс идет параллельно эмбриогенезу. К моменту созревания гонады заканчивается формирование личинки в яйце. Когда личинки покинут яйца, самка линяет, сбрасывая панцирь с остатками пустой скорлупы на плеоподах, спаривается и откладывает на плеоподы новую кладку. Все повторяется сначала. Возникает так называемая непрерывная цикличность размножения, в результате которой за репродуктивный сезон, длящийся в тропиках почти круглый год, самка успевает выносить до четырех кладок. В умеренной климатической зоне с ее коротким летом креветки успевают выносить лишь одну кладку.

Около 30 видов десятиногих раков, среди которых абсолютно преобладают каридные креветки, — протерандрические гермафродиты. Наиболее известны креветки из рода *Pandalus*. Благодаря этому феномену половая структура популяции, например, вида *Pandalus borealis,* может быть очень сложной и состоять из первичных самцов и первичных самок (особей, пол которых определяется по выходе из яйца), а также вторичных самцов (не претерпевающих смены пола и на всю жизнь остающихся самцами) и вторичных самок (особей, которые сначала были самцами, а потом сменили пол). Соотношение разных категорий самцов и самок меняется от популяции к популяции в зависимости от условий существования. В самых северных популяциях смену пола претерпевают все особи. И напротив, в самых южных поселениях у креветок практически отсутствует протерандрический гермафродитизм.

Плодовитость десятиногих раков колеблется в очень широких пределах: от 7–25 яиц (глубоководная креветка *Systellaspis debilis)* до 3 млн у крупного краба *Cancer pagurus*. Размеры откладываемых яиц тоже сильно варьируются. У пенеидных креветок они равны примерно полмиллиметра, а у пелагических каридных креветок могут достигать длины вдоль большой оси яйца до 7–8 мм (батипелагическая креветка *Glyphus marsupialis*, Pasiphaeidae). В зависимости от величины яиц и температуры воды находится длительность их вынашивания. У глубоководного и довольно холодноводного омара *Nephrops norvegicus* при температуре воды 8 °С длительность эмбриогенеза составляет около 300 дней, а при 10–12 °С — 240 дней. У краба *Carcinus maenas* летом длительность эмбриогенеза равна двум месяцам, а зимой — 5–6 месяцев. У речного рака *Astacus astacus* вылупление личинок происходит через 26 недель после откладки яиц на плеоподы. И напротив, у многих тропических декапод развитие яиц длится около месяца, а у тропической эпипелагической креветочки из рода *Lucifer* науплии выходят из яиц уже через 36 часов после их откладки в воду.

У Penaeidea, откладывающих яйца в воду, из них вылупляется личинка науплиус, то есть личинка, тело которой состоит лишь из трех передних сегментов, входящих в состав головы взрослого животного с их придатками (антеннулы, антенны, мандибулы), которые у личинки густо покрыты щетинками и служат для плавания. У прочих десятиногих раков, у которых яйца имеют значительно большие размеры, в зависимости от них из яйца могут вылупляться личинки уже на стадии зоэа или даже мизис (у омаров из семейства Nephropidae). В состав тела зоэа входит большее количество сегментов, в том числе будущие передние грудные с их конечностями. Экзоподиты этих конечностей служат для плавания. Стадия мизис характеризуется тем, что у нее

имеются уже все торакоподы с экзоподитами, используемые как весла. Плеоподы у мизис отсутствуют. У крабов личинки зоэа превращаются в так называемую мегалопу. У нее экзоподиты торакопод в той или иной степени редуцируются, а плеоподы, обрамленные щетинками, уже развиты. У креветок подобная стадия называется постличинкой. В некоторых случаях из яйца выходит ювенильная особь (у пресноводных креветок из семейства Atyidae, у речных раков, например). Каждый из типов личинок проходит большее или меньшее количество стадий. Так, у пенеидных креветок может быть 5–6 стадий науплиуса и 5–9 стадий зоэа. А у каридных креветок, речных раков, омаров, лангустов и крабов стадия науплия существует лишь в эмбриональном состоянии, в яйце. Эволюция идет по пути уменьшения количества пелагических личиночных стадий.

Зато у лангустов существует стадия зоэа, специализированная к длительной жизни в планктоне. Она дорсовентрально уплощена до листовидного состояния, благодаря чему ее назвали филлосома. Длинные стебельчатые глаза и хорошо развитые грудные конечности с удлиненными члениками и экзоподитами довершают облик личинки. Благодаря этому она может жить в планктоне долгое время, претерпев за это время 11 линек при переходе из одной стадии филлосомы в другую. Вот, например, как проходит этот процесс у лангуста *Panulirus cygnus* в водах западной Австралии. Впервые зрелые особи спариваются в возрасте 5–6 лет. Это происходит в зимнее время Южного полушария. Из отложенных на плеоподы яиц летом вылупляются личинки размером с булавочную головку (буквально по-английски «pinhead size»). Они поднимаются к поверхности воды и уносятся ветровым течением в открытый океан. Через два месяца заметно подросшие личинки попадают в большой океанический круговорот, где они живут в приповерхностных слоях над большими глубинами шесть месяцев. По истечении этого времени еще более подросшие личинки опускаются в подповерхностные слои, где попадают в противотечение, направленное к берегу. В нем они живут 10 месяцев, постепенно приближаясь к кромке шельфа. К этому времени у личинок постепенно развивается абдомен, а на дно они опускаются, превратившись в постличинку, которая называется пуэрулюс. Она напоминает миниатюрную копию взрослой особи из рода *Puerulus*, чем и обусловлено ее название. Пуэрулюсы, постепенно подрастая, в течение года мигрируют на шельф, на глубины от 1 до 30 м. Здесь они превращаются в ювенильные особи со всеми таксономическими признаками своего вида. В течение 3–4 лет неполовозрелые лангусты совершают нагульные миграции в зоне прибрежных рифов, пока на пятым году жизни не достигают половозрелости.

Ракообразные из отряда Decapoda по праву считаются наиболее высоко организованными представителями этого класса. В отряд входят более 10 000 видов, характеризующихся очень большим разнообразием в строении тела. Именно в состав этого отряда входят крупнейшие членистоногие, известные на нашей планете. Лангуст *Jasus verreauxii* и омар *Homarus americanus* достигают длины 600 мм. Речной рак *Astacopsis gouldi* имеет максимальную длину 500 мм. У краба *Pseudocarcinus gigas* ширина панциря может составить до 400 мм, а большая клешня — 450 мм длины. А у глубоководного краба *Macrocheira kaempferi* клешненосные ноги достигают длины в 1,5 м!

В ископаемом состоянии десятиногие раки известны с Позднего Девона (350–400 млн лет), но по-настоящему встречаться начинают с Триаса (230 млн лет). Среди них наиболее хорошо представлены креветки из Penaeidea. В Юре (180–190 млн лет) появляются первые каридные креветки, близкие к современным Procarididae (рис. 55 А), неполнохвостые раки (Anomura) и примитивные крабы (Dromiacea). Настоящие крабы появляются уже в Мелу (130 млн лет). В слоях, относящихся к Миоцену (25 млн лет), находят многие виды, сохранившиеся до настоящего времени.

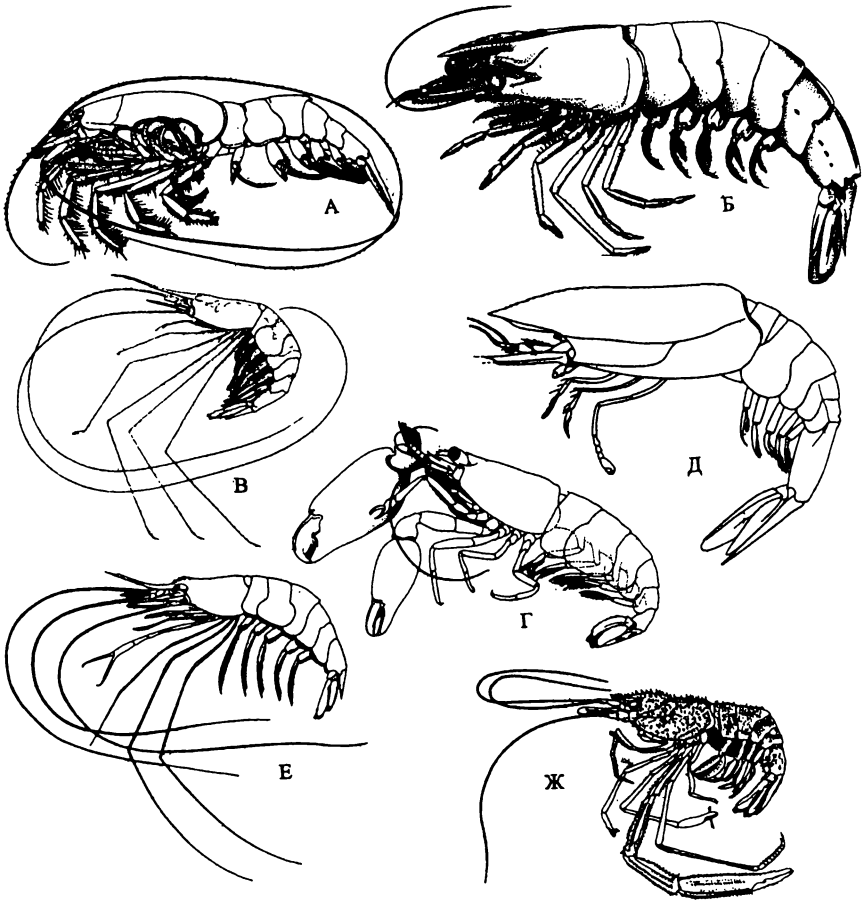


Рис. 55. Отряд Decapoda. Креветки. Некоторые типичные представители:
А — *Procaris ascensionis* (Gruner, 1993); Б — *Farfantepenaeus aztecus* (Perez, Farfante, Kensley, 1997); В — *Nematocarcinus agassizii* (Faxon, 1893); Г — *Periclimenoides odontodactilus* (Holthuis, 1993); Д — *Physetocaris microphtalma* (Holthuis, *1993*); Е — *Nematopalaemon tenuipes* (Holthuis, *1993*); Ж — *Stenopus hispidus* (Gruner, 1993)

Десятиногие раки заселили самые разнообразные биотопы морей от Северного полюса до Антарктиды, широко распространены в солоноватых водах и хорошо представлены в пресных водоемах на поверхности Земли и в ее пещерах. Значительно беднее фауна декапод на суше. По-настоящему наземных десятиногих раков нет.

Сухопутные десятиногие раки преимущественно обитатели супралиторали, песчаных и илистых пляжей. Среди креветок это, пожалуй, лишь представители маленького рода *Merguia*, способные жить в пределах досягаемости волны, скрываясь под различными предметами, валяющимися на пляже. Среди Anomura наиболее широко известны раки-отшельники из семейства Coenobitidae. На островах Карибского моря и атлантическом побережье Латинской Америки обитает *Coenobita clypeatus*, максимальная длина карапакса которого достигает 50 мм. Он заселяет прибрежную зону довольно широко, удаляясь от берега до высоты примерно 50 м над уровнем моря. Отдельные виды встречаются на удалении до 3 км от уреза воды. Иногда они образуют плотные скопления в период опадания плодов *Terminalia catappa* (индийского

миндаля). Пик активности приходится на ночное время. Еще один рак отшельник из этого семейства, так называемый «пальмовый вор» *Birgus latro*, уже не использует раковины брюхоногих моллюсков для защиты мягкого абдомена и жить в воде уже не может. Погруженный в воду, он через некоторое время погибает. У него довольно заметно редуцированы жабры, зато эпителий жаберной камеры образует многочисленные выросты, увеличивающие его поверхность. Через него происходит диффузия кислорода в гемолимфу. Это одни из крупнейших раков отшельников. Пальмовый вор обитает на побережьях Индийского и Тихого океанов.

Среди крабов, связанных с сушей, существуют все переходы от живущих в прибрежье, заливаемым морем, представителей рода *Uca* (так называемый манящий краб, обязанный своим названием огромной клешне, превышающей размер тела, которой краб совершает своеобразные «призывающие» движения) до *Metapaulias depressus*, приспособившимся жить в резервуарах дождевой воды в пазухах листьев крупных бромелиевых. Встречается до высоты 760 м над уровнем моря.

Обширна и разнообразна фауна десятиногих раков в солоноватых и пресных водах. Она представлена в первую очередь креветками семейств Palaemonidae и Atyidae, а также пресноводными крабами. Это группы, характеризующиеся большим видовым разнообразием, что вызвано обилием разнообразных биотопов, используемых ими. Некоторые креветки из семейства Atyidae имеют очень своеобразные клешни первой пары переопод, несущие большие веера щетинок. С их помощью креветка, обитающая в ручьях и речушках с быстрым течением, отлавливает из потока несущихся в нем мелких животных и органические остатки. Среди креветок семейства Palaemonidae выделяются представители рода *Macrobrachium*, для самцов которого характерны мощные гипертрофированные первые торакоподы с крупными клешнями. Их размеры сравнимы с размерами тела креветки (см. выше). Наиболее знаменит вид *M. rosenbergii*, длина тела которого достигает 300 мм и вес — более 300 г. Это важный объект аквакультуры.

Наиболее богата видами фауна шельфа, особенно в тропиках. Десятиногие раки демонстрируют не только причудливые формы тела и окраски, но и сложные формы поведения. Это относится прежде всего к креветкам-симбионтам: представителям семейства Alphaeidae, сожительствующим с рыбами из семейства Gobiidae. Креветки из подсемейства Pontoniinae с его многочисленными родами с малым количеством видов в каждом роде обитают между игл морских ежей, под подошвой актиний, в кораллах, губках и тому подобном. Рядом с ними можно поставить крабов из семейства Pinnotheridae (буквально «пинновые зверюшки»), которые сожительствуют с самыми разнообразными двустворчатыми моллюсками. Как правило, в крупных моллюсках живет парочка: самец и самка. Это комменсалы, крадущие часть пищи, которую моллюски отфильтровывают из воды.

Наиболее сложное поведение демонстрируют представители рода *Stenopus* (Stenopodidea) и некоторые виды из семейства Hippolytidae. Как правило, ярко окрашенные креветки, которые занимают позиции на каком-нибудь заметном элементе подводного ландшафта: крупной губке, валуне, коралле. Это так называемая «станция очистки». К станции подходят рыбы, и креветки подвергают их осмотру и очистке. Они счищают с тела некротизированные участки покровов или струпики от ушибов, эктопаразитов. Некоторые креветки без опаски заплывают в рот крупных хищных рыб (мурен, каменных окуней) и выбирают волокна мяса, оставшиеся от предыдущего приема пищи.

Видовой состав креветок приустьевых илистых участков шельфа, приуроченных к устьям рек, беднее, но обитающие здесь представители Penaeidea, в первую очередь родов *Penaeus, Litopenaeus, Farfantepenaeus, Melicertus, Fenneropenaeus, Marsupenaeus*, могут образовывать плотные концентрации, имеющие важное промысловое значение. Это преимущественно виды, часть времени проводящие зарываясь в грунт.

В Индопацифике на шельфе встречаются и пелагические виды. Это мелкие креветочки, представители родов *Leptochela* (Pasiphaeidae) и *Acetes* (Sergestidae). Второй вид, так называемая «креветка бедных людей» Индии, также образует мощные скопления, которые облавливают рыбаки на мелководьях накидными сетями. Креветка входит в состав самых дешевых сортов карри — приправы для риса.

Отдельно следует упомянуть креветок, обитающих в так называемых рефугиумах (убежищах) малых глубин. К ним относятся полости внутри давно остывших лавовых потоков, соединяющихся с морем. Они характерны для островов вулканического происхождения. В них обнаружены креветки семейства Procarididae, которых из-за их близости к юрскому виду *Udorella agassizii* можно считать живым ископаемым.

На кромке шельфа, то есть на глубинах 150–500 м, преобладают эпибентосные креветки, а на материковом склоне, в тех местах, где отлагается большая часть ила, выносимого реками, доминируют креветки семейства Nematocarcinidae, питающиеся детритом и бактериями, развивающимися на нем. На ложе океана преобладают креветки семейств Crangonidae, Glyphocrangonidae, роющиеся в грунте. Некоторые из представителей последнего семейства — самые глубоководные десятиногие раки. *Glyphocrangon atlantica* был пойман на глубине 6373 м. Относительно мало (немногим более 200 видов) креветок обитают в пелагиали. Они встречаются от самых ее верхних слоев (*Lucifer* и *Funchalia* из Penaeidea) до четырех и более тысяч метров. Среди них преобладают специализированные к жизни в пелагиали представители семейств Pasiphaeidae, Oplophoridae и Sergestidae.

Отдельную группу составляют креветки, обитающие в гидротермальных оазисах подводного рифта, образующихся около так называемых «черных курильщиков». В их «плюмах» — выбросах горячих растворов и газов — развиваются мощнейшие скопления хемосинтезирующих бактерий. Ими и питаются креветки нескольких родов, относящихся к семейству Bresiliidae. Наиболее известен среди них вид *Rimicaris exoculata*. Он облавливает бактерий в том слое воды в выбросах черного курильщика, в котором они демонстрируют максимальную плотность. Это зона перепада температур, и ошибка креветки может привести ее к тому, что она просто заживо сварится. У римикарисов под плевробранхами карапакса отлагается зрительный пурпур родопсин, который служит им термосенсорным органом.

Десятиногие раки имеют очень важное экономическое значение. Их общий вылов в 2001 году составил около 6 млн т. Среди них доминируют креветки (около 3 млн т, то есть половина всего вылова десятиногих раков), а среди них представители шельфовых родов *Penaeus, Litopenaeus, Farfantepenaeus, Melicertus, Fenneropenaeus, Marsupenaeus* (905 тыс. т) и *Acetes* (577 тыс. т). Все это тропические креветки. Вылов омаров и лангустов значительно меньше: немногим более 200 тыс. т. Гораздо больше вылавливают речных раков — 630 тыс. т. Немногим более 1 млн т вылавливают крабов. Общий вылов десятиногих раков заметно уступает вылову рыбы, но ракообразные ценятся значительно выше, чем рыбы. Отмечено, что уровень потребления, например, креветок служит своеобразным индикатором благосостояния страны. Чем он выше в данной стране, тем выше ее уровень экономического развития.

Особую роль в истории человеческой культуры сыграл краб *Potamon fluviatilus*. Этот пресноводный вид довольно широко распространен в Азии и обычен в реках Малой Азии, где он знаком людям в течение последних 6000 лет. В те времена в Месопотамии, то есть в междуречье Тигра и Евфрата, существовали, сменяя друг друга, такие цивилизации, как Шумерская, Вавилонская, Ассирийская. *Potamon fluviatilus* оставил свои следы в барельефах, фресках, мифах, имени ассирийско-вавилонского бога Таммуз, названии месяца Думузи (июнь-июль) у ассирийцев и Таммуз — у израильтян. Наконец, он занял свое место и среди знаков Зодиака, поскольку созвездие Рака правильнее было бы называть созвездием Краба, так как оно названо в честь *Potamon fluviatilus*.

Отряд Decapoda насчитывает около 10 тыс. видов (рис. 55–57). Таксономическая структура отряда очень сложна. В настоящее время его подразделяют на два подотряда неравных объемов: Dendrobranchiata Bate 1888 и Pleocyemata Burkenroad 1963.

Для подотряда Dendrobranchiata характерна «креветочная» форма тела, жабры дендробранхии с древовидно разветвленными жаберными выростами. Торакоподы 4–6 (переоподы 1–3) почти всегда с клешнями. Яйца откладываются в воду (исключение — планктонные креветки из рода *Lucifer*), из них вылупляется личинка науплиус. В состав этого подотряда входит единственный инфраотряд Penaeidea, состоящий из двух надсемейств (Penaeoidea и Sergestoidea) с шестью семействами, 55 родами и примерно 450 видами.

Форма тела представителей подотряда Pleocyemata очень варьируется. В подотряд входят креветки, омары, речные раки, лангусты, раки-отшельники и другие так называемые неполнохвостые раки (например, всем известный камчатский краб), а также крабы.

Основные признаки плеоциемат следующие. Жабры не имеют вторичного ветвления. От ствола отходят или нитевидные (трихобранхии) или листовидные (филлобранхии) отростки. Яйца вынашиваются самками на плеоподах. Из них выходят личинки на стадии зоэа. Самцы не имеют петазмы, образованной эндоподитами первых плеопод.

В состав подотряда входят семь инфраотрядов.

В состав инфраотряда Stenopodidea входит около 30 видов в двух семействах: Stenopodidae с четырьмя родами и Spongicolidae с пятью родами. Все представители этого инфраотряда тропические и субтропические креветки, характеризующиеся теми или иными формами симбиоза. Как выше упоминалось, креветки рода *Stenopus* — чистильщики. Креветки рода *Spongicola* сожительствуют со стеклянными губками. Эти креветки образуют стойкие пары из особей противоположного пола. В Японии существует обычай дарить новобрачным скелет такой стеклянной губки с двумя креветками внутри в качестве символа стабильности брака.

В состав инфраотряда Caridea входят 16 надсемейств с 36 семействами, охватывающими более 2000 видов креветок. Это чрезвычайно разнообразные креветки, заселившие все моря, солоноватые и пресные воды тропиков и субтропиков.

В состав инфраотряда Astacidea входят четыре надсемейства с тремя семействами омаров и тремя семействами речных раков. Более 400 видов.

В состав инфраотряда Thalassinidea входят три надсемейства с 11 семействами раков, отдаленно напоминающих омаров. Они специализированы к зарывающемуся образу жизни. Некоторые из представителей семейства Thalassinidea способны к рытью глубоких и сложных нор, благодаря чему из-за своей относительно высокой численности играют важную роль в биотурбации песчаных грунтов. Известно около 300 видов, но в последние годы систематике этой группы уделяется большое внимание, что привело к находкам и описанию большого количества новых ее представителей.

В состав инфраотряда Palinura входят три надсемейства с пятью семействами лангустов и близких к ним ракообразных. Примерно 140 видов. Среди них выделяется единственный современный представитель надсемейства Glyphoidea и семейства Glypheidae *Neoglyphea inopinata*. Это живое ископаемое. Близкий ему ископаемый вид *Glyphaea pseudoscyllarus* известен по находкам ископаемых остатков с Триаса, Юры и Эоцена.

В состав инфраотряда Anomura входят примерно 1700 видов, распределенных в четырех надсемействах и 13 семействах. Среди них наиболее широко известны представители надсемейства Paguroidea — раки-отшельники, большинство которых живут в раковинах морских моллюсков. Наибольшее промысловое значение имеют представители семейства Lithodidae, а среди них наиболее широко известен так называемый камчатский краб *Paralithodes camtchatica*, вылов которого в 1995 году составил более

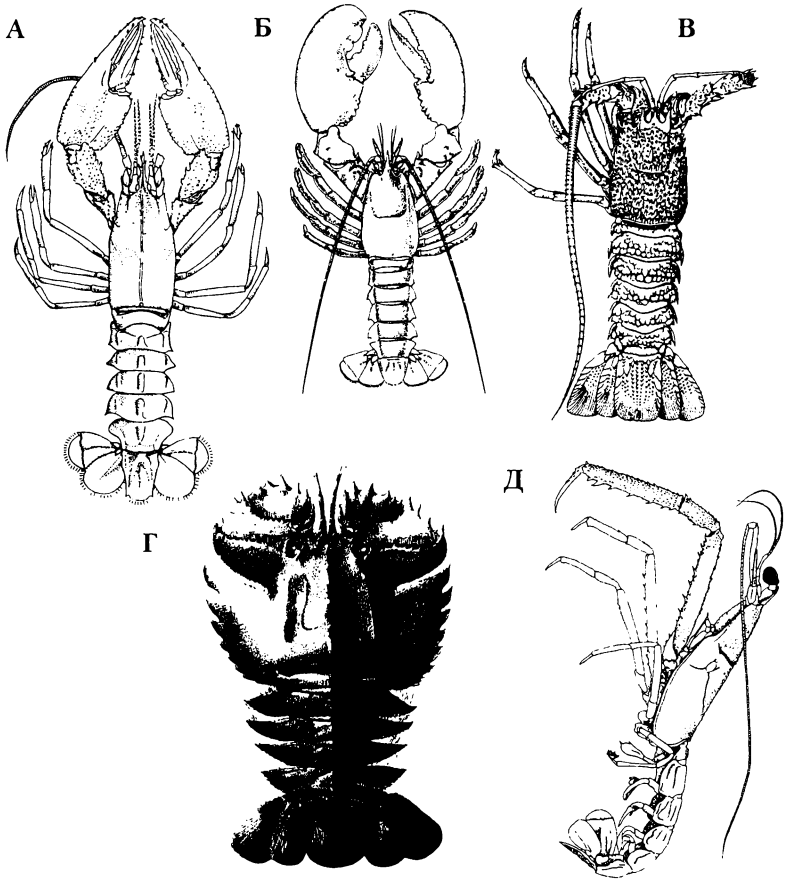


Рис. 56. Отряд Decapoda. Омары и лангусты. Некоторые типичные представители (Holthuis, 1991): А — *Thymopides grobovi*; Б — *Homarus americanus*; В — *Jasus edwardsii*; Г — *Neoglyphaea inopinata*; Д — *Ibacus novemdentatus*

55 тыс. т. Правда, к 2001 году он упал до примерно 17 тыс. т в результате варварской переэксплуатации запасов. Среди представителей семейства Galatheidae — очень богатой видами группы, наиболее известны восточнопацифические виды *Pleuroncodes planipes, P. monodon, Cervimunida johni,* а также субантарктические виды *Munida gregaria* и *M. subrugosa*. Они могут образовывать скопления очень высокой плотности, благодаря чему становятся важнейшими элементами трофических сетей в своих сообществах и служат потенциальными объектами промысла.

В самый крупный инфраотряд десятиногих раков Brachyura (крабы) входят около 5000 видов, распределенных в 15 надсемействах и 38 семействах. Так же как и каридные креветки, крабы демонстрируют чрезвычайное разнообразие и освоили как море, так и пресные воды. Среди них много промысловых видов, общий вылов которых, как уже упоминалось выше, превышает 1 млн т.

— Подтип Chelicerata —

В подтип хелицеровых входят более 85 000 видов. Это преимущественно наземные животные, но есть среди них немногочисленные морские формы, а также виды,

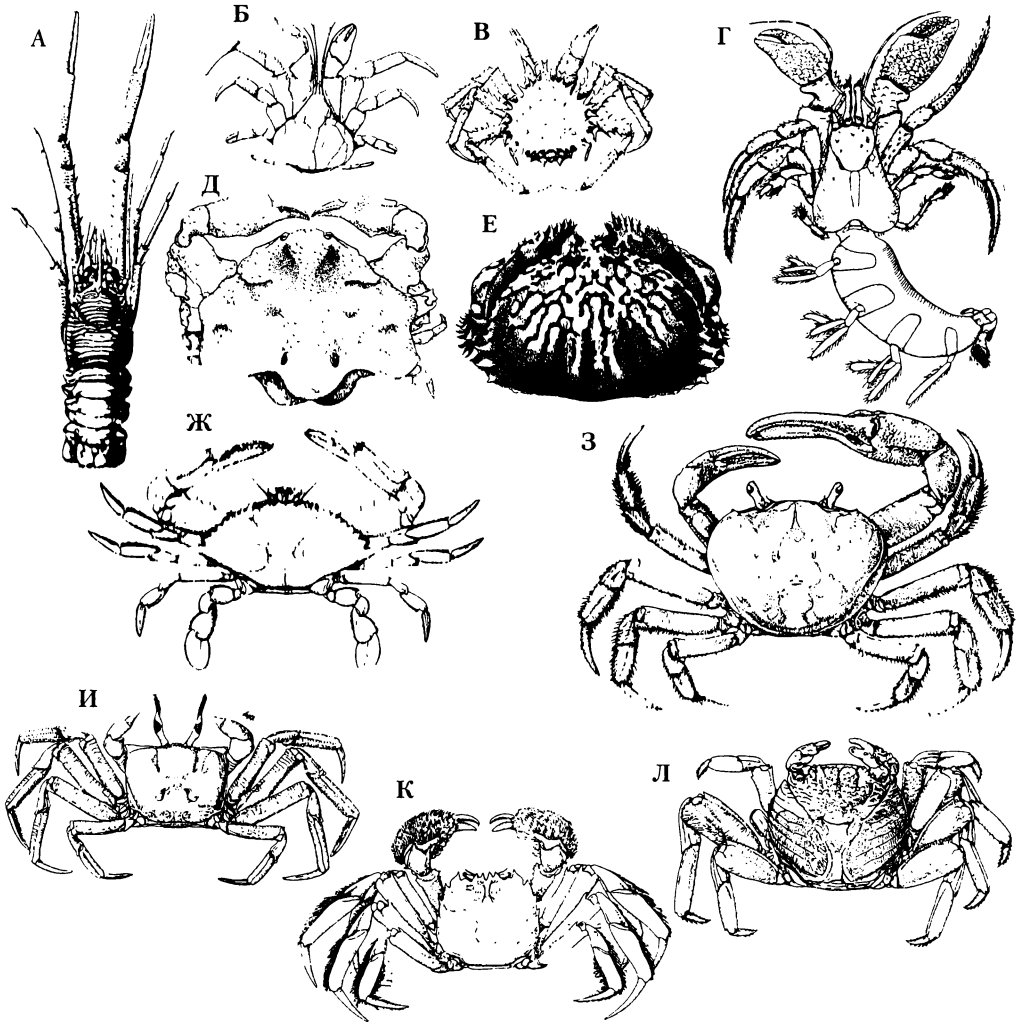


Рис. 57. Отряд Decapoda. Неполнохвостые раки и крабы (А, З, К, Л — Gruner, 1993; Г–Ж, И — Williams, 1965):
А — *Munida sarsi*; Б — *Birgus latro*; В — *Lithodes maja*; Г — *Petrochirus diogenes*; Д — *Speloeophorus pontifer*, 3 мм; Е — *Calappa flammea*; Ж — *Callinectes sapidus*; З — *Cardisoma armatum*; И — *Ocypode cursor*; К — *Eriocheirus sinensis*; Л — *Grapsus grapsus*

приспособившиеся к жизни в пресных водах. Подавляющее большинство видов — свободноживущие хищники, но есть паразитические формы. Одиночные животные. Есть виды, демонстрирующие сложные формы поведения. Длина тела варьируется от 0,1 мм до 75 см среди современных видов — *Limulus polyphemus* (крупнейший ископаемый представитель этой группы *Pterygotus rhenaniae* достигает 180 см).

У хелицеровых редуцированы антенны, а сегменты головы или протеросома сливаются, образуя просому (у относимых к хелицеровым Pantopoda голова называется цефалосома и в процессе образования просомы она сливается с двумя лежащими позади нее сегментами, гомологичными сегментам проторакса трилобитов). Просома

несет шесть пар придатков, самая передняя из которых называется хелицерами. Они снабжены клешнями и служат для захвата добычи и питания. Вторая пара придатков (педипальпы) также специализирована и никогда не служит в качестве локомоторных органов. Задняя часть тела, опистосома, состоит в основном из 12 сегментов (у скорпионов в процессе эмбрионального развития обнаруживается еще один сегмент) и хвостового шипа (тергального зубца), который является рудиментом тринадцатого сегмента. Половые отверстия открываются на втором сегменте опистосомы (восьмой метамер). Опистосома у многих форм расчленена в той или иной степени, демонстрируя все переходы к потере такого членения и, наконец к полному слиянию про- и опистосомы у клещей. Придатки несет лишь у Xiphosura. Средняя кишка с многочисленными дивертикулами.

☐ Класс Xiphosura (рис. 58, 59)

К Xiphosura или мечехвостам относятся всего пять видов современных морских хелицеровых членистоногих. Их тело расчленено на три тагмы (рис. 58 А): широкую просому, укрытую головным щитом (продорсум), напоминающим передний отдел тела трилобитов, брюшной отдел и длинный хвостовой шип или тергальный зубец. Передний и средний отделы тела отделены друг от друга глубокой сочленовной бороздой, располагающейся на уровне седьмого метамера. Хелицеры маленькие, несут клешни. Педипальпы и четыре пары ходных ног очень похожи друг на друга и также снабжены клешнями. Ходные ноги состоят из семи члеников (подомер): коксы, трохантера, фемура, пателлы, тибии, тарсуса и претарсуса. Пателла и тибия сливаются вместе. Претарсус представляет собой подвижный палец клешни. Коксы ходных ног усажены многочисленными хитиновыми шипами, образующими так называемую гнатобазу, которая служит для очистки и разрушения добычи. На седьмом сегменте также имеется пара сильно редуцированных палочковидных придатков — хилярии. Брюшной отдел несет шесть пар листовидных конечностей. Первая пара их сильно кутикуляризована и служит генитальной крышечкой. Осталые пять видоизменены в листовидные жабры.

Кутикулярные покровы мечехвостов толстые. У особи *Limulus polyphemus* длиной 15 см их толщина на спинной стороне достигает 0,5–1 мм. По своему составу она в общих чертах соответствует кутикуле других членистоногих, никогда не обызвествлена. На ее поперечных срезах можно различить три главных слоя: эпи-, экзо- и эндокутикулу. Экзокутикула состоит из 20–40 горизонтальных пластинок (ламелл), которые пронизаны короткими дугообразными вертикальными прядями белка. Эндокутикула составляет 80–85% толщины дорсальной кутикулы. Она состоит из вертикальных платинчатых образований.

В качестве внутреннего скелета выступают лежащие дорсально в задней части тела парные длинные эндапофизы, которые на спинной поверхности выглядят парными углублениями. Эндапофизы прежде всего служат для прикрепления сильной мускулатуры листовидных конечностей. Имеется также мезодермальный скелет. В просоме — это большие эндостерниты, снабженные боковыми выступами, служащими для прикрепления мускулатуры ходных ног. В задней части тела имеются лишь шесть непарных вентральных и также много парных дорсальных выступов, так называемых эндохондритов, для прикрепления мускулатуры конечностей.

Полость тела — миксоцель, который связан со сложно устроенной незамкнутой кровеносной системой.

Для центральных отделов нервной системы характерно, что надглоточные ганглии лежат впереди и практически ниже уровня подглоточных. Это обстоятельство объясняется тем, что рот открывается не на переднем конце тела, а на вентральной стороне просомы, в результате чего глотка направлена вперед (как и у трилобитов –

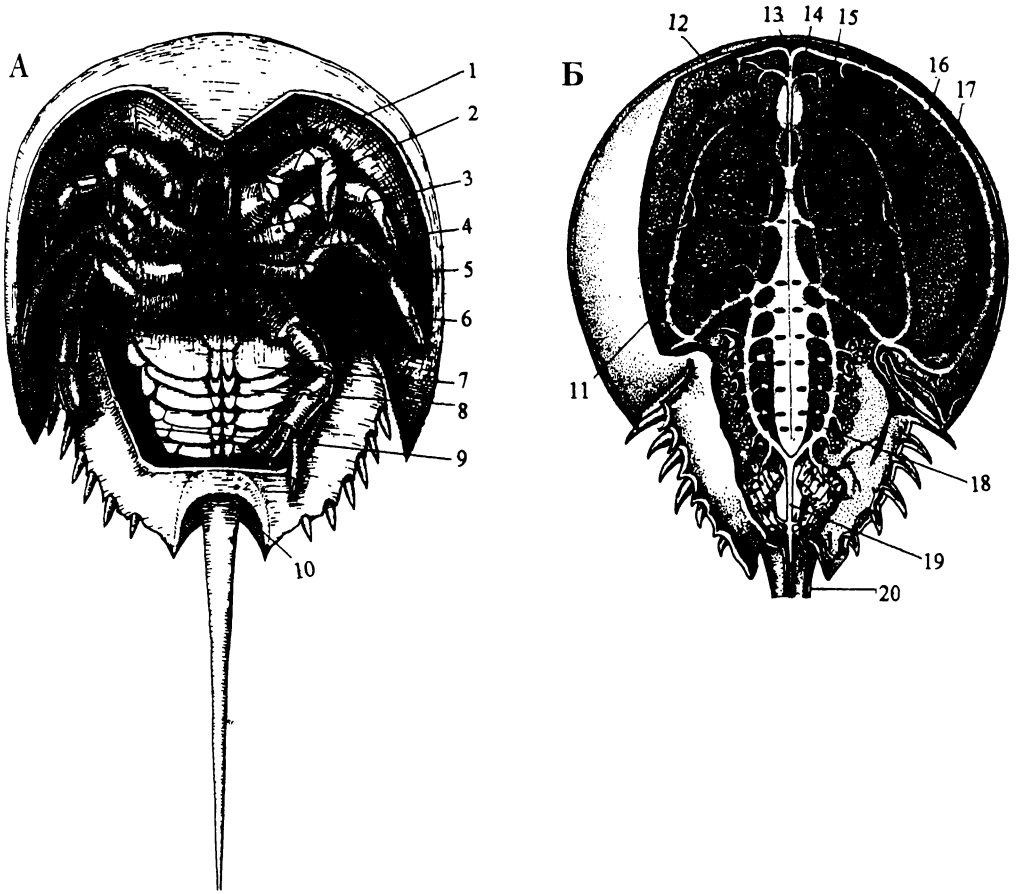


Рис. 58. Класс Xiphosura. *Limulus polyphemus* (Gruner, 1993):
А – внешнее строение (вид снизу); Б – внутреннее строение (вид сверху); *1* – хелицеры; *2* – педипальп; *3* – ротовая щель; *4* – коксальная площадка; *5* – кокса 6-х ходных ног; *6* – хилярии; *7* – операкулюм; *8* – листовидные ножки; *9* – жабры; *10* – анальное отверстие; *11* – артерия дивертикулов средней кишки; *12* – боковая аорта; *13* – срединная аорта; *14* – желудок; *15* – срез через мускулы конечностей; *16* – пищеварительная железа; *17* – краевая артерия; *18* – боковая артерия; *19* – хвостовая аорта; *20* – хвостовая игла

см. рис. 4 Б), а не вверх, как у большинства других членистоногих, поскольку так называемый жевательный желудок лежит впереди от ротового отверстия. Отходящие от мозга нервы иннервируют две пары глаз и фронтальные органы. Мозг состоит из центрального тела и пары заметно увеличенных сильно развитых глобулей, составляющих около 80 % объема мозга. Они локализованы в складке верхней поверхности мозга. На его задней стороне лежат ганглии, иннервирующие хелицеры (тритоцеребрум), соединенные предротовой комиссурой.

2–8-я пара ганглиев с комплексом их нервов (2–8-й нейромеры) образуют так называемое подглоточное нервное скопление, которое иннервирует не только переднюю часть тела (просому), но также и 7–8-й сегменты тела, относящиеся уже к туловищу. Ганглии 9–14 представляют собой настоящую нервную цепочку, лежащую в основаниях придатков сегментов 9–11. Еще три пары ганглиев, лежащих позади, сливаются и, возможно, представляют собой рудимент 15-го нейромера.

Главными органами чувств у мечехвостов служат глаза и фронтальный орган. Имеются также многочисленные чувствительные щетинки, функции которых до сих пор почти не известны. Различают пару маленьких срединных глаз, которые лежат на срединном киле дорсальной стороны просомы и два значительно более крупных боковых глаза, располагающихся с внешней стороны латеральных килей.

Рот щелевидный, лежит между базисами 2–5-й пар ходных ног. Он сужается благодаря сближенным между собой основаниям передних ног. Это смещение рта назад и образование выступа головного щита (ростральная дупликатура) приводит к тому, что ротовая полость тянется параллельно брюшной поверхности мечехвоста и окружена большим количеством шиловидных придатков, развивающихся на основаниях ходных ног.

Рот переходит в глотку, идущую вперед и превращающуюся в жевательный желудок, богато снабженный мускулатурой. Складки его внутренней поверхности выстланы грубой кутикулой с крючками. Позади желудок сужается, образуя воронкообразный клапан, отделяющий его от средней кишки, которая переходит в короткую заднюю кишку, выстланную изнутри хитином. Анальное отверстие открывается в месте сочленения брюшного отдела тела с хвостовым шипом. От расширенной части средней кишки вперед отходят в область просомы две пары придатков, которые очень сильно разветвляются, образуя пищеварительную железу средней кишки. Ее многочисленные слепые трубочки, которые благодаря соединительной ткани образуют единую массу, заполняют полость тела просомы и дупликатуры. Нечто подобное наблюдалось и у трилобитов. У прочих хелицеровых, у паукообразных в связи с отсутствием дупликатуры основная масса железы средней кишки находится в туловище.

Особенности строения и локализация кровеносной системы связаны с локализацией дыхательных органов (рис. 58 Б). Она состоит из мощного пропульсаторного органа — сердца — и довольно густой сети артерий, содержимое которых изливается в пространства между органами (миксоцель). Сердце располагается в обширном замкнутом сзади перикардиальном синусе, который простирается в большей части тела. Сердце имеет восемь пар остий, две из которых открываются в просоме, одна — на уровне седьмого сегмента, а остальные — в опистосоме. На переднем конце из сердца выходит медианная аорта и пара боковых аорт. Первая снабжает кровью органы, лежащие в дорсальной части просомы, в первую очередь железу средней кишки и гонады. Латеральные аорты сливаются вместе над подглоточным ганглием и образуют кровеносный синус, омывающий над- и подглоточные ганглии и прилегающие участки брюшной нервной цепочки. Оттуда гемолимфа по промежуткам между органами (лакунам и синусам) стекает в три продольные лакуны, начинающиеся в просоме и тянущиеся вдоль всего тела. Они имеют мембраноподобные стенки. В одной из таких лакун лежит пищеварительный тракт, остальные тянутся по бокам брюшной части тела, сообщаясь метамерно расположенными отверстиями их вентральных стенок с лежащими ниже листовидными брюшными конечностями.

Функцию органов дыхания выполняют жаберные листки, выстланные очень тонким хитином. Их количество превышет 150 с каждой стороны на задней стенке брюшных листовидных ножек 9–13 сомитов. Полость листков заполнена гемолимфой. Она не содержет оформленных элементов в плазме, в которой растворен дыхательный пигмент, гемоцианин. Благодаря этому гемолимфа окрашена в слабый голубой цвет.

Экскреторными органами служат парные коксальные железы, окрашенные в красный цвет. Они состоят из четырех метамерно расположенных мешков, выстланных целомическим эпителием (дериваты целомодуктов), локализованных в сегментах 2–5 конечностей. Мешки связаны извилистым нефридиальным каналом, выстланным типичным экскреторным эпителием. Трубочки открываются в полость тела, откуда жид-

кий экскрет поступает наружу через выводной проток между пятый и шестой парами конечностей.

Парные гонады лежат в переднем отделе тела, что связано с особенностями строения пищеварительной железы и обширным расширением просомы. Они представляют собой парную сетчатую структуру, лежащую между дивертикулами кишечника в виде многочисленных сильно разветвленных трубочек. Гонады открываются наружу парой отверстий на нижней поверхности базиса восьмой пары конечностей. Самцы отличаются от самок меньшими размерами тела и видоизмененными конечностями (вторая, иногда третья пары).

Зрелые сперматозоиды *Limulus polyphemus* имеют жгутики и по своему строению ближе к сперматозоидам Annelida и Mollusca. Они заметно менее специализированы, чем сперматозоиды у остальных членистоногих.

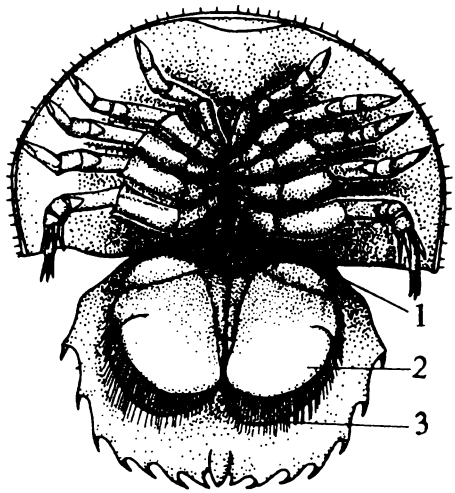


Рис. 59. Класс Xiphosura. Limulus polyphemus (Gruner, 1993). Постэмбриональная «трилобитная» стадия:
1 — хилярии; *2* — оперкулюм; *3* — жабры

Оплодотворенные яйца откладываются на песчаной литорали в ямки глубиной до 15 см. Количество откладываемых яиц варьируется от 200 до более чем 1000. Яйца относительно крупные, диаметром 1,7–3,3 мм. Во время отлива они не прикрыты водой. Их развитие продолжается около шести недель. Из яйца выходит так называемая «трилобитная» стадия (см. рис. 59). Эта первая постэмбриональная стадия имеет длину около 3,5 мм, опушена многочисленными волосками и состоит из просомы и опистосомы, без хвостового шипа. Взрослые лимулусы в водах Северной Америке линяют в среднем один раз в год и достигают половозрелости в возрасте четырех лет. Длительность жизни может составлять 14–19 лет.

В современной фауне представлены четыре вида мечехвостов из трех родов (в Северной Америке *Limulus,* в юго-восточной Азии *Tachypleus* и *Carciniscorpi*). Известны многочисленные ископаемые остатки мечехвостов из Европы и Сирии, относящиеся к Юре и Олигоцену.

Все виды — обитатели песчаных и илистых грунтов на глубинах от 6 до 39 м. В теплое время года они могут образовывать репродуктивные скопления на малых глубинах. Здесь же стречается их молодь. Мечехвосты — хищники, питающиеся моллюсками, червями и ракообразными.

☐ Класс Euripterida (= Gigantostraca) (рис. 60)

Ракоскорпионы, как еще называют представителей этой группы, встречаются только в ископаемом состоянии. Это были пресноводные или солоноватоводные животные с вытянутым телом. Их просома прикрыта щитом, на котором располагаются две пары глаз: простые маленькие медиальные и крупные сложные боковые. На просоме имеются трехчленистые хелицеры, иногда очень сильно развитые. Педипальпы у многих видов не очень заметно отличаются от первых пар ходных ног. Напротив, последняя пара ходных ног увеличена, приобретая веслообразное строение. Опистосома состоит из 12 не слитых между собой сегментов, подвижных по отношению друг к другу, и терминального шипа. Опистосома делится на расширенную

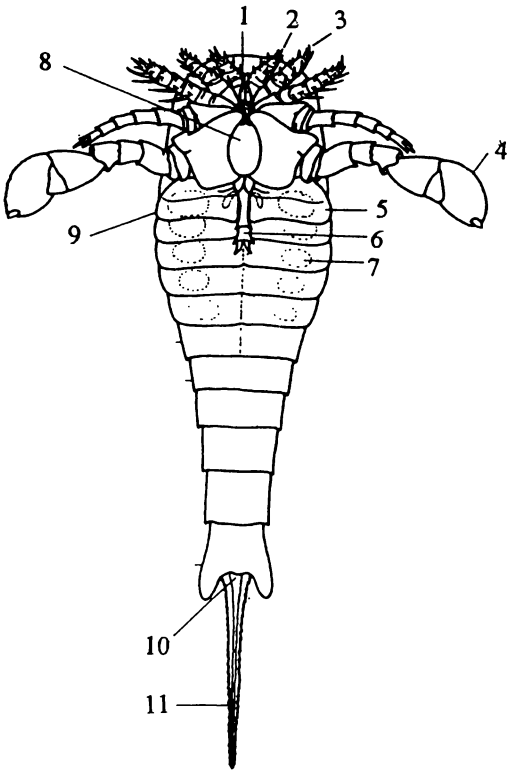


Рис. 60. Класс Euripterida (ракоскорпионы). *Euripterus tetragonophtalmus* (Gruner, 1993):
1 — хелицеры; *2* — педипальпы; *3* — 1-я ходная нога; *4* — 4-я ходная нога, выполняющая функцию весла; *5* — 1-я листовидная нога 8-го сегмента; *6* — генитальный придаток; *7* — жабры; *8* — метасома; *9* — генитальный сегмент; *10* — анальное отверстие; *11* — тергальная игла

мезосому и состоящую из пяти сегментов узкую метасому. Мезосома несет пять пар медиально сросшихся листовидных конечностей на 8–12 сегментах, которые прикрывают жаберные полости. Первая пара листовидных конечностей служит также крышечкой для генитальных отверстий.

В состав класса входят 280 ископаемых видов. Преобладающая длина тела 10–20 см. Самый крупный экземпляр *Pterygotus rhenaniae* достигает длины 180 см.

☐ Класс Arachnida

В состав класса Arachnida или паукообразных входят 84 000 современных видов. Длина самых крупных из них 18 см (например, *Pandinus imperator*), а самых мелких представителей Acari (клещи) — 0,1 мм. Паукообразные — это хелицеровые, использующие для дыхания атмосферный воздух.

Форма паукообразных очень варьируется от отряда к отряду. Диапазон вариаций — от длинных, стройных скорпионов до клещей с их мешковидным телом. Их тело подразделяется на просому (грудной отдел) и опистосому (брюшной отдел) (рис. 61). Обе тагмы могут полностью соответствовать друг другу по ширине или подразделяться стебельчатым сужением, образованным седьмым сегментом груди. Просома обычно цельная, так что акрон и шесть сегментов, входящие в нее, могут быть обнаружены лишь по придаткам этой тагмы. Их коксы разрастаются в процессе онтогенеза вплоть до медиальной линии стернита. У Pseudoscorpiones и Opiliones на спинной стороне просомы имеются одна или две поперечные бороздки, обозначающие передние границы пятого и шестого сегментов. У Solifugi, Palpigradi и Schizomida просома вообще делится (вероятно, вторично) на два отдела: протеросому (состоит из сильно склеротизированых акрона и четырех передних сегментов) и слабо хитинизированный пропельтидиум, в состав которого входят два задних сегмента просомы. Просома несет пару направленных вперед хелицер, одну пару педипальп (щупалец) и четыре пары ходных ног.

Опистосома в эмбриональном состоянии обнаруживает наличие 12 сегментов и хвостовую лопасть, отчасти расчлененные, отчасти нерасчлененные, без напоминающих конечности придатков, в лучшем случае с их рудиментами. Степень расчленения сегментов опистосомы сильно варьируется от отряда к отряду. У большинства паукообразных и у многих клещей, по крайней мере у взрослых, оно исчезает полностью. В этом случае опистосома представляет собой мешок с мягкими покровами, сильно растяжимый. Число сегментов опистосомы различно и меняется иногда

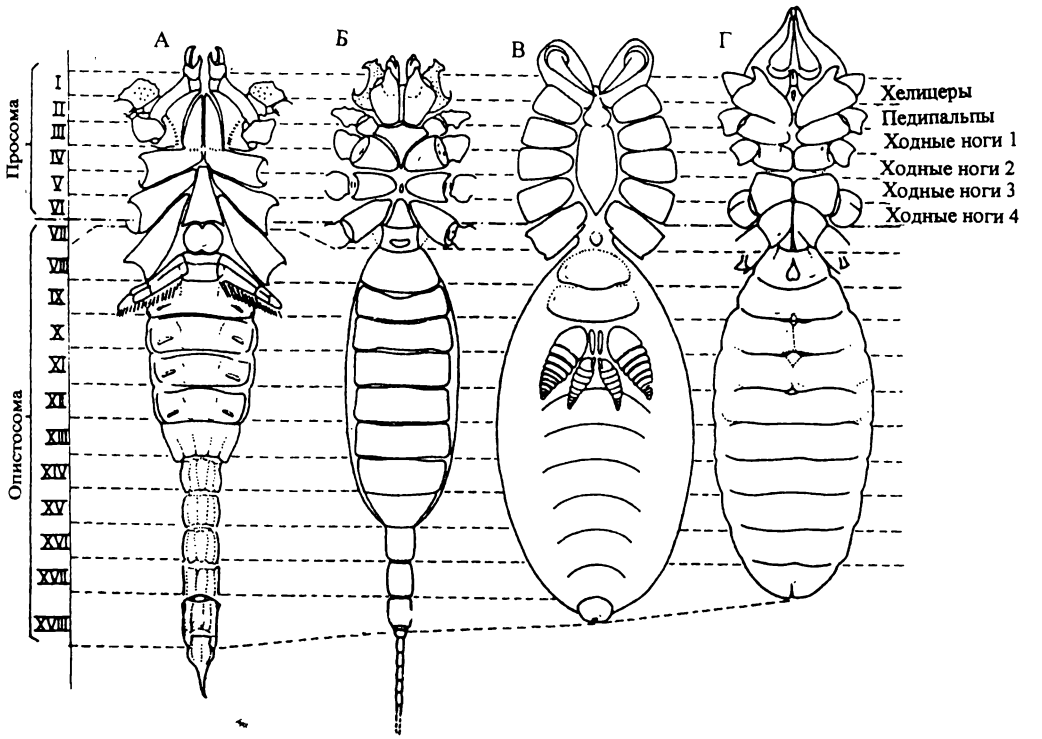


Рис. 61. Класс Arachnida. Вариации тагмозиса у разных представителей паукообразных (Gruner, 1993): А – отряд Scorpiones (скорпионы); Б – отряд Thelyphonidae (жгутоскорпионы); В – отряд Araneae (настоящие пауки или пауки-ткачи); Г – отряд Solifugae (сольфуги)

даже в пределах одного отряда или подотряда, демонстрируя редукцию ее заднего конца. У ее переднего конца также имеется зона редукции. Здесь часто редуцируется седьмой (прегенитальный) сегмент в области его тергита и стернит седьмого, а иногда и восьмого, девятого сегментов, сдвигаются вперед в сторону оснований последних ходных ног.

Опистосома у взрослых особей не имеет конечностей, хотя в эмбриональном состоянии у Scorpione и Araneae хорошо заметны их зачатки. С дериватами конечностей связаны легкие скорпионов, а также паутинные бородавки пауков.

Многослойные покровы паукообразных имеют строение, в основном, типичное для наземных членистоногих. Их склеротизированная часть (тергиты) состоит из трех главных слоев: эпи-, экзо- и эндокутикулы. Экзокутикула отсутствует в местах сочленения и между сегментами, где покровы сложены лишь из эпи- и эндокутикулы. При электронно-микроскопическом изучении в эпикутикуле обнаруживаются три слоя (цементный, восковой и лежащий под ними толстый гомогенный). Кутикула пронизана вертикальными каналами разной формы, выполняющими различные функции. Главные среди них поровые каналы, через которые поступает материал для образования двух наружных слоев покровов из специальных кожных желез.

Центральная нервная система паукообразных у большинства отрядов довольно сильно коцентрирована (рис. 62 А, 63 А). В результате этого большинство нейромеров (Thelyphonida, Palpigradi, Solifugae, Opiliones) или все они (Araneae, Amblypygi, Pseudoscorpiones, Ricinulei, Acari) перемещаются в просому, образуя компактный подглоточный ганглий. Лишь у скорпионов в задней части описто-

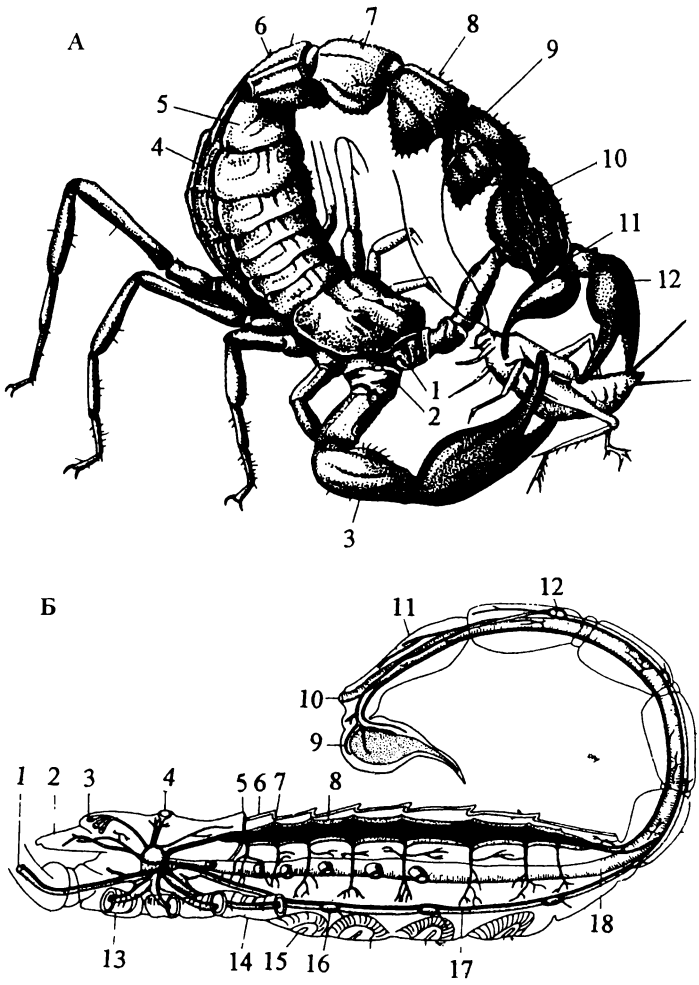


Рис. 62. Класс Arachnida. Особенности строения скорпиона (Gruner, 1993):
А – *Androctonus australis hector* с добычей: *1* – хелицеры; *2* – глазок; *3* – педипальп; *4* – плевра; *5* – тергит 13-го метамера; *6* – метамер 14; *7* – метамер 15; *8* – метамер 16; *9* – метамер 17; *10* – метамер 18; *11* – анальное отверстие; *12* – «ладонь» клешни педипальпа; Б – схема внутреннего строения скорпионов: *1* – педипальп; *2* – хелицера; *3* – боковые глаза; *4* – медиальный глаз с подходящим к нему нервом; *5* – вертикальная перегородка между просомой и опистосомой; *6* – 7-й метамер; *7* – остия 7-го метамера; *8* – перикардиальный синус; *9* – резервуар с ядом; *10* – анальное отверстие; *11* – 18-й метамер; *12* – слившиеся вместе ганглии *17* и *18*-го метамеров; *13* – ходные ноги 1; *14* – ходные ноги 4; *15* – стигма переднего легкого; *16* – ганглий 11-го метамера; *17* – нервный ствол; *18* – кишечник

сомы (12–18 сегменты) сохраняется правильная нервная лесенка: длинные коннективы с лежащими на них, по крайней мере, восемью парами ганглиев, по паре в каждом сегменте. У большинства отрядов и в надглоточном, и подглоточном нервных узлах имеются скопления нейросекреторных клеток. Они вырабатывают гормоны, которые поступают непосредственно в гемолимфу, или же поступают по специальным нервным путям в особые накопительные органы, находящиеся у исследованных отрядов паукообразных в надглоточных ганглиях. Имеются также специальные эндокринные железистые клетки, лежащие в просоме. Эндокринные

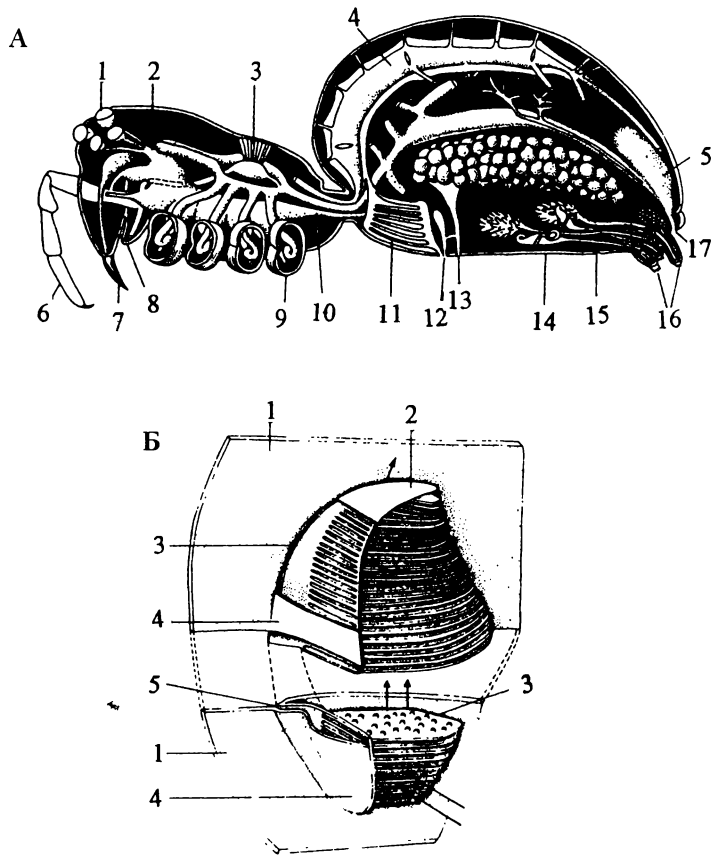


Рис. 63. Класс Arachnida. Особенности строения пауков (Gruner, 1993):
А – схема строения тела паука из рода *Tegenaria*: *1* – глаза; *2* – надглоточные ганглии; *3* – дорсальные мышцы-расширители желудка; *4* – сердце; *5* – резервуар для экскрементов; *6* – педипальпы; *7* – хелицеры; *8* – ротовое отверстие; *9* – ходные ноги 4; *10* – нервный ствол; *11* – веерная трахея (легкое); *12* – отверстие семяприемника; *13* – половое отверстие; *14* – паутинные железы; *15* – отверстие трахейной системы; *16* – паутинные бородавки; *17* – анальное отверстие; Б – схема строения веерных трахей («легких») у пауков: *1* – задняя стенка легочного мешка; *2* – боковой участок преддверия мешка в том месте, где он открывается посредством стигмы наружу; *3* – легочный синус между стенкой тела и дыхательной полостью; *4* – задняя стенка дыхательной полости; *5* – щель стигмы

железы выделяют гормоны, регулирующие процессы линьки, роста и созревания половых продуктов.

Органы чувств паукообразных многочисленны и разнообразны. Механические раздражения воспринимаются так называемыми трихоботриями — чувствительными волосками, и кутикулярными щелевидными органами чувств. Трихоботрии чаще всего располагаются на конечных члениках ходных ног. Щелевидные органы реагируют на напряжения, возникающие в экзоскелете при растяжении или сжатии его отдельных участков. Проприорецепторы локализованы в сочленениях ходных ног и педипальп. Они информируют нервную систему о положении тела, а также о начале движения и его скорости. Свободные нервные окончания проприорецепторов лежат между гиподермой и мембранами сочленений.

Имеются многочисленные щетки волосков, служащие хеморецеторами. Они могут получать сигналы не только о жидких, но и газообразных веществах, служить органами вкуса (контактные хеморецепторы).

Органы зрения паукообразных несколько отличаются от тех, что были описаны у других членистоногих. Сложные глаза предковых форм преобразовались в более просто устроенные глаза (оцеллюсы), которые все же состоят из многочисленных зрительных элементов — ретинулей, прикрытых общей кутикулярной линзой. Имеются максимально одна пара так называемых главных или медианных глаз и до пяти пар латеральных.

Дыхательные органы паукообразных представляют собой впячивания эктодермы, выстланные хитинизированной интимой. У карликовых паразитических форм диффузия газов осуществляется через очень тонкую кутикулу покровов тела. У остальных паукообразных органы дыхания представлены двумя типами анатомических структур: веерными («легкие» — первичный тип), или трубчатыми трахеями (возникли вторично) (рис. 63 Б). У пауков встречаются обе формы. Связь этих структур с какими-либо специальными условиями существования до сих пор не выявлена. Предполагают, что «легкие» достались паукообразным в качестве наследства от водных предковых форм, подобных Eurypterida. Однако они не похожи на жабры морских членистоногих, представляющих собой листовидные выросты эктодермы. В противоположность им легкие находятся в глубоких впячиваниях, треугольных карманах у основания конечностей. С внешней средой они контактируют через щелевидные отверстия (стигмы). Передняя стенка кармана, которая представляет собой заднюю часть основания конечности, образует многочисленные поперечные складки, параллельные друг другу. Они выстланы тончайшей хитинизированной интимой с множеством маленьких цилиндрических выступов, многократно увеличивающих поверхность складок. Все карманы омываются гемолимфой кровеносного синуса. У Scorpiones имеется четыре пары легких, а у примитивных пауков две пары.

Значительно более распространены у паукообразных трубчатые трахеи, которые обычно тянутся через многие сегменты тела. Среди них различают ситовидные трахеи, которые в некоторой степени напоминают веерные трахеи с дыхательными карманами трубчатой формы, простые, неразветвленные дыхательные трубки, а также древовидно разветвленные трахеи. Большинство трубчатых трахей начинаются в задней части тела, где на межсегментных тонких участках покровов стерниев лежат 1–3 пары стигм. Лишь как крайнее исключение стигмы могут встречаться на просоме (у Solifuge и Acari, например).

Ротовое отверстие у паукообразных чрезвычайно узкое и сравнимо в этом с просветом кишечных дивертикул (довольно многочисленных разрастаний кишечного тракта). Соответственно этому у паукообразных нет глотки, так как через столь узкое отверстие не может пройти добыча, даже досточно сильно размельченная. Переваривание пищи осуществляется внекишечно, благодаря чему появляются различные адаптации кокс педипальп и первых ходных ног. Они могут срастаться и образуют так называемые предротовое пространство, куда поступают пищеварительные ферменты. Эктодермальная передняя кишка представляет собой насос, всасывающий пищу, превращенную ферментами в жидость. Та ее часть, что располагается впереди мозговых ганглиев, называется фаринксом, а лежащая позади них функционирует уже непосредственно как насос. Собственно средняя кишка подразделяется на два отдела, в передний из которых впадает проток пищеварительной железы. Она объемистая, располагается в передней и задней частях тела, образуя парные дивертикулы, сохраняющие следы сегментарности. В них и происходит окончательное переваривание пищи. Объем дивертикул может быть очень велик. Они буквально заполняют полость тела паукообразного, заходя даже в ходные ноги. Задняя часть

средней кишки не образует дивертикул. В нее впадают органы выделения паукообразных — мальпигиевы сосуды. Здесь, как и в задней кишке, вырабатывается так называемая перитрофическая мембрана, которая одевает переваренные остатки пищи, отделяя друг от друга ее отдельные порции.

Сердце лежит в перикардиальном синусе и представляет собой трубку, снабженную кольцевой мускулатурой, над которой располагается тонкий слой продольных мышц (рис. 62 А, 63 А). Оно сохраняет следы сегментарного строения, снабжено парными остиями, артериями и подвесками, на которых крепится к стенкам синуса. Кровеносная система у всех паукообразных, дышащих с помощью трахейных легких, устроена сходно. Гемолимфа из сердечной трубки через раздваивающуюся впереди аорту поступает в вентральные кровеносные синусы просомы. Кровеносный синус просомы состоит из парных, вмещающих подглоточные ганглии, продольных стволов, соединяющихся поперечными протоками. Благодаря этому гемолимфа омывает церебральные ганглии и придатки просомы. У нелегочных паукообразных имеется общий кровеносный синус, охватывающий подглоточные ганглии. Благодаря абдоминальной артерии, лежащей над нервным стволом, гемолимфа поступает в задние отделы тела. Наряду с этим имеются дорсальные перикардиальная и вентральная перинейральные перегородки, отграничивающие пространства (синусы), имеющие целомическое происхождение и заполненные гемолимфой.

Функции экскреторных органов выполняют коксальные железы и парные мальпигиевы сосуды. Кроме этого в полости тела разбросаны крупные (диаметром 0,03–0,05 мм) нефроциты — клетки мезодермального происхождения. Их скопления часто лежат в лакунах, заполненных гемолимфой. У Scorpiones и Opiliones, кроме этого, имеются органы, напоминающие лимфатические железы. Коксальные железы открываются в предротовую полость. Их главная функция — регуляция водного и ионного обмена. Мальпигиевы сосуды впадают в просвет задней части средней кишки. Они в качестве твердого экскрета вырабатывают гуанин, а также мочевую кислоту. У клещей из-за их малых размеров мальпигиевы сосуды могут отсутствовать.

Паукообразные раздельнополы. Половые отверстия располагаются на втором сегменте опистосомы. Яйца относительно крупные, богатые желтком, диаметром до 2,5 мм. Среди скорпионов и клещей встречаются живородящие формы. Некоторые виды пауков помещают яйца в специальные паутинные коконы, охраняют их или таскают с собой. Самки скорпионов носят детенышей некоторое время после их вылупления из яиц на спине. Взаимотношения между полами довольно сложные. Существуют разные формы ухаживания самцов за самками.

Почти все группы паукообразных в ископаемом состоянии известны с Каменноугольного периода (Карбона), то есть имеют возраст 300–350 млн лет. Их радиация началась еще раньше, с Силура, а вероятно, и еще раньше. Возможно, паукообразные — старейшие из современных наземных классов животных.

• Отряд Scorpiones (скорпионы) (рис. 62)

В состав отряда входят около 1470 видов с преобладающими размерами тела от 40 до 100 мм, объединенных в два надсемейства и шесть семейств. Мельчайший из видов *Microbuthus pusilus* имеет длину 13 мм, а самый крупный, упоминавшийся выше *Pandinus imperator* — 200 мм. Крупнейший из ископаемых скорпионов *Brontoscorpio anglicus*, известный из Силура-Девона, имел длину 900 мм.

Внешний облик скорпионов почти не изменился с Силура. Он очень напоминает Eurypterida, особенно *Mixopterus*.

Тело скорпионов дорсовентрально уплощено и содержит наиболее полное количество сегментов, которое характерно для плана строения паукообразных (18 метамер и один тергальный придаток). Просома прикрыта сверху плоским спинным щитом. На

его поверхности располагаются пара лежащих друг против друга срединных глаза, а по бокам переднего края — 2–5 одинаковых оцеллюсов. Очень равномерно расчлененная опистосома подразделяется на две части: первые семь сегментов (7–13 сомиты, или прегенитальные сегменты, или мезосома), имеющих такую же ширину, как просома, и на 14–18-й сегменты, значительно более узкие, тергиты и стерниты которых срослись, образовав внешне единообразные кольца. Все вместе образует очень подвижный, изгибающийся во все стороны так называемый хвост скорпиона (кауда или метасома), на конце которого располагается изогнутая с трубчатым жалом ядовитая колючка.

Маленькие трехчленистые хелицеры имеют клешнеобразное строение, направлены вперед, а их базисы скрыты под передним краем спинного щита просомы. Шестичленистые педипальпы («руки») всегда вооружены крупными клешнями. Внутренние стороны кокс педипальп имеют выросты, ограничивающие предротовое пространство, в котором происходит внешнее переваривание пищи. Четыре пары восьмичленистых ходных ног состоят из коксы, трохантера, префемура, фемура, тибии, двучленистого тарсуса и короткого апотеля, как правило, несущего пару коготков.

Большинство представителей этого отряда обитают в степях, пустынях и предгорных ландшафтах субтропиков и тропиков. Часть видов, напротив, предпочитают влажную среду обитания, например, леса. Некоторые виды, как например, представители европейского рода *Euscorpius,* живут в трещинах и щелях стен, строений, мебели и даже в висящей в шкафу одежде. Есть формы, которые обитают в супралиторали, то есть на морском берегу, в той его зоне, которая не затапливается во время прилива. В Северной Америке встречаются пещерные формы, среди которых в Мексике, например, известны представители рода *Typhlochactas,* лишенные пигментации и с очень истонченными покровами тела.

Все скорпионы хищники, питающиеся, как правило, насекомыми.

• Отряд Thelyphonidae (жгутоскорпионы)

В состав отряда входят 86 видов. Длина тела без хвостового жгута 20–40 мм. Самый мелкий вид *Thelyphonellus amasonicus,* длина без жгута 14–19 мм. Самый крупный представитель *Mastigoproctus giganteus.* Длина без жгута 37–75 мм.

Обитатели преимущественно влажных субтропиков и тропиков, хотя некоторые виды встречаются в аридных (то есть засушливых) регионах. Однако там они активны в основном ночью или в период дождей. В это время они подымаются наружу из своих убежищ под опавшей листвой, под корой упавших деревьев, под штабелями досок и во всяком прочем хламе. Многие виды характеризуются эндемическими ареалами. Более 80% видов обитают в Южной Азии (Индия, Шри-Ланка, и восточнее в Индокитае, Индонезии и до Японии). Встречены в Полинезии на архипелаге Самоа. Значительно беднее видами тропическая Америка и Африка, откуда известны лишь отдельные виды.

Систематика отряда очень слабо разработана. В его состав входит единственное семейство Thelyphonidae с 16 родами, большая часть которых монотипические, то есть с единственным видом каждый. Отдельные роды характеризуются узким географическим распространением.

• Отряд Schizomida

В состав отряда входят 125 видов. Наименьший имеет размеры 2,5 мм, а крупнейший (*Agastoschizomus lucifer)* — 15 мм. Преобладающая длина тела у представителей отряда 4–5 мм.

Это карликовые паукообразные, у которых спинная сторона просомы подразделятся на три тергита: про-, мезо- и метапельтидий. Опистосома состоит из 12 сегментов, три последние образуют постабдомен из трех кольцевых сегментов и трех-четырехчленистого жгута.

Обитатели тропических и субтропических областей. Очень чувствительны к высыханию, поэтому предпочитают ночной образ жизни во влажных местообитаниях (в почве, под камнями, в пещерах).

Полразделяются на два семейства: Protoschizomidae и Schizomidae.

- **Отряд Amblypygi (Жгутоногие пауки)**

В состав отряда входят около 90 видов. Размеры тела варьируются от 8 мм (*Catagaeus pusilus*) до 45 мм (*Acanthophrynus coronatus*). Растянутые в ширину осязательные конечности *Heterophrynus* достигают 60 мм.

Паукообразные средних размеров с предельно уплощенным телом. Ширина просомы, как правило, больше, чем ее длина. На спинном щите просомы, не имеющем никаких признаков сегментации, есть пара срединных и три пары боковых глаз. Вентрально имеются три отличающихся друг от друга стернальных пластинки. Опистосома из 12 сегментов, из которых первый (седьмой сегмент тела) образует так называемый стебелек (петиолус). Жгут отсутствует. Подвижный палец двучлени-стых хелицер причленен к базальному членику вертикально, образуя подобие ложной клешни. Педипальпы расположены горизонтально, с сильно развитыми конечными члениками, образующими подобие клешней или образуют ловчую корзину. Первые ходные ноги гипертрофированы по длине и жгутообразны (осязательные ноги), их тибия и тарзус подразделяются на многочисленные вторичные членики. Имеется две пары веерообразных трахей («легкие») на вторых и третьих сегментах опистосомы. Ядовитые железы отсутствуют.

Жгутоногие пауки, как правило, обитатели биотопов с высокой влажностью воздуха. Большинство видов живут в лесах, в трещинах древесных стволов и дуплах деревьев, а также в камнях и скалах. Все они сумеречные и ночные виды. Некоторые виды предпочитают пещеры. Питаются преимущественно мелкими насекомыми, а также тараканами, сверчками, саранчой, жуками, ночными бабочками и другими паукообразными.

Три семейства: Phrynichidae, Phrynidae, Charontidae.

- **Отряд Araneae (настоящие пауки или пауки-ткачи)** (рис. 63 А)

В состав отряда входят 35 тысяч видов. Мельчайший из них (*Patu digua*) имеет длину 0,37 мм, а самка самого крупного (*Theraphosa leblandi*) — 90 мм. У большинства пауков длина тела варьируется от 2 до 15 мм.

Опистосома настоящих пауков почти всегда несегментирована и причленена к просоме посредством маленького подвижного стебелька. Спинной щит просомы цельный, его головная часть несет до восьми глаз. Хелицеры большие, образуют подобие ложной клешни и у неспециализированных форм снабжены ядовитыми железами. Педипальпы ногоподобны или щупальцеобразны, обычно с коксальными пластинками. Педипальпы самцов с тарсусом, а у большинства и с претарсусом, видоизмененными для выполнения функции копулятивного органа. Опистосома с двумя парами веерных трахей («легких») на восьмых и девятых сегментах тела. Их задняя пара часто преобразована в трубчатые или сетчатые трахеи. Придатки 11-го и 12-го сегментов опистосомы преобразованы в паутинные бородавки, на вершинах которых открываются паутинные железы. Они, как и ядовитые железы, имеют эктодермальное происхождение и выстланы однослойным железистым эпителием, который вырабатывает паутинный секрет в форме капель. Вязкий секрет поступает в полость железы и позднее оттуда через проток в паутинной бородавке под давлением выбрасывается наружу в виде нитки. Поскольку железы лишены собственной мускулатуры, выбрасывание нити осуществляется с помощью сокращения мускулатуры покровов, лежащей под эпидермисом. Она может развивать давление внутри абдо-

мена до 40 мм ртутного столба, помогая вытягиванию нити из отверстий паутинных бугорков работой четвертой пары ходных ног.

Пауки имеют всесветное распространение, встречаясь от тропиков до Арктики (*Erigone arctica* известен в Гренландии до 81° с. ш.). Они освоили самые разнообразные биотопы. В том числе многие виды заселили не только пляжи всех морей, но, например, тот же *Erigone arctica* свои сети расставляет под водой в соленых лужах, тогда как представители семейства Lycosidae и крупные пауки *Desis* (Desidae) рыщут по мокрому пляжу лишь во время отлива. *Argyronecta aquatica* полностью перешел к жизни в воде. Все эти группы пауков очень мало изменились, сохранив способность дышать атмосферным воздухом.

Некоторые группы пауков обитают только в тропиках и в субтропиках, тогда как другие ограничены в своем распространении умеренными климатическими зонами. Отдельные роды приобрели всесветное распространение. Среди них такие виды, как *Steatoda grossa* и *Achaearanea tepidariorum,* по происхождению теплолюбивые, проделали это с помощью человека. Они освоили и некоторые районы умеренной зоны (например, среднюю Европу), где поселились в различных строениях.

Систематика пауков еще не устоялась. Границы многих таксонов еще не ясны (особенно на уровне семейств). В настоящее время отряд подразделяется на два подотряда: Mesothelae с единственным семейством Liphistiidae и Opisthothelae, подразделяемый на несколько инфраотрядов и надсемейств, которые включают в себя 51 семейство.

• Отряд Palpigradi

В состав отряда входят 68 мелких видов. Самый маленький из них — *Eukoenenia grassi;* имеет длину тела без жгута 0,65 мм. Самый крупный вид — *Eukoenenia draco* длиной 1,8 мм. Преобладающие размеры 1–1,5 мм.

Карликовые паукообразные, просома которых состоит из большого пропельтидиума и маленького метапельтидиума. Между ними часто имеется плохо заметные парные мезопельтидиумы. Имются четыре свободные просомальные коксально-стернальные площадки. Опистосома расчленена на сомиты, состоит из крупной мезосомы и суженной трехчленистой метасомы, к которой причленен длинный многочленистый жгут. Первый сегмент опистосомы, называемый также прегенитальным сегментом, соединяет в виде стебелька про- и опистосому. Хелицеры трехчленистые, все остальные конечности ногоподобны. Первая пара ходных ног разделена на большое количество вторичных члеников и выполняет осязательные функции. Типичные органы дыхания отсутствуют, кровеносная система редуцирована. Имеется лишь трубчатое сердце.

Образ жизни этих паукообразных изучен очень слабо. Имеется единственное семейство (Eukoeneniidae) с тремя родами.

• Отряд Pseudoscorpiones (Ложные скорпионы)

Отряд насчитывает 2400 видов. Это относительно мелкие формы, длина тела которых варьируется от 0,86 мм (*Tyrannochtonius minor*) до 12 мм (*Garypus titanus*). Преобладающие размеры тела варьируются от 1,5 до 5 мм.

Тело дорсовентрально уплощено, относительно сильно расчленено. В месте сочленения опистосомы и просомы они имеют одинаковую ширину. Просома с хорошо выраженным дорсальным щитом, на котором латерально могут лежать две пары маленьких глаз. Опистосома состоит из 12 сегментов. Прегенитальный сегмент редуцирован, а анальный образует отдельное кольцо. Просома без стернума, который прикрыт расширениями бедер ходных ног. Хелицеры клешнеобразные, двучленистые, с паутинной железой в подвижном пальце. Очень крупные шестичленистые педи-

пальпы вооружены скорпионоподобными клешнями. Коксы педипальп расширены и вместе с верхней губой ограничивают предротовое пространство. Ходные ноги, как правило, семичленистые, с парой когтей. Первые две пары чаще всего отличаются от задних пар ног. Дышат трахеями, стигмы которых лежат на третьих и четвертых сегментах опистосомы. Ядовитые железа на одном или обоих пальцах педипальп.

Самые древние находки ложных скорпионов известны с Девона. Виды, найденные в янтаре (Олигоцен, 37 млн лет), относятся к современным семействам. Обитают преимущественно в тропиках и субтропиках, но встречаются и в зоне умеренного климата. Самые северные виды встречены в Скандинавии, а южные — в Новой Зеландии, на о-ве Кэмпбелл. В Альпах обнаружены на высоте 3500 м, а в Непале достигают 4000 м. Очень многие виды характеризуются космополитическим распространением. Немаловажную роль в этом сыграл человек.

Ложные скорпионы адаптированы к жизни в различных щелях (уплощенное тело). Преимущественно насекомоядны. Питаются мелкими насекомыми и их личинками.

Отряд подразделяется на три подотряда, в состав которых входят девять семейств.

• Отряд Solifugae (Сольфуги)

В состав отряда входят около 850 видов с длиной тела преимущественно 15–35 мм. У самой мелкой формы (*Hexisopus pusillus*) длина тела 8 мм, а у крупнейшей (*Galeodellus caspius*) — до 70 мм.

Паукообразные, у которых просома подразделяется на протеросому и еще два свободно сочлененных между собой сегмента. Опистосома отделена от просомы резким сужением в ее передней части. Первый сегмент опистосомы сильно редуцирован, со слабо хитинизированными мягкими покровами. Хелицеры двучленистые, гипертрофированные, с очень мощными клешнями, направленными вперед. Остальные придатки ногоподобны. Нижняя поверхность четвертой пары ходных ног с расширенями (маллеоли), служащими органами чувств. Дышат с помощью очень сложной системы трахей, стигмы которой располагаются на про- и опистосоме. Ядовитых желез не имеют.

Сольфуги демонстрируют причудливую смесь примитивных и очень специализированных признаков. Древнейшие находки известны с Карбона. Уже тогда они обнаруживают все признаки, характерные для современных сольфуг.

Это одиночные быстропередвигающиеся хищники, ведущие сумеречный или ночной образ жизни в зонах аридного климата. Не имея специальных органов для копания почвы, тем не менее могут закапываться в песок, прокапывать в почве ходы на глубинах 10–20 см и длиной до метра (*Galeodes arabs*). Питаются преимущественно членистоногими (жуками, термитами, пауками, многоножками, а также некоторыми позвоночными с длиной тела до 18 см (лягушки, ящерицы).

В состав отряда входят 12 семейств.

• Отряд Ricinulei (пауки-капуцины)

В состав отряда входят около 50 видов с преобладающими размерами тела около 6 мм. Диапазон варьирования — от 2,9 мм (*Pseudocellus dorotheae*) до 9 мм (*Ricinoides afzelii*).

Для этих паукообразных характерна необычайно толстая кутикула. Передний конец просомы снабжен гибким капюшонообразным выступом (дупликатурой), который нависает над хелицерами. Просома и опистосома связаны друг с другом посредством сложного соединительного механизма по всей их ширине. Соединение осуществляется между четвертым сегментом опистосомы и задним краем просомы и

бедрами четвертый пары ходных ног. Опистосома состоит всего из четырех сегментов благодаря редукции анальной трубки и последних трех сегментов. Педипальпы маленькие, щупальцеобразные, на конце несут маленькие хватательные клешни. Их бедра срастаются вдоль средней линии тела, образуя корытообразное углубление.

Обитают в тропиках Западной Африки и Америки от южного Техаса до Бразилии. Известны в Чили и Аргентине, где живут в грунте. В тропических дождевых лесах поселяются в толстых трубках из гумуса, среди них имеются также обитатели пещер.

Лишь современные паукообразные. Одно семейство.

- **Отряд Acari (Клещи)** (рис. 64)

В настоящее время в отряде насчитывают около 40 000 видов. Самка самого крупного из них (*Amblyomma clypeolatum*) достигает длины почти 30 мм, а самец — лишь 6 мм. Самый мелкий вид имеет длину 0,1 мм, а преобладающие размеры клещей варьируются от 0,2 до 2,0 мм.

Очень мелкие паукообразные с почти всегда нерасчлененным телом и сильно укороченной опистосомой, соединяющейся с просомой по всей их ширине. Бедра педипальп срастаются друг с другом и остатками стернальной пластинки, а также с выступами дорсальной стороны тела. Вместе с хелицерами и педипальпами, а также остальной примыкающей сюда частью тела, они объединены в специальную тагму, гнатосому. Сердце, как правило, отсутствует. Дыхание осуществляется с помощью трубчатых трахей, которые в различных частях тела образуют вторичные стигмы. Первая свободноживущая личиночная стадия имеет лишь три пары ходных ног, так как перед вылуплением четвертая пара ног редуцируется и лишь после следующей линьки опять развивается.

Клещи заселили практическивсе все биотопы суши. Они встречаются как в самых засушливых ее районах, так и высоких полярных широтах (*Nanorchestes antarcticus* встречается до 85°32' ю. ш., на ледниках). Свободноживущие клещи поселяются прежде всего в верхних богатых гумусом слоях почвы, но могут и проникать достаточно глубоко в нее по системе почвенных капилляров. Они встречаются на растениях всех видов, в сосудистой системе деревьев, в гнездах пчел, муравьев, ос, птиц и млекопитающих, в постройках человека. Они могут быть комменсалами, экто- или энтопаразитами беспозвоночных, рептилий, птиц и млекопитающих. Кроме того, около 4000 видов клещей приспособились к жизни в воде, чаще всего в пресных водах, но около 100 видов встречены в море. Многие виды клещей служат переносчиками возбудителей очень серьезных заболеваний, наносящих вред животноводству, растениеводству и здоровью человека.

Систематика клещей очень сложна и еще далеко не разработана. Их подразделяют на две главные группы развития: Parasitiformes и Acariformes. Предполагают, что 40 000 описанных видов, известных на сегодняшний день, не более, чем десятая часть фауны клещей, которая существует на нашей планете. Известные виды распределены по трем подотрядам и 99 надсемействам.

- **Отряд Opiliones**

В состав отряда входят 3600 видов, длина тела которых в основном варьируется от 4 до 8 мм. Длина самого крупного вида (*Trogulus torosus*) достигает 22 мм, а самки самого мелкого (*Tasmanopilio megalops*) — 0,97 мм. У паука *Milobates stygnoides* при длине тела 6 мм длина задних ходных ног достигает 160 мм.

Паукообразные с просомой, дорсально прикрытой единой спинной пластинкой, на которой имеются лишь две отчетливых поперечных бороздки. Они отмечают положение пятого и шестого сегментов просомы. Просома и опистосома срастаются между собой по всей их ширине. Опистосома отчетливо сегментирована. На пере-

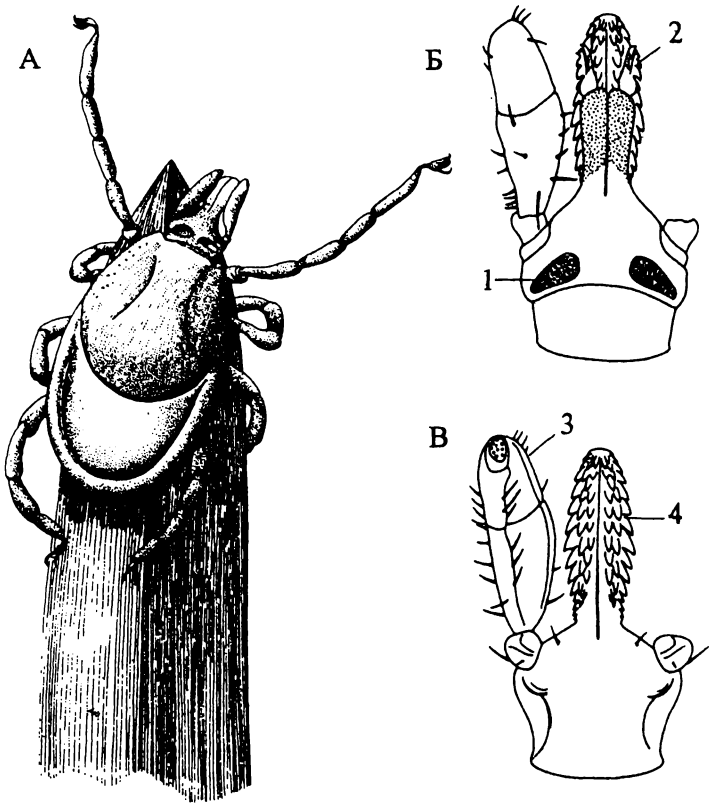


Рис. 64. Класс Arachnida:
А – клещ *Modes permbatus*, сидящий на кончике травинки в ожидании жертвы; Б – сосущий аппарат клеща (гнатосома), вид сверху; В – то же, вид снизу (Gruner, 1993): *1* – пористая площадка; *2* – хелицеры; *3* – педипальпы; *4* – гипостом

дней части просомы имеются пара главных глаз и пара эктодермальных защитных желез. Бедра педипальп, также как бедра первых ходных ног, образуют расширения, ограничивающие предротовое пространство. Ходные ноги, которые достигают часто очень большой длины, имеют вторично расчлененные тарсусы. Дыхание осуществляется древовидноразветленными парными трахеями. Их стигмы лежат на втором сегменте опистосомы.

Представители этого отряда демонстрируют четыре главных морфологических типа. Представители первого (Sironoidea), очень малочисленного, характеризуются малыми размерами, напоминают клещей и имеют ноги, длина которых сравнима с длиной тела. Пауки второй, довольно богатой видами группы (Phalangioidea), чаще всего мягкотелы, и имеют очень длинные ходные ноги. Довольно обычны в средней Европе. Для третьей, также малочисленной группы (Troguloidea), характерно уплощенное тело и ходные ноги, в полтора раза превышающие длину тела. Наконец, характеризующаяся относительно большим количеством видов группа Laniatores имеет сильно склеротизированное тело.

В ископаемом состоянии известны с Карбона, а также из Олигоцена (янтарь). Современные опилиониды имеют всесветное распространение. Для менее специализированных групп характерны разорванные ареалы, что позволяет считать их остат-

ками древней фауны и предположить, что их распространение связано с палеоисторией древнего материка Гондваны. Как правило, эти формы тяготеют к тропикам и субтропикам южного полушария, тогда как более специализированные группы, напротив, приурочены к умеренным зонам северного полушария.

Имеется очень мало наземных биотопов, в которых не встречались бы Опилиониды. Наибольшее количество видов приурочено к местообитаниям с относительно высокой влажностью. Они предпочитают жить в опавшей листве, почве, богатой перегноем, в полостях, оставшихся на месте трухлявых стволов или под камнями, заросшими мхом.

Опилиониды — хищники, питающиеся преимущественно членистоногими, но иногда моллюсками, в том числе слизнями.

Отряд подразделяется на два подотряда с 18 семействами.

☐ Класс Pantopoda (=Pycnogonida) (рис. 65)

В состав класса входят около 1000 видов. Крупнейший из них (*Dodecolopoda mawsoni*) имеет длину тела 60 мм, длина ходильной ноги 240 мм, а в расправленном состоянии поперечник его составляет 500 мм. Длина самого мелкого вида (*Anoplodactylus arescus*) всего 1,5 мм.

Пантопода, или морские пауки, лишены антеннул. Их тело — очень тонкое, с цилиндрическим туловищем и очень длинными конечностями, содержащими слепые отростки внутренних органов. Первая пара придатков тела — трех- или четырехчленистые хелицеры. Имеют, как правило, четыре, реже пять или шесть пар ходных ног. Туловище состоит из четырех, реже пяти или шести метамер, несущих конечности. К этому нужно добавить хоботок, состоящий из трех антимеров, часто превышающий длину тела, и абдомен с расположенным терминально анальным отверстием, редуцированный до состояния очень короткого обрубка. Передний отдел тела (цефалосома) гомологичен цефалону трилобитов, состоящему из акрона и четырех метамер, которые (спереди — назад) несут хелицеры, педипальпы, овигеры и первую пару ходных ног. Следующие три (редко четыре или пять) отделов тела представляют собой собственно сегменты тела (гомологичны торакальным сегментам трилобитов) и несут каждый по паре ходных ног. Покровы в виде довольно плотной кутикулы. У некоторых видов (например, *Pycnogonus littorale*) толщина кутикулы конечностей на поперечном срезе достигает трети их диаметра. Кутикула трехслойная. Состоит из эпикутикулы, сильно склеротизированной экзокутикулы и довольно мягкой эндокутикуллы, характеризующейся горизонтальной слоистостью. В местах сочленений экзокутикула отсутствует. Под куктикулой лежит тонкий слой железистых клеток, чей слизистый секрет по многочисленным порам, пронизывающим кутикулу, поступает наружу. Имеются разнообразные специальные железы: с сопутствующими чувствительными щетинками, цементные железы у самцов, с помощью которых крепится яйцекладка на их ходных ногах, биссусные железы на хелицерах личинок. Подстилающий кутикулу эпидермис служит также местом накопления запасных питательных веществ.

Пантоподы лишены внутреннего скелета. Но между кишечником и вентральными ганглиями тянутся двойные разделительные стенки (септы), служащие для упорядочивания потока артериальной гемолимфы.

Полость тела — схизоцель. Он подразделяется горизонтальными и вертикальными септами на ряд камер, содержащих гемолимфу, а также фиксирующих положение кишечника, нервной системы, гонад и сердца.

Мускулатура тела и придатков имеет очень простое строение. Мышцы отделов тела и некоторых базальных члеников конечностей состоят, как правило, из простых лент продольной мускулатуры с параллельными волокнами, позволяющими совер-

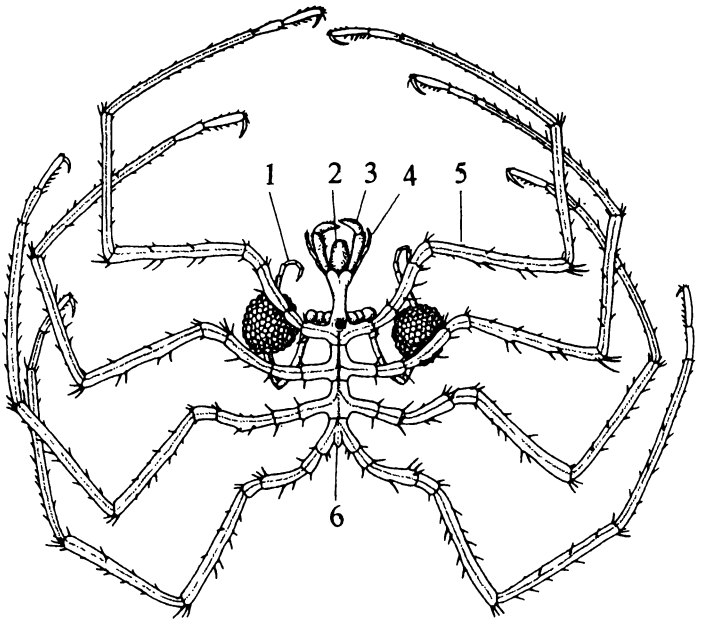


Рис. 65. Класс Pantopoda. *Nymphon rubrum* (Gruner, 1993):
Самец с яйцевыми шарами на овигерах, 5 мм, вид сверху; *1* — яйценосные конечности, овигеры; *2* — хоботок; *3* — хелицеры; *4* — педипальпы; *5* — ходные ноги 1; *6* — абдомен

шать очень маленькие вращательные движения. Цилиндрическое туловище содержит сегментированную продольную мускулатуру, образующую мускульные пучки, оставляющие отверстия лишь для ответвлений внутренних органов в полости конечностей. В самих придатках тела мускулатура развита слабо, в виде отдельных пучков.

Наиболее сложно устроена мускулатура хоботка. Благодаря ей хоботок представляет собой механизм, приспобленный как для всасывания жидкой, так и размельчения твердой пищи. Хоботок поэтому содержит довольно хорошо развитую нервную сеть, связанную с ганглием, иннервирующим хелицеры. Это контрастирует с редукцией хелицер и педипальп.

Центральная нервная система состоит из надглоточного ганглия, окологлоточного нервного кольца и вентральной нервной цепочки, которая по числу ее нейромеров соотвествует количеству пар ходных ног. Наблюдается некоторая концентрация вентральных ганглиев, их слияние у ряда видов. Органами чувств служат разбросанные по телу волоски и разветвленные щетинки. Часть из них имеют поры и, видимо, являются хеморецепторами. Оганами зрения служат четыре глаза, снабженные линзой кутикулярного происхождения. Они располагаются на цефалосоме медианно, на специальном возвышении. У некоторых видов глаза могут отсутствовать.

Ротовое отверстие треугольной формы располагается на апикальном конце хоботка. Оно ведет в глотку треугольного сечения, снабженную радиальной мускулатурой. Глотка проходит через узкое отверстие между над- и подглоточным ганглиями и открывается в среднюю кишку, которая имеет трубчатое строение, тянется через все тело, в его задней части переходя в заднюю кишку, открывающуюся наружу анальным отверстием. Всасывающая поверхность средней кишки сильно увеличена благодаря парным дивертикулам, заходящим по крайней мере во все ходные ноги, а у некоторых видов и в первые три пары придатков, и даже в хоботок.

Сердце трубчатое, тянется через всю полость торакса большей части цефалосомы. В поперечном сечении оно V-образное, окружено мускулистой мембраной. Верхние боковые края сердца прикреплены дорсально к продольным гребням задней части туловища, а вентральный прогиб — к горизонтальным септам. На уровне второй и третьей пар ходных ног имеются остии. Гемолимфа из сердца поступает в аорту. Позади надглоточных ганглиев аорта открывается в перинейральный и перивисцеральный синусы. Из них гемолимфа по хоботковой артерии идет вперед и вниз, а затем вдоль кишечника и нервной цепочки — назад, в кровеносные синусы, ограниченные горизонтальными септами, откуда поступает в полости конечностей. В задней части тела гемолимфа, направляемая продольными септами, вытекает в вентральную полость, а из нее — в перикардиальный синус. Специальные органы дыхания и экскреции отсутствуют. Экскреты накапливаются в покровах и удаляются во время линьки или проникают через стенку в просвет кишечного тракта.

За редкими исключениями пантоподы раздельнополы. Половые отверстия располагаются на трохантерах (второй членик ноги) одной или нескольких пар ходных ног. Парные гонады лежат по бокам от сердца, а их отростки заходят в полость конечностей. В задней части гонады срастаются, благодаря чему приобретают U-образную форму, а у некоторых видов могут вообще сливаться между собой. Сперматозоиды пантопод имеют довольно примитивное строение. Половые отверстия самцов лежат на вентральной, а самок — на дорсальной стороне конечностей, благодаря чему при копуляция у партнеров они совмещаются. Самцы во время откладки яйц самками собирают яйца крючковидными пальцами овигер и с помощью секрета цементных желез прикрепляют к своим конечностям. В некоторых случаях количество вынашиваемых самцом яиц достигает 1000 экземпляров. Длительность вынашивания яиц зависит от количества желтка в них (чем больше желтка, тем дольше эмбриональное развитие). Из яйца выходит личинка протонимфон. Самец продолжает вынашивать личинок еще довольно долго. В это время самцы живут на колониях гидроидных полипов. Они с помощью хоботка высасывают содержимое гастральной полости гидроидов.

В ископаемом состоянии известны из нижнего Девона. Все пантоподы — морские обитатели. Обитают от уреза воды до глубины 7370 м. Самые крупные виды известны из Антарктики, где они очень обычны. В тропиках, как правило, встречаются мелкие виды. Живут обычно на гидроидных полипах, горгонарях, губках и водорослях. 17 видов известны из планктона. Среди предпочитаемых объектов питания сидячие или медленно движущиеся животные, в том числе разнообразные полихеты, мшанки, Cnidaria, двустворчатые моллюски, иглокожие.

В состав класса входят шесть семейств.

— Подтип Tracheata —

Подтип трахейнодышащих — самая богатая видами группа животного мира. По разным оценкам в мировой фауне должны быть представлены от 5 до 35 млн видов, относимых к этой группе. На сегодняшний день из этого количества описаны лишь около 965 000 видов.

К подтипу относят членистоногих с единственной парой усиков, гомологичной антеннулам ракообразных. Членистые ходильные конечности всегда без расчлененных экзоподитов, а мандибулы без пальп. Дыхание осуществляется с помощью трубчатых трахей. Средняя кишка простая, без дивертикул. В качестве депо запасных питательных веществ выступает жировое тело. Экскреторными органами прежде всего служат мальпигиевы сосуды, открывающиеся в переднюю часть задней кишки. Первично наземные животные; они лишь вторично адаптированы к жизни в пресной воде.

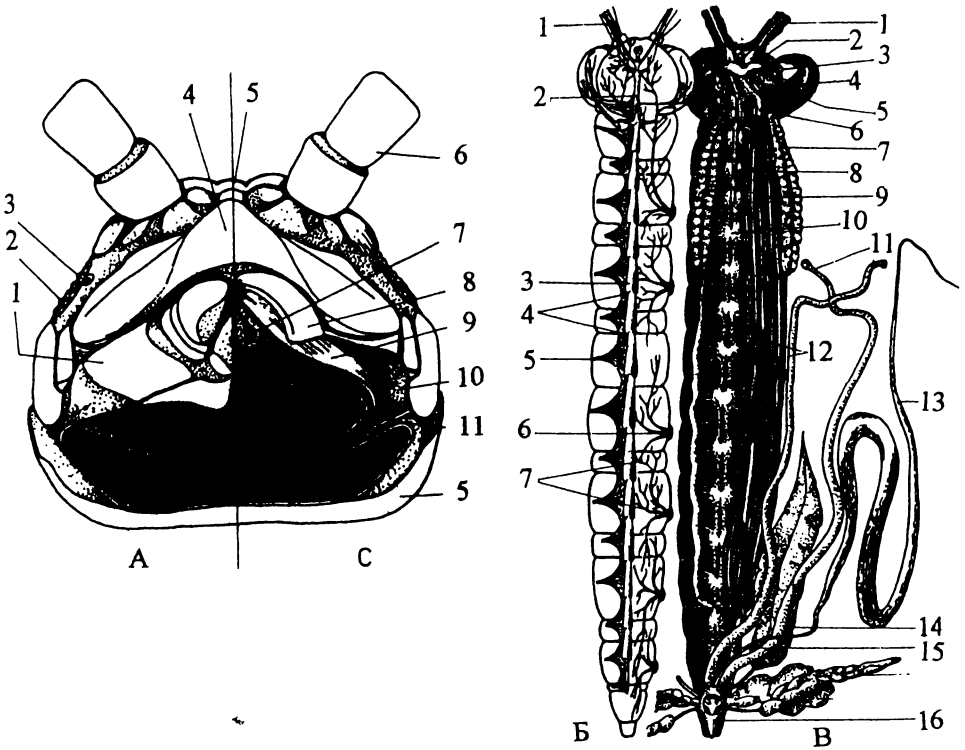


Рис. 66. Класс Chilopoda. Строение головы (А) и внутреннее строение (Б и В) *Lithobius forficatus* (Gruner, 1993):

А – слева сегмент жвал и максиллы удалены; справа удалены также и максиллулы: *1* – максиллулы; *2* – глаза; *3* – темпоральный орган; *4* – клипеус (наличник); *5* – эпикраниум; *6* – антенна (усик); *7* – гипофаринкс; *8* – губа; *9* – мандибула; *10* – сочленовная поверхность; Б – слева – вид сверху на кровеносную, а справа – трахейную систему: *1* – антеннальный сосуд; *2* – аорта; *3* – дорсальный сосуд; *4* – остии; *5* – крыловидные мускулы; *6* – стигмы; *7* – трахеи; В – остальные органы, лежащие над стернитами (окрашены черным): *1* – антеннальный нерв; *2* – глазок; *3* – темпоральный орган; *4* – жвалы с ядовитой железой; *5* – максиллярная железа; *6* – передняя кишка; *7* – слюнная железа; *8* – супранейральный сосуд; *9* – средняя кишка; *10* – брюшная нервная цепочка; *11* – семенной мешок; *12* – мальпигиевы сосуды; *13* – семенник; *14* – придаточная железа; *15* – задняя кишка; *16* – генитальная полость

В состав подтипа входят две крупные группы членистоногих. Это так называемые многоножки (классы Chilopoda, Symphyla, Pauropoda, Diplopoda) и насекомые (класс Insecta).

☐ Класс Chilopoda (рис. 66, 68 А, Б)

В состав класса Chilopoda, или настоящих многоножек, входят 2800 видов. Самый крупный вид (*Scolopendra gigantea*) достигает длины 265 мм. Преобладающие размеры 10–50 мм. Представители класса – обитатели щелей и других полостей в грунте.

У настоящих многоножек первая пара конечностей выполняет функцию челюстных ног (жвал), тогда как все остальные конечности (за исключением придатков генитальной и анальной частей тела) служат ходильными ногами. Половые отверстия располагаются на заднем конце тела. У самок они первоначально снабжены не склеротизированными клешнеобразными придатками (гоноподиями). Их челюстные ноги снабжены ядовитыми железами, необходимыми для умерщвления добычи.

Тело многоножек состоит из относительно маленькой головы и очень сильно удлиненного туловища. Голова многоножек (рис. 66 А), как и остальное тело, довольно сильно уплощена дорсовентрально. Органы осязания (щупики) лежат на ее переднем краю, а ротовое отверстие обращено вниз. В передней части верхней стороны головной капсулы (эпикраниума) имеется поперечный шов, по которому происходит разрыв покровов во время линьки (ранее его считали рудиментом границы между сегментами головы). По бокам головы лежат направленные в стороны примерно 40-члениcтые антенны, органы зрения и так называемые темпоральные органы. Последние представляют собой сложные, очень варьирующие по строению, органы чувств. Передний край верхней части головы прикрыт так называемым наличником (клипеусом). Между боковыми краями клипеуса и эпикраниума вставлены три плейрита разных размеров. Верхняя губа и коксальные выросты максилл 1 образуют предротовую полость. В глубине этой полости располагаются маленькие мандибулы. Уплощенные, слабо склеротизированные максиллы 1 прикрывают ротовое поле снизу, выполняя функцию нижней губы. Вытянутые, медианно искривленные максиллы 2, еще сохраняющие сходство с ходильными ногами, располагаются с нижней части головы. Их разросшиеся коксы соединяются между собой медиально, образуя так называемый коксостернит. Лежащие дистально от него четырехчленистые придатки называются телоподитами. Конечности первого туловищного сегмента образуют своеобразные ногочелюсти с мощными жвалами, а весь первый туловищный сегмент настолько тесно контактирует с нижней стороной головы, прикрытой ими, что внешне выглядит как функциональная часть головы.

Туловище (рис. 66 Б) всегда более или менее гетерономно сегментировано дорсально и более гомономно — вентрально. Фактически оно начинается со второго сегмента, который и считается функционально первым сегментом туловища. У взрослых животных количество сегментов от 15 до 191 пары. У большинства многоножек наблюдается некоторое противоречие между вентральной гомономией и дорсальной гетерономией сегментов, следующих друг за другом. Суть ее в том, что стерниты имеют одинаковую длину, а длина тергитов варьируется: короткие чередуются с длинными. На сегментах с укороченной дорсальной частью почти всегда отсутствуют стигмы.

Ходильные ноги многоножек состоят из коксы, трохантера, префемура (или трохантера 2), фемура, тибии, тарсуса и претарсуса. Последний членик, как правило, образует мощный коготь. Генитальный и анальный отделы тела, находящиеся на заднем конце туловища, часто телескопически вбираются в последние сегменты тела.

Покровы состоят из однослойного эпидермиса, вырабатывающего кутикулу. Она, как и у других членистоногих, состоит из эпи-, экзо-, мезо- и эндокутикулы. Мощность отдельных слоев сильно варьируется от группы к группе. Между обычными эпидермальными клетками, продуцирующими кутикулу, находятся так называемые кожные железы. Как правило, железы выделяют липоидо- и протеиносодержащий секрет, встречающийся на всех склеротизированных частях тела. В разных группах многоножек имеются специфические типы желез.

Для умерщвления добычи служат специальные ядовитые железы жвал. Это скопление эпидермальных железистых клеток, секрет которых по собирающим и выводным протокам, тянущимся вдоль внутреннего края когтя жвалы, открываются с его нижней стороны. Яд содержит фосфолипазу А и серотонин, которые оказывают гемолитическое действие на ткани жертвы.

Центральная нервная система состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Мозг помещается в головной капсуле, которая несколько уплощена дорсовентрально. Это отразилось на форме мозга. Он состоит из поперечно ориентированного по отношению к продольной оси тела протоцеребрума, иннервирующего

органы чувств, в первую очередь органы зрения и темпоральный орган, дейтоцеребрума, иннервирующего в основном антенны, лежащего вентрально от прото- и дейтоцеребрума синцеребрума, образующегося в месте их слияния, и, наконец, неотграниченных от него маленьких лопастей тритоцеребрума. От этих отделов идут коннективы по бокам от глотки к лежащим под глоткой ганглиям мандибулярного и максиллярных сегментов и примыкающих к ним ганглиям максиллипед, которые между собой медиально сливаются. Первые свободные коннективы брюшной нервной цепочки имеются лишь между ганглиями максиллипед и первого туловищного сегмента. Для нервной системы многоножек характерно наличие сети хорошо развитых нейросекреторных органов. Это, например, отдельные нейросекреторные клетки фронтальных долей протоцеребрума, а также подглоточных ганглиев и брюшной нервной цепочки.

Главную роль среди органов чувств многоножек играют кутикулярные сенсиллы. Они разбросаны по всему телу, но особенно многочисленны на антеннах и конечностях. Специфический орган чувств многоножек — темпоральный орган. Он представляет собой округлую пористую хитиновую площадку в передней части глазного поля. Под ней лежат чувствительные клетки, которые выполняют функции хемо-, гигро- или терморецепции. Органы зрения у большинства многоножек типичные фасеточные глаза, но устроеные относительно просто. Они образуют так называемые боковые глаза (оцеллюсы). Оцеллюсы имеют двояковыпуклую линзу — видоизмененные клетки эпидермиса. Под ней располагается глазной бокал, одетый в оболочку из специальных клеток, которые пронизаны отростками оптического нерва, идущего от протоцеребрума. Внутри имеется более 100 зрительных клеток, снабженных микровиллями, которые образуют так называемый рабдом, окруженный изолирующей зоной с вакуолями с пигментом, и т. п. У сколопендр имеются четыре оцеллюса, каждый из которых содержит единственный рабдом. У других многоножек их количество достигает 40 («скопление точечных глаз»). У некоторых многоножек имеются настоящие фасеточные глаза, состоящие из 250–600 омматидиев.

Кишечник тянется вдоль всего тела в виде прямой трубки. Лишь задняя кишка иногда образует S-образный изгиб. Эктодермальная передняя кишка у некоторых групп многоножек необычайно длинная, составляя у *Geophilus* почти половину длины тела. Глотка в поперечном сечении может иметь U-образую форму и склеротизированные участки. Пища перемещается по средней кишке благодаря работе специальной мускулатуры. Среди клеток кишечного эпителия есть секреторные, часть из которых выделяет пищеварительные ферменты, а часть образует перитрофическую мембрану. Она представляет собой сеть из продольных и поперечных нитей, как бы упаковывающих пищу и оставляющих отверстия для доступа к ней пищеварительных ферментов. Задняя кишка, как и глотка, характеризуется мощной кольцевой мускулатурой.

Функцию экскреторных органов выполняют мальпигиевы сосуды, впадающие в просвет пищеварительного тракта как раз на границе между средней и задней кишкой. При впадении они образуют ампулообразное расширение. Мальпигиевы сосуды тянутся практически вдоль всей длины тела. Кроме них у некоторых групп многоножек имеются максиллярные нефридии, открывающиеся наружу на коксах максилл . В различных частях тела встречаются также специальные клетки — нефроциты, контактирующие с сосудами.

Кровеносная система состоит из пропульсаторного органа (сердца), который тянется от последних до второго сегмента ходильных ног. Сердце на протяжении всей его длины окружено соединительно-тканной перикардиальной мембраной, крепящейся к тергитам. В каждом из них образуется дорсолатеральные диафрагмы с крыловидными мышцами. Пары остий располагаются метамерно, в каждом сегменте.

Через них гемолимфа проникает в сердечную трубку. Передний конец сердца продолжается головной аортой, из которой гемолимфа изливается в головную капсулу, в область головного мозга, антенн и ротовых придатков. Специальные сосуды приносят гемолимфу к максиллипедам и кишечнику. После того как она омывает внутренние органы, гемолимфа поступает в полость тела (миксоцель) и через специальные окна в диафрагме попадает в перикардий, а оттуда — в сердце.

Трахейная система многоножек метамерна. Воронкообразные или щелевидные стигмы лежат на плейритах, открываясь в специальные атриумы, из которых выходят собственно стволы трахейной системы. Они разветвляются, у многих многоножек образуя поперечные и продольные анастомозы с трахеями других сегментов или другой стороны тела. В результате образуется единая трахейная система.

Многоножки раздельнополы. Яичники — толстая непарная трубка, первоначально лежащая между сердцем и кишечником. Она тянется вперед почти до середины туловища. Яйцепровод, начинающийся от заднего конца яичника, сначала также непарный, но потом раздваивается. Обе ветви лежат вентрально от задней кишки. Они открываются в генитальный атриум, образованный эктодермальным впячиванием между первым и вторым генитальными сегментами. Семенники парные, состоят из расширенных передних частей овальной формы и отходящих от них назад трубчатых продолжений, впадающих в непарный дистально утолщающийся семяпровод. Он открывается в синус, образующий парные семенные пузырьки довольно большого объема. Из них семя поступает в совокупительный проток (протоки), впадающий в генитальный атриум. Туда же впадают две пары придаточных желез, принимающих участие в формировании сперматофора.

Многоножки демонстрируют разнообразные формы заботы о потомстве, благодаря чему их плодовитость невысока, всего лишь до 100 яиц. Есть виды, маскирующие яйца частицами грунта, приклеиваемым к их оболочкам. Есть виды, зарывающие яйца в землю до глубины 70 см. Некоторые виды вынашивают кладку яиц, прикрепляя ее к спинной стороне изогнутого туловища, приобретающего форму греческой буквы сигма Ω.

Древнейшие находки многоножек в ископаемом состоянии относятся к среднему Девону. Современные представители Chilopoda распространены очень широко. Препятствием для их распространения служат лишь море, широкие пространства воды вообще, пустыни, заснеженные вершины гор и приполярные холодные области земного шара. Лишь небольшое количество крупных Scolopendromorpha проникают в сухие жаркие полупустыни, а некоторые мелкие виды из семейств Geophilidae и Lithobiidae — в полярные области, попадаясь, например, на побережье Северного Ледовитого океана.

Все Chilopoda — наземные обитатели. Днем они прячутся в укрытиях (под камнями, опавшей листвой или под корой деревьев), а ночью активно охотятся. В тропиках встречаются виды, приспособившиеся жить в жилищах людей. Представители Scolopendromorpha могут закапываться в грунт. Чаще всего они все предпочитают увлажненные места. Chilopoda преимущественно хищники. Они убивают своих жертв с помощью яда их максиллипед (жвал).

Класс Chilopoda подразделяется на два подкласса. Первый (Notostigmophora) содержит единственный отряд Scutigeromorpha с единственным семейством Scutigeridae, в которое входят 130 видов. Представители этого подкласса характеризуются 15-ю парами необычайно длинных конечностей, лапка которых (тарзус) подразделяется на 40 и более вторичных члеников.

Второй, более богатый видами подкласс Pleurostigmophora, подразделяется на четыре отряда (Lithobiomorpha, Craterostigmophora с двумя видами, обитающими в Тасмании и Новой Зеландии, Scolopendromorpha, Geophilomorpha) и 13 семейств.

☐ Класс Symphyla (рис. 68 В, Д)

В состав класса входит всего 170 видов. Его представителей иногда называют карликовыми многоножками, так как длина тела самого крупного вида (*Scutigerella silvestrii*) достигает лишь 9 мм, а преобладающие размеры в группе — 2–7 мм.

Тело взрослых животных расчленено на не выделяющуюся заметно голову и туловище, включающее в себя (у взрослых) 14 сегментов и тельсон. 12 передних сегментов несут ходильные ноги. Часто конечности первого сегмента редуцированы или исчезают совсем. На 13-м сегменте (преанальном) имеется пара придатков, называемых паутинными грифелями; на 14-м — пара сильных щетинок (трихоботрии). Количество тергитов (от 15 до 25) всегда превосходит число туловищных сегментов. Длинные антенны, напоминающие жемчужные четки, в каждом членике имеют мышечные волокна. Антенны крепятся на мягких мембраноподобных основаниях. Около их заднего края располагаются так называемые темпоральные органы. Глаза отсутствуют. Горизонтально расположенные ротовые придатки прикрепляются к головной капсуле посредством мягких мембран. Здесь по бокам между оснований челюстей и антенн располагаются отверстия головных трахей.

Покровы симфилл очень тонкие, нежные, окрашены в белый цвет или бесцветные. Мускулатура очень многообразна, адаптирована для произведения сложных движений в очень узких щелях грунта. Нервная система по своему строению подобна той, что была описана выше у других многоножек. Так как глаза отсутствуют, все тело покрыто чувствительными волосками, играющими важное значение при ориентации животного. Крупные трихоботрии, расположенные на анальном сегменте, реагируют на движения воздуха. Функцию органов химических чувств (обоняние и вкус) выполняют чувствительные щетки щетинок на максиллах и антеннах, а также темпоральный орган.

Пищеварительная система представлена относительно простым прямым кишечником. Передняя эктодермальная его часть достигает четвертого сегмента, а в 10-м сегменте начинается тоже эктодермальная задняя кишка. Пищеварение осуществляется лежащими в энтодермальной средней кишке клетками высокого цилиндрического эпителия, который способен дегенерировать в периоды голодовок, длящихся 1–2 недели перед каждой линькой. Вместо него в процессе регенерации на границах эктодермальных отделов пищеварительного тракта усиленно растут плоские эпителиальные клетки, заполняющие освободившееся место. После линьки появляются новые клетки кубического и затем цилиндрического эпителия, потом начинается новый этап питания.

Экскреторными органами служат пара мальпигиевых сосудов, которые тянутся вперед от задней кишки до третьего грудного сегмента, а потом поворачивают назад до 11 сегмента тела. Они подразделяются на короткие, слепо замкнутые отростки, которые на четыре пятых их длины заполнены секретом, а оставшаяся короткая часть секретирует слизь, поступающую в кишечник. У некоторых симфил имеются головные железы, функционирующие отчасти как слюнные, отчасти как нефридиальные органы. Настоящие слюнные железы находятся в мандибулярном и лабиальном (губном) сегментах головы. В 9 и 10 сегментах начинаются парные паутинные железы, которые достигают паутинных грифелей и открываются в них наружу.

Кровеносная система состоит из сердца, которое начинается в третьем сегменте тела и тянется до преанального сегмента. Сердце снабжено пятью парами остий. От основания головной аорты отходит ветвь в вентральном направлении, а также пара головных сосудов, которые функционально связаны с максиллярными железами. Пара артерий, проникающих в головную капсулу, снабжают кровью антенны. В туловищном отделе тянется супранейральная артерия, заканчивающаяся базально вертикальной артерией.

Дыхание осуществляется всей туловищной частью тела. Лишь в головном отделе имеется пара трахей, стигмы которых лежат над мандибулами. Крепкие, тянущиеся назад трубки трахей, служат для прикрепления замыкающих мышц мандибул. От магистральных трубок тянутся трахеи к центральной нервной системе и к головной мускулатуре. Лишь тоненькие веточки трахей достигают туловищных сегментов.

Яичники в виде парных трубок тянутся латеро-вентрально от 12 до 4 сегментов туловища. Там они открываются наружу внутри непарного атриума парой эктодермальных овидуктов между основаниями четвертой пары ног. Сходным образом расположенные семенники срастаются между собой и также открываются внутри непарного атриума на четвертом сегменте.

Покровы симфил служат очень слабой защитой как от пересыхания, так и против проникновения в тело жидкостей. Поэтому они предпочитают биотопы с влажными воздухом и почвой. Они живут под камнями, во мхе, в опавшей листве, в лесной почве. Благодаря сильной эластичности их покровов, симфилы могут проникать в очень узкие щели и ограниченные пространства. Питаются водорослями, бактериями, гифами грибов, живыми и отмершими остатками высших растений, в исключительных случаях мертвыми животными.

В состав класса входят два семейства.

☐ Класс Pauropoda (рис. 68 Е–З)

Это небольшая группа, насчитывающая около 500 видов, с длиною тела 0,5–07 мм, а у самого крупного вида 1,9 мм. Форма тела, как правило, вытянутая, редко — овальная. Тело состоит из маленькой головы, туловища, расчлененного на 12 сегментов, и тельсона. У примитивных представителей класса каждому сегменту соответствует свой тергит и пара ходильных ног. У более специализированных групп это соответствие нарушается, так как 4, 6, 8, 10 и 12 сегменты укорачиваются так, что теперь они скрыты под тергитами 2, 3, 5, 7 и 9 сегментов. Создается впечатление, что животное состоит из шести сегментов и тельсона. К тому же конечностями снабжены лишь 2–10-й, редко и 11 сегменты. Конечности первого сегмента недоразвиты и не относятся к ходильным ногам.

Глаза отсутствуют. Антенны обычно имеют очень характерное строение, так как снабжены дополнительными вильчатыми ответвлениями, делающими антенны трехветвистыми. Между ними сидят многочисленные чувствительные органы — глобулюсы. Покровы у большинства видов тонкие, очень слабо пигментированые. Центральная нервная система, как это часто бывает у очень мелких животных, по сравнению с маленькими размерами головы очень велика, но надглоточные ганглии целиком там поместиться не могут. Протоцеребрум поэтому находится во втором туловищном сегменте.

Эктодермальная передняя кишка хитинизирована, снабжена сильными сосательными мышцами и достигает третьего сегмента тела. Далее тянется средняя кишка, лишенная дивертикулов. Эктодермальная задняя кишка начинается в преанальном сегменте. Она узким каналом отделена от широкого ректального основания.

Кровеносная система отсутствует. Специальные органы дыхания имеются только у примитивных форм. Исчезновение этим систем органов связано с уменьшением размеров тела. Роль нефридия выполняет максиллярная железа. Кроме того, имеются парные мальпигиевы сосуды, впадающие в начало эктодермальной задней кишки. Они дегенерируют в процессе развития, поэтому неясно, функционируют ли они в качестве экскреторных органов. Имеется также так называемое жировое тело, содержащее фагоцитарные клетки.

Гонады лежат вентрально от кишечника. Имеется непарный трубчатый яичник с непарным овидуктом, открывающимся в атриум, где имеется непарный семя-

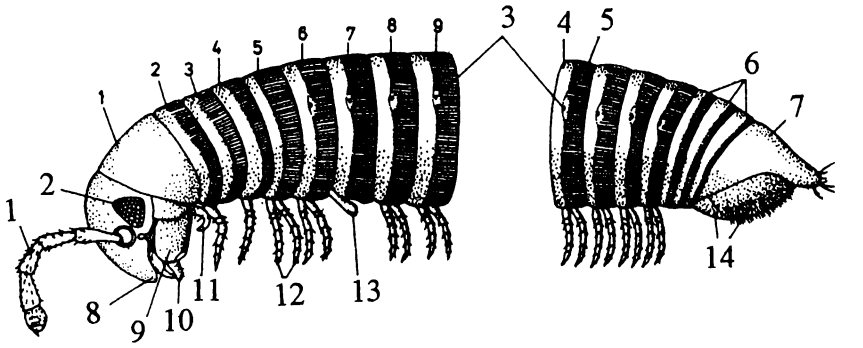


Рис. 67. Класс Diplopoda. Внешнее строение (Gruner, 1993). Цифрами обозначены соответствующие сегменты тела:
1 – антенна; *2* — глаз; *3* — отверстия защитных желез; *4* — прозонит; *5* — метазонит; *6* — недавно образовавшиеся сегменты, еще лишенные конечностей; *7* — преанальное кольцо с «хвостиком»; *8* — верхняя губа; *9* – мандибула; *10* — нижняя губа (гнатохилярий); *11* — укороченная первая пара ног; *12* — первая сдвоенная пара ног на 5-м туловищном кольце; *13* — конец гоноподия; *14* — анальный клапан (тельсон)

приемник. Семенники лежат дорсально от кишечника, у некоторых форм они образуют два или четыре мешка, от каждого из которых отходят протоки, впадающие в единственный семяпровод, открывающийся на втором грудном сегменте на вершине специальной папиллы. Передача семени, заключенного в сперматофор, происходит без участия половых партнеров. Самец закрепляет его паутинными нитями между частиц почвы. В сперматофоре находится несколько сотен спермиев. Самка должна наткнуться на сперматофор.

Из-за малых размеров и, соответственно, большой относительной поверхности тела пауроподы вынуждены вести скрытный образ жизни в микробиотопах, сохраняющих высокую влажность. Об их образе жизни известно мало. Они питаются гифами грибов, спорами, хитиновыми остатками низших насекомых и их яйцами.

Систематика группы изучена недостаточно. Ее подразделяют на отряды Hexamerocerata с одним семейством (семь видов) и Tetramerocerata с 5000 видами в четырех семействах.

□ Класс Diplopoda (рис. 67, 68 И–Л)

К Diplopoda, известным также под названием «кивсяки», сейчас относят около 10 000 видов, хотя полагают, что число современных видов должно составлять от 120 000 до 890 000 видов. Преобладающая длина 20–40 мм. Крупнейшие виды *Spirostreptus servatius* (длина 300 мм и ширина 14 мм) и *Archispirostreptus gigas* (длина тела 280 мм, а ширина 20 мм). Наибольшее количество ног — у *Illacme plenipes* (350 пар).

У кивсяков внешне можно различить лишь голову и тело, расчлененное на большое количество гомономных сегментов. Но сегменты гомономны лишь внешне, поскольку отличаются по строению. Они называются туловищными кольцами независимо от того, имеем ли мы дело с эластично соединяющимися друг с другом тергитами, плейритами и стернитами, или же мы действительно имеем дело со сросшимися в единое кольцо склеритами. Первое кольцо (воротничковый сегмент или коллюм) кажется лишенным конечностей. Оно связывает голову с туловищем и осуществляет повороты головы. Вторые-четвертые кольца несут по паре ходильных ног. Пятое и последующие сегменты из-за того, что они несут по две пары ног, оказываются сдвоенными сегментами (или диплосомитами). Передняя половина диплосомита ка-

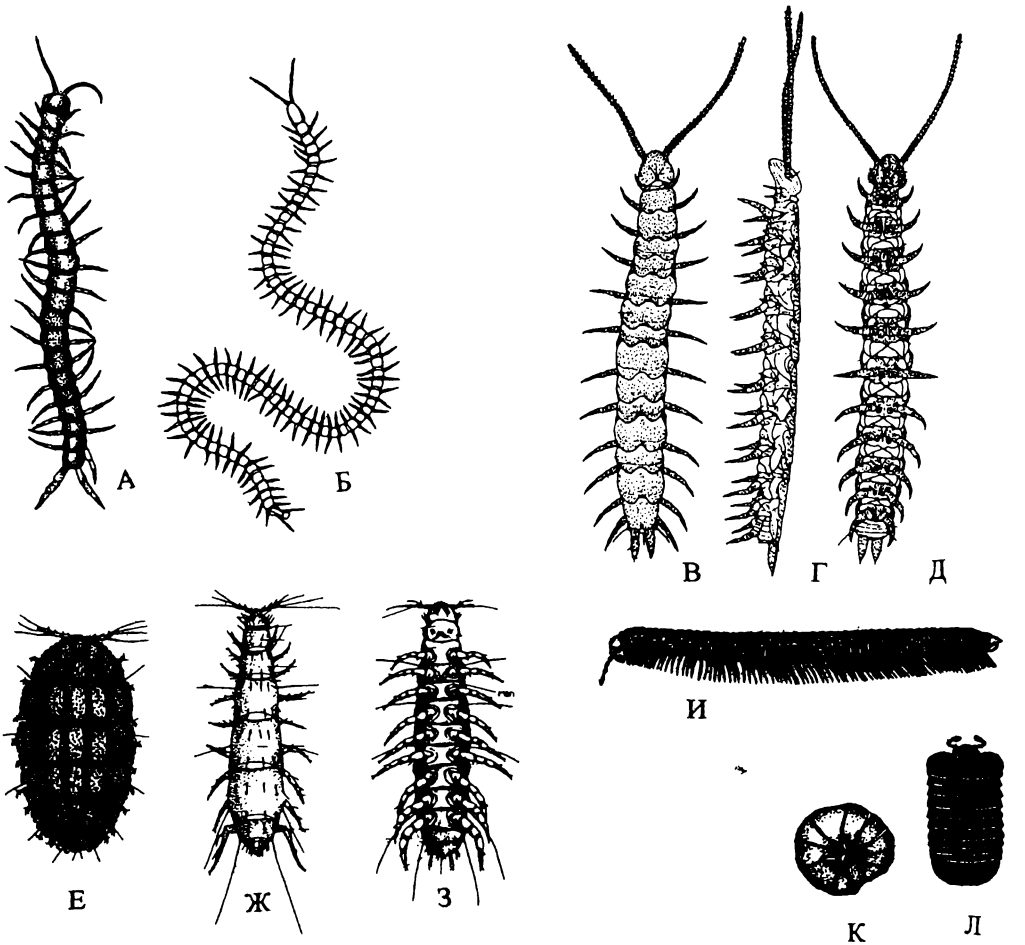


Рис. 68. Многоножки. Представители разных классов (Gruner, 1993):
А – класс Chilopoda, *Scolopendra morsitans*, 88 мм; Б – тот же класс, *Geophilus electricus*, 40 мм; В–Д – класс Symphyla, *Scutigerella immaculata*, соответственно, вид сверху, сбоку и снизу; Е – класс Pauropoda, *Acopauropus ornatus*, 0,8 мм; Ж – тот же класс, *Pauropus huxleyi*, 1,5 мм; З – тот же класс, *P. sylvaticus*, 1,1 мм; И – класс Diplopoda, *Tachypodoiulus niger*, 40 мм. К, Л – тот же класс, *Glomeris marginata*, 15 мм

жется лишенной конечностей. Благодаря слиянию двух сегментов для большинства кивсяков характерно, что внешне каждое туловищное кольцо состоит из переднего просомита и заднего метасомита, причем просомит более или менее сильно телескопически заходит в метасомит предыдущего туловищного кольца.

Голова заключена в прочную капсулу. Ее передний край укорочен, чаще всего с зазубренной верхней губой. Боковые придатки образуют мощные трехчленистые мандибулы. Вентрально капсула прикрыта широким гнатохилярием («нижней губой»). Ее центральная часть, возможно, образована дериватами максилл 2, тогда как латеральные отделы состоят из соединенных с ними максилл 1. «Нижняя губа», не гомологичная таковой насекомых, несет на переднем конце пару щупиков.

От медиолатеральных бороздок головной капсулы во внутрикапсулярное пространство свисают пара тенториумов. Там они разветвляются, образуя задние и пере-

дние аподемы. К ним крепится мускулатура мандибул. Челюсти снабжены крупными жевательными поверхностями овальной формы с площадками наподобие терки с зубчиками, которые у обитателей влажных биотопов трансформированы в фильтрующие приспособления. На переднебоковых сторонах головной капсулы располагаются глазные поля, а перед ними — антенны. Они первично восьмичленистые, но у большинства видов они ненамного длиннее головы и содержат меньшее количество члеников. Конечные членики часто утолщены и несут органы обоняния и осязания.

Конечности обычно подразделяются на коксу, трохантер, префемур, фемур, постфемур, тибию и тарзус. На внутренней поверхности коксы имеются так называемые коксальные мешки, из которых при нажатии выступает полостная жидкость. Конец тела представлен преанальным сегментом в виде преанального склерита, представляющего собой полукруглую или круглую площадку, и хвостиком. Анальное отверстие лежит на тельсоне, не входящем в число сегментов.

Покровы у мягкотелых Pselaphognatha четырехслойные. Они состоят из эпидермиса с колбовидными железистыми клетками, прилегающего к нему нижнего слоя эндокутикулы, пластинчатые структуры которой состоят из налегающих друг на друга белковых и хитиновых ламелл. Над эндокутикулой лежит лишенная хитина, но хинонсодержащая слабо склеротизированная эпикутикула. Она укреплена довольно тесно сидящими трихомами (шипообразными выступами). Окраска кивсяков умеренного климата преимущественно темная (коричнево-черная). В тропиках встречаются виды, окрашенные в красный, зеленый или желтый цвета.

Для диплопод характерны кожные защитные железы. У большинства из них имеется одна пара таких желез на каждом туловищном кольце от пятого до последнего из несущих конечности. Секрет этих желез ядовит.

Мускулатура туловища и конечностей кивсяков рассчитана на большие усилия, но не на высокую скорость, как у Chilopoda.

Центральная нервная система характеризуется крупным протоцеребрумом с сильно развитыми оптическими долями (за исключением слепых видов), а также дейтоцеребрумом, образованным нервами антенн, и тритоцеребрумом, расположенным впереди и вентральнее.

Органы чувств в виде специальных волосков разбросаны по всему телу, особенно на антеннах и конечностях. На кончиках антенн имеются характерные шаровидные апикальные органы (органы химических чувств). Глаза образованы треугольными или овальным полями слабо отделенных друг от друга глазков. Их оптические оси чаще всего ориентированы параллельно друг другу.

Пищеварительная система тянется вдоль всего тела в виде прямой трубки, но у представителей рода *Glomeris* она S-образно изогнута. Лишь передняя и задняя кишки с помощью мускульных лент крепятся к экзоскелету. Остальная часть кишечника свободно лежит в полости тела. На границе между эктодермальным передним и энтодермальным средним отделами кишечника имеется кольцевой мускульный клапан, отделяющий их друг от друга. Эпителий средней кишки представлен единственным типом клеток. Они выделяют секрет в полость кишечника, полностью резорбируясь после этого. Пища, попадающая в среднюю кишку, окружается перитрофической мембраной. Эктодермальная задняя кишка подразделена на пилорус, главный и преанальный отделы и анальный мешок. В пилорус («мочевой пузырь») впадают мальпигиевы сосуды. Кроме того, он служит регулятором поступления содержимого кишечника в заднюю кишку. Его выстилка (интима) несет зубчатые трихомы, которые разрушают перитрофическую мембрану. Там же открываются экзокринные железы, секрет которых обеспечивает пермеабильность стенок, благодаря чему становится возможной реабсорбция воды и солей и других низкомолекулярных соединений, необходимых организму. Это — главная функция задней кишки. Среди других желез

пищеварительной системы необходимо отметить слюнные железы, открывающиеся в предротовую полость.

В районе максилл имеются максиллярные нефридии, первично парные железы, тесно связанные с заполненными гемолимфой пространствами. Они выполняют функцию экскреции.

Главные экскреторные органы — мальпигиевы сосуды, располагающиеся в задней части тела. Имеется лишь одна пара в виде тонких длинных трубок, тянущихся вентролатерально между кишечником и жировым телом почти вдоль всей длины тела.

Важнейший орган нежной кровеносной системы образован спинным сосудом, тянущимся от переднего сегмента до тельсона. Это «сердце» состоит лишь из кольцевых мышц с отчасти утолщенной сарколеммой. Оно свободно лежит в перикардиальном синусе, посылая в каждый диплосомит по две пары боковых артерий, перед которыми дорсолатерально располагаются по две пары остий. От плевротергитов каждого диплосомита, образованного срастанием плейритов с тергитами, к спинному сосуду отходят две пары крыловидных мышц. Они действуют как антагонисты слабой кольцевой мускулатуры. При их сокращении гемолимфа через остии поступает в просвет сосуда. При сокращении сосуда гемолимфа через «головную аорту» поступает в лакуны глоточного отдела. Отсюда она по перинейральному синусу движется назад, омывая нижние отделы туловища.

Органами дыхания служат трахеи, стигмы которых открываются на стернитах латерально от кокс. Каждый стернит, несущий пару конечностей, имеет пару стигм. Диплосомиты снабжены двумя парами стигм. Как правило, они отсутствуют на первых двух туловищных кольцах.

Половые органы лежат между кишечником и вентральной стенкой тела. Они тянутся от их отверстий на коксах второй пары ног (на третьем туловищном кольце) почти до заднего конца тела. Как мужские, так и женские гонады часто представляют собой длинный, внешне непарный, мешок, который непосредственно перед половыми отверстиями образуют парные овидукты и семяпроводы.

Кивсяки встречаются буквально на всей поверхности земного шара, свободной от воды и льда. Избегают они также безводных пустынь. Целиком водных форм нет вообще. Амфибионтный образ жизни ведут представители рода *Thalassisobates* в некоторых временно увлажняемых зонах, а также некоторые пещерные кивсяки. Не встречаются кивсяки также на мелких островах. Чисто арктические и антарктические формы отсутствуют. Высокоспециализированные формы кивсяков встречаются в горах и в пещерах.

Главный источник пищи — отмершие части растений, а также водоросли и грибы. Хищничество встречается, но очень редко.

Кивсяки, особенно в лиственных лесах, могут достигать очень высокой численности: до 200–300 экз. на квадратный метр. Благодаря этому они могут оказывать сильное влияние на распространение и воспроизведение питательных веществ для растений.

В состав Diplopoda входят 115 семейств по меньшей мере с 1700 родами. Они подразделяются на два подкласса. К первому подклассу Pselaphognatha относят всего 90 видов. Известны из Миоцена и Олигоцена по находкам в янтаре. Современные виды очень мало изменены или идентичны ископаемым. Распространены космополитически. В состав подкласса входят один отряд Polyxenida с четырьмя семействами. Второй подкласс (Chilognatha или тысяченожки) значительно обширнее. Он подразделяется на два инфракласса с 13 отрядами и 111 семействами.

☐ Класс Insecta

Как уже упоминалось, представители класса Insecta — насекомые — самая богатая по количеству видов группа животных. По предположению ученых, на нашей планете в настоящее время существуют от 5 до 35 млн видов.

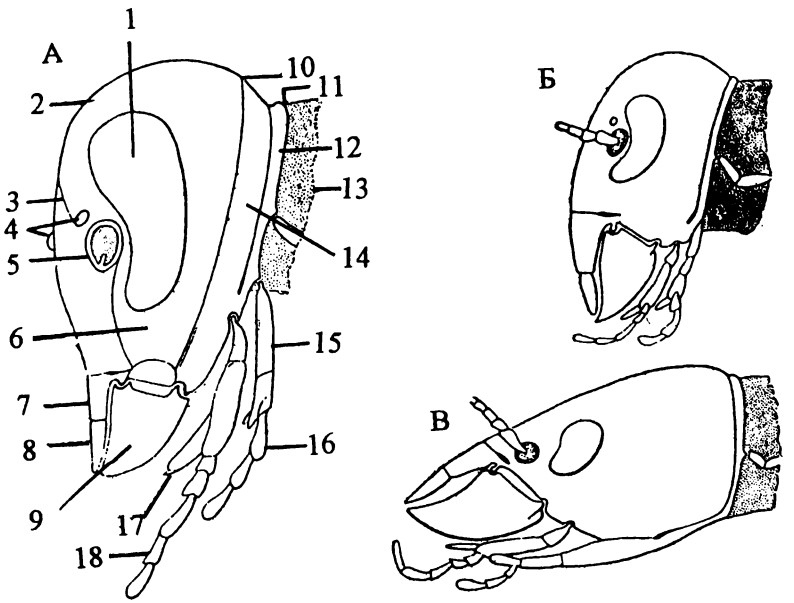


Рис. 69. Класс Insecta. Внешнее строение головного отдела (Бей-Биенко, 1966):
А – строение головы; Б – гипогнатическая голова; В – прогнатическая голова; *1* – глаз; *2* – темя; *3* – эпикраниальный шов; *4* – глазки; *5* – усиковая впадина (усики удалены); *6* – щека; *7* – наличник (клипеус); *8* – верхняя губа; *9* – верхняя челюсть; *10* – затылочный шов; *11* – зазатылочный шов; *12* – зазатылок; *13* – шейная мембрана; *14* – затылок; *15* – нижняя губа; *16* – губной щупик; *17* – нижняя челюсть; *18* – челюстной щупик

МОРФОЛОГИЯ

Тело насекомых подразделяется на три отдела (тагмы): голову, грудь и брюшко. Голова насекомых цельная (рис. 69). Отдельные склериты, из которых она сформирована, срастаются между собой, образуя головную капсулу. В процессе эмбрионального развития склериты сначала закладываются по-отдельности, что позволяет выяснить сегментный состав головы. Несмотря на это, количество сегментов, из которых образованы голова, разными авторами оценивается по-разному. Одна группа ученых считает, что она образована акроном и шестью сегментами, другая — только четырьмя сегментами. Мы присоединяемся к мнению третьих, которые считают, что она состоит из акрона и пяти сегментов, как и у ракообразных. Четыре из них (первый, третий — пятый) несут придатки (см. ниже), а сегмент, на котором у ракообразных находятся антенны, у насекомых во взрослом состоянии лишен их и поэтому называется вставочным или интеркалярным. Зачатки антенн можно обнаружить лишь на ранних стадиях эмбрионального развития. Внутри капсулы имеется система тенториумов или аподем — хитиновых выступов, образующих эндоскелет головы. К ним крепится мускулатура ротовых органов. Головная капсула несет на своей поверхности пару фасеточных глаз, а также простые глаза или глазки (оцеллюсы). На голове различают переднюю поверхность (лоб), который сверху переходит в темя, и далее назад — в затылок. Головная капсула в ее передней части несет наличник (клипеус), к которому присоединена подвижная верхняя губа (лабрум), располагающаяся непосредственно перед ротовым отверстием. Вместе с наличником они образуют клипеолабрум, отделенный от фронтальной (лобной) области капсулы поперечным эпистомальным или фронто-клипеальным швом.

На голове также имеются усики, располагающиеся впереди сложных глаз или между ними, и ротовые органы. Усики, антенны или сяжки — это одна пара придатков, гомологичных антеннулам ракообразных. Они очень характерны для большинства насекомых, за исключением так называемых безсяжковых (Protura), их утративших. Усики подразделены на большее или меньшее количество члеников. Они состоят из так называемой рукоятки или скапуса — базального расширенного членика, ножки (педицеллы), и собственно жгутика. Антенны подвижны, приводятся в движение мускулами, расположенными внутри головной капсулы и в ножке антенн. Антенны выполняют функцию органа чувств (обоняния и осязания). Строение их очень разнообразно, благодаря чему они служат важным таксономическим признаком. Часто в строении усиков наблюдается половой диморфизм. У самцов в таких случаях антенны развиты сильнее.

В состав ротовых органов входят верхняя губа и три пары ротовых конечностей. Насекомые демонстрируют гигантское разнообразие способов добывания и переработки пищи. В зависимости от этого очень сильно варьируется строение ротовых органов. Наиболее близким к исходному для насекомых считается ротовой аппарат грызущего типа. Он содержит наиболее полный набор ротовых органов, которые имеются у тараканов, кузнечиков и других представителей надотряда прямокрылых (Orthopteroidea), поэтому часто называется ортоптероидным.

Грызущие ротовые органы служат для приема и первичной переработки твердой пищи животного и растительного происхождения и могут принадлежать как хищным, так и растительноядным насекомым. Они представляют собой дериваты придатков второго, третьего и четвертого сегментов тела, входящих в состав головы. Это пара мандибул или жвал (верхних челюстей), которые представляют собой нерасчлененные пластинки с мощным зазубренным внутренним краем. Далее следует пара первых максилл или нижних челюстей. Каждая из них состоит из основного членика или кардо, стволика (стипеса), пары жевательных лопастей, наружной и внутренней, а также челюстного щупика, состоящего из нескольких члеников (не более семи). Наконец, третий элемент челюстного аппарата — нижняя губа. Это непарный орган, который, впрочем, образован слившимися вместе вторыми максиллами. Она подразделяется на две части: проксимальный заднеподбородок и дистальный предподбородок, несущий две пары жевательных лопастей и пару губных щупалец. Сверху ротовые органы прикрыты подвижной пластиной — верхней губой.

От считающегося исходным грызущего ротового аппарата произошли все другие его модификации. К ним, в первую очередь, относятся ротовые аппараты, предназначенные для приема жидкой пищи. Они называются сосущими ротовыми аппаратами и для них характерно появление хоботка. В разных группах насекомых, приспособившихся к питанию жидкой пищей, формирование хоботкового аппарата шло по-разному, благодаря чему существует большое разнообразие таких ротовых органов. Но все они могут быть разделены на две главные группы. В первую входят ротовые аппараты насекомых, которые принимают жидкую пищу как таковую. Насекомые второй группы для получения жидкой пищи должны сначала проткнуть субстрат, отделяющий их от нее.

В качестве примера аппаратов первого типа могут служить, например, ротовые придатки пчел и бабочек, пьющих нектар из цветов. У пчел ротовой аппарат изменен сравнительно слабо. Иногда его называют не сосущим, а лижущим. Он сильно вытянут, нижние челюсти вместе с нижней губой образуют хоботок. Он служит для слизывания или всасывания нектара. Благодаря этому челюстные щупальца практически исчезают, а губные, напротив, сильно удлинены. Атрофированы наружные жевательные лопасти нижней губы, а внутренние слились, образуя непарный «язычок». Верхние челюсти утрачивают зубчатость, так как их грызущая функция сменилась на иную, связанную с постройкой сотов и ухаживанию за ними.

У бабочек мандибулы очень сильно редуцированы или даже, за немногими исключениями, полностью утрачены. Нижние челюсти утратили внутреннюю лопасть, но зато их наружные лопасти очень сильно удлинены и превратились в очень длинные полутрубки. Вместе они образуют хоботок, способный закручиваться в тугую спираль, когда он находится в нерабочем состоянии. Почти полностью исчезают челюстные щупики, зато их место занимают нижнегубные щупики, а сама нижняя губа редуцирована до состояния маленькой пластинки.

Наиболее сложный аппарат лижуще-сосущего типа имеется у мух. Они могут питаться и жидкой, и твердой пищей, и находящейся в состоянии кашицы, размазанной по твердой поверхности. Поэтому у мух ротовой аппарат лишен и верхних, и нижних челюстей, а сам хоботок представляет собой сильно видоизмененную нижнюю губу. Ее дистальный конец снабжен мягкой пористой подушкой, способной отфильтровывать жидкость из суспензии любой плотности. Как бы переламываясь, хоботок обнажает отверстие трубки, через которую муха может всасывать жидкость. Одновременно муха способна «слизывать» или соскребать пищу с твердой поверхности.

Второй тип — колюще-сосущий аппарат — имеется у насекомых, питающихся соком растений или кровью животных. Существуют различные модификации такого аппарата, который присущ клопам или полужесткокрылым (Hemiptera), цикадам, тлям и прочим равнокрылым (Homoptera), а также трипсам (Thysanoptera), вшам (Anoplura), блохам (Aphaniptera) и кровососущим двукрылым (Diptera). Например, у клопов верхние и нижние челюсти превратились в четыре колющие щетинки, а нижняя губа разделена на членики и на ее верхней поверхности имеется желобок. Щупики исчезли полностью. Колющие щетинки служат для прокола субстрата, а нижняя губа выполняет функцию ножен, в которые помещаются колющие щетинки. В процессе прокалывания субстрата и погружении щетинок в него она постепенно изгибается, обнажая колющие щетинки.

Все остальные известные типы ротовых аппаратов насекомых в той или иной степени варианты тех, что описаны выше.

У насекомых имеются два основных типа постановки головы. В одном случае ротовые придатки направлены вперед, а в другом — вниз. В первом случае голова называется прогнатической (то есть переднечелюстной), а во втором — гипогнатической или нижнечелюстной. Считается, что второй тип первичен, так как челюстные придатки гомологичны конечностям, а конечности направлены вниз. Гипогнатическая голова обычно свойственна растительноядным насекомым (саранчовые, многие клопы и жуки), потребителям остатков растительного и животного происхождения (тараканы). Напротив, хищники имеют прогнатическую голову. Но имеются и отклонения от этого правила.

Грудь у насекомых резко обособлена от головы и брюшка (рис. 70). Она состоит из трех сегментов. Скелетной основой такого сегмента служит кутикулярное кольцо. Собственно, как было выше показано, из таких кутикулярных колец состоят сегменты туловища всех членистоногих. У насекомых брюшко тоже состоит из таких колец. Однако сегменты груди насекомого, которые служат опорой локомоторных органов — трех пар ног и одной или двух пар крыльев, существенно усложнены по своему строению. Каждое кольцо, как и у всех членистоногих, состоит из четырех склеритов: спинного или дорсального полукольца (тергита ракообразных или спинки, нотума насекомых), брюшного или вентрального полукольца или стернита (у насекомых — груди, стернума), и пары боковых стенок, которых первично были слабо склеротизированы, — плейритов. Кроме них имеются также отделившиеся от этих первичных серии так называемых вторичных склеритов.

Сегменты груди обозначают соответственно их расположению как передне-, средне- и заднегрудь (или соответственно про-, мезо- и метаторакс).

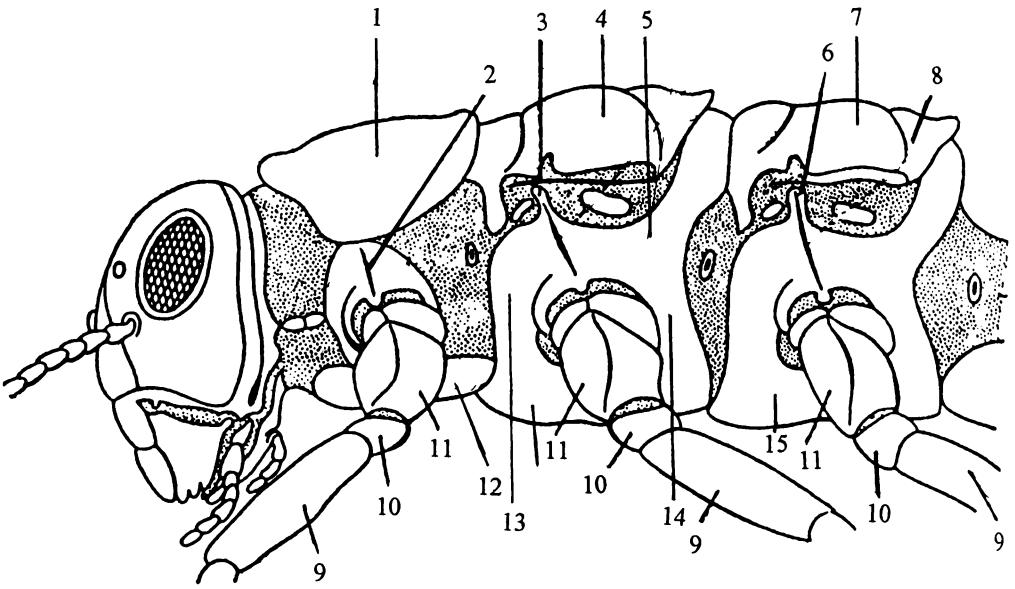


Рис. 70. Класс Insecta. Внешнее строение груди насекомого (Бей-Биенко, 1966, с изменениями): *1* — переднеспинка (пронотум); *2* — плейральный шов эпистерна 1; *3* — плейральный столбик эпистерна 2; *4* — среднеспинка; *5* — эпимер 2; *6* — плейральный столбик эпистерна 3; *7* — заднеспинка; *8* — щиток заднеспинки; *9* — бедро; *10* — вертлуг; *11* — тазик; *12* — грудка (стернум 1); *13* — эпистернум 2; *14* — стернум 2; *15* — эпимер 2; *16* — стернум 3

Каждый сегмент несет по одной паре ног, а у крылатых насекомых средне- и заднегрудь несут также по паре крыльев. Они поэтому называются птероторакс.

Плейриты груди очень сильно усложнены и склеротизированы. Над основанием каждой ноги заметен плейральный шов, который представляет собой наружную часть плейрального гребня — глубокой внутренней складки кутикулы. Она служит ребром жесткости плейрита и одновременно частью внутреннего скелета груди. Шов делит плейрит на две части: передний — эпимер, и задний — эпистерн. На верхнем краю каждого плейрита птероторакса, у окончания плейральных швов, имеется небольшой вырост — столбик или колумелла. На него опирается основание крыла.

Возникновение крыльев потребовало выработки мощной мускулатуры, которая должна крепиться к специальным прочным поверхностям (фрагмам) на внутренней стороне скелета средне- и заднегруди (рис. 71). Они представляют собой сильно склеротизированные складки кутикулы спинок груди, вдающиеся внутрь тела и служащие частью эндоскелета. Одновременно часть спинок перед фрагмами, напротив, становится мембраноподобной, утоньшенной. Благодаря этому спинные отделы груди приобретают подвижность и гибкость, необходимые при движении крыльев.

Ноги насекомых подразделяются на тазик, вертлуг, бедро, голень и лапку (рис. 71 А). Тазик или кокса — короткий и крепкий членик, крепящийся непосредственно к плейриту. Вертлуг (трохантер) — маленький членик, подвижно сочлененный с тазиком (коксой) и малоподвижно — с бедром (фемуром). Фемур — самый мощный и самый крупный членик ноги. Его сочленение с голенью (тибия) называют коленным. Тибия сравнима с фемуром по длине, но значительно тоньше и может быть усажена шипами, а также у ее вершины — шпорой. Лапка или тарзус — конечная

часть ноги. Обычно она подразделена на пять члеников. Ее дистальная часть называется претарзус или предлапка. В простейшем случае это просто единственный коготь. Но у большинства насекомых предлапка представляет собой два коготка, между основаниями которых располагается округлая подушечка (аролия) или две подушечки (пульвиллы). Эти образования позволяют насекомому при движении цепляться за субстрат, а в покое удерживаться за его неровности. Благодаря присоскам-подушечкам насекомые, например, могут легко удерживаться на вертикальных гладких поверхностях или даже на потолке спиной вниз.

В зависимости от образа жизни, среды обитания и способа локомоции строение ног у насекомых из разных групп очень разнообразно. Встречаются ноги, приспособленные для бега, хватания, копания, плавания и прыгания, а также самые разные варианты этих типов ног.

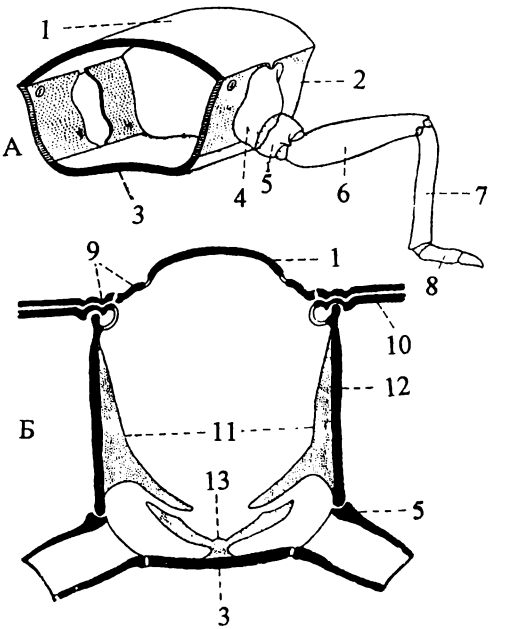


Рис. 71. Класс Insecta. Схема строения грудного сегмента насекомого (Бей-Биенко, 1966):
А — общий вид, Б — поперечный разрез;
1 — спинка; *2* — плейрит; *3* — грудка; *4* — предтазик (субкокса); *5* — тазик; *6* — бедро; *7* — голень; *8* — лапка; *9* — аксиллярные склериты; *10* — крыло; *11* — плейральный гребень; *12* — плейральный столбик; *13* — фурка

Обычно у насекомых имеется две пары крыльев. Это придатки птероторакса, то есть средне- и заднеспинки. По своему происхождению крылья представляют собой боковые складки тела и поэтому первично двухслойны, так как возникли из верхнего и нижнего слоев этой складки. Между ними есть щель, сюда заходит из полости тела гемолимфа. Однако сформированное крыло имеет вид тонкой пластинки с более или менее сложной системой жилок. Жилки — это трубчатые утолщения пластинки крыла. Они образуют его опорный скелет. Кроме гемолимфы в крыло по этим трубкам проникают трахеи и нервы (рис. 72).

В зависимости от особенностей строения крыльев различают несколько их типов. У сетчатых крыльев между продольными жилками имеется большое количество поперечных, подразделяющих крыло на большое количество мелких ячеек. Особенно хорошо это выражено у стрекоз (Odonatoptera) и сетчатокрылых (Neuroptera). Если жилкование крыла не густое и имеется сравнительно небольшое количество поперечных жилок, крыло называется перепончатым. Это характерно для перепончатокрылых (Hymenoptera), двукрылых (Diptera), бабочек (Lepidoptera) и некоторых других насекомых. Иногда передняя пара крыльев становится очень плотной, даже ороговевшей. В покое они прикрывают вторую пару крыльев, приобретая функцию их защиты. Теперь они называются надкрыльями или элитрами. Они свойственны тараканам (Blattoptera), жукам (Coleoptera), прямокрылым (Orthoptera). У полужесткокрылых, или клопов (Hemiptera) проксимальная часть первой пары крыльев также выполняет функцию защиты второй пары, но их дистальная часть сохраняет способность к полету, оставаясь нежной и перепончатой.

Важное таксономическое значение имеет не только строение крыльев само по себе, но и их жилкование, то есть расположение на них продольных и поперечных

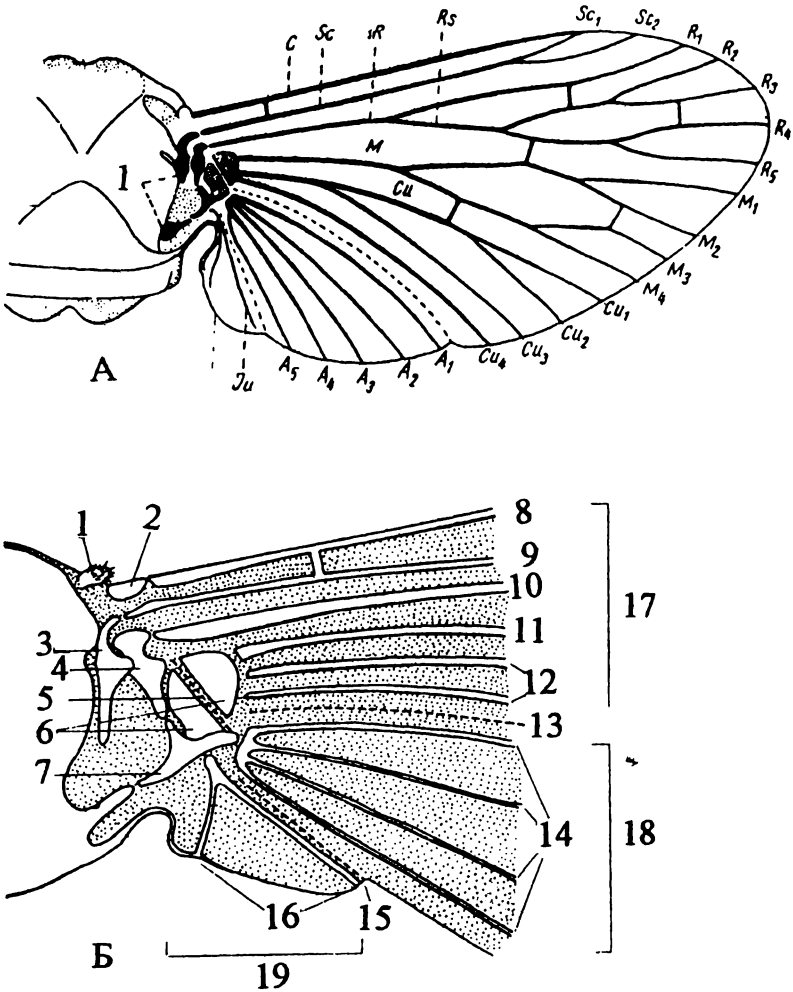


Рис. 72. Класс Insecta. Строение крыла у *Neoptera* и его жилкование:
А — жилкование крыла (Бей-Биенко, 1966): *1* — аксиллярные пластинки. Прочие пояснения — в тексте; Б — строение места сочленения крыла с грудным сегментом (среднеспинкой) у *Neoptera* (Gruner, 1993): *1* — тегула; *2* — плечевой склерит; *3* — аксилляр 1; *4* — аксилляр 2; *5* — базальная складка; *6* — медиальные площадки 1 и 2; *7* — аксилляр 3; *8* — костальная жилка; *9* — субкостальная жилка; *10* — радиальная жилка; *11* — медиальная жилка; *12* — кубитальные жилки; *13* — анальная складка; *14* — анальные жилки; *15* — югальная складка; *16* — югальные жилки; *17* — ремигиум; *18* — ваннус; *19* — неала

жилок. У высших насекомых количество поперечных жилок уменьшается и главную роль приобретают продольные жилки. Именно на особенностях их расположения и базируется классификация жилкования у насекомых (рис. 72 А).

В исходном состоянии на крыльях насекомых можно обнаружить следующие продольные жилки: костальная или коста (C), субкостальная или субкоста (Sc), радиальная (R), срединная или медиальная (M), кубитальная (Cu), анальная (A). Эти жилки служат лишь основой исходной схемы. У насекомых она подвергается как усложнению, так и упрощению. Кроме того, на задней паре крыльев у насекомых, у которых крыло может расправляться и складываться, образуя веер, в месте перегиба,

позади анальной образуются также югальные жилки (Ju). Промежутки между жилками называются полями, названия которых обусловлены проходящими жилками. В некоторых случаях у костального края крыла близ его вершины появляется плотное темноокрашенное пятно — птеростигма или крыловой глазок.

Крыло прикреплено к мембране, которая с одной стороны переходит в спинку, а с другой — в плейрит. Место прикрепления крыла подвижно. Так же подвижно сочленение спинки с плейритом. Благодаря этому спинка способна совершать вертикальные движения. Крыло лежит на плейральном столбике или колумелле плейрита, чуть отступя от места своего прикрепления. Из-за этого оно превращается в двуплечный рычаг второго рода, одно плечо которого (проксимальное) очень короткое, а второе (собственно крыло) — во много раз длиннее. Длинная — гребная часть крыла. При опускании спинки вниз она надавливает на короткое плечо крыла. Это смещение очень мало, но его достаточно для того, чтобы крыло поднялось. У основания крыла лежит группа мелких склеритов, так называемых аксиллярных или сочленовных пластинок (см. рис. 72). Они играют очень важную роль в работе крыла, поскольку укрепляют его основание между спинкой и основанием жилок, обеспечивают гибкость этого сочленения. Благодаря этим пластинкам осуществляется складывание и расправление крыла. В результате возникла уникальная конструкция, обеспечивающая качание крыла с амплитудой до 180° между крайними положениями крыла.

Движение крыла у насекомых отличается очень большой сложностью. Оно должно одновременно выполнять две задачи: удержать животное в воздухе и обеспечить его поступательное движение. Следовательно, каждое крыло действует как своеобразный пропеллер, создающий не только подъемную, но и тянущую силы. Поэтому полет насекомых называют не просто машущим, но и пропеллирующим. Достигнув верхней точки, крыло начинает двигаться вниз, сохраняя горизонтальное положение и создавая подъемную силу (элеваторный эффект). Но при опускании крыло начинает косо поворачиваться вперед вдоль своей продольной оси, и в самой нижней точке встает на ребро, то есть оказывается в вертикальной плоскости. Теперь оно отводится вверх и назад, двигая насекомое вперед. Так и создается пропеллирующий эффект. Совершенный полет требует очень тесного слияния элеваторного и пропеллирующего эффектов. Это достигается повышением частоты взмахов крыла. Крыло мухи совершает до 300 колебаний в секунду, а у мельчайших комаров-мокрецов — до 1000 колебаний. И, наоборот, бабочки делают лишь 5–10 взмахов в секунду.

Скорость полета у насекомых варьируется очень сильно. У шмеля она составляет 18 км в час, у бабочки бражника — 54 км, а у стрекозы — до 96 км. Это сравнительно небольшие скорости, но если отнести эту скорость к длине тела, то окажется, что по относительной скорости насекомые далеко опережают относительную скорость современного самолета.

У двукрылых вторая пара крыльев редуцируется, превращаясь в так называемые жужжальца в виде тонкой палочки, вздутой на конце. Они могут колебаться с большой частотой — свыше 300 колебаний в секунду. Считается, что благодаря этому производится настройка всех систем, обеспечивающих полет, и включение крыльев. Кроме того, предполагают, что жужжальца могут исполнять роль стабилизаторов движения, аналогичных гироскопам.

Последний, третий отдел тела насекомых — брюшко или абдомен. Он тоже состоит из сегментных колец или уромер, более или менее одинаковых и устроенных проще, чем грудные кольца. В своем исходном состоянии брюшко состоит из 11 сегментов и тельсона. Но в таком виде оно сохранилось лишь в отряде безсяжковых (Protura). В других отрядах количество сегментов уменьшается до 10, а в высших отрядах даже до 4–5. Сокращение происходит за счет потери первого сегмента или последних сегментов в связи с изменением их функции. Часто утрачивается соответствие между

числом тергитов и стернитов. Первых может быть на 1–2 больше, чем вторых. На восьмом и девятом сегментах брюшка находятся наружные половые придатки, или гениталии. У самца это копулятивный орган, а у самок некоторых насекомых яйцеклад. Эти сегменты называются поэтому генитальными, предыдущие — прегенитальными, а 10-й и 11-й сегменты — постгенитальными.

В зародышевом состоянии сегменты брюшка несут зачатки конечностей, которые позднее исчезают или из них развиваются органы, выполняющие другие функции. Такими дериватами брюшных конечностей служат, например, церки, грифельки, яйцеклад прямокрылых, жало перепончатокрылых.

АНАТОМИЯ

Покровы насекомых в основных чертах их строения сходны с покровами других членистоногих. Однако они имеют свои особенности строения, обусловленные тем, что насекомые — первично-наземные животные и их покровы выполняют, кроме всех остальных, также функцию защиты насекомых от обезвоживания. Покровы состоят из трех основных элементов: кутикулы, гиподермы и базальной мембраны.

Кутикула, как и у остальных членистоногих, служит наружным скелетом и опорой для прикрепления мускулатуры. Она имеет неклеточное строение и представляет собой продукт функционирования гиподермы. Кутикула, как правило, эластична и гибка, но может подвергаться существенному утолщению и склеротизации. Она слоиста, подразделяясь на два основных слоя — наружный и внутренний. Наружный, или эпикутикула, очень тонок, не превышает 4 мкм. Лучше всего эпикутикула развита у наземных насекомых. Она непроницаема для воды и гигрофобна, то есть плохо смачиваема. Это достигается благодаря тому, что поверхность эпикутикулы содержит соответствующие химические вещества липидной природы, а также близкие к воскам. Несмачиваемость покровов позволяет насекомым, особенно мелким, противостоять силам поверхностного натяжения воды при контакте с нею. А непроницаемость покровов предохраняет их от высыхания.

Внутренний слой, или прокутикула, значительно толще, достигая нескольких сот микрон. Она бывает очень мягкой и прозрачной, особенно у личиночных форм, и тогда однородна. У взрослых насекомых ее внешний слой сильно склеротизируется, образуя светло- или темно-коричневую экзокутикулу, а внутренний слой, сохраняющий прежние свойства, — эндокутикулой. Основу прокутикулы составляет хитин. Прокутикула пронизана тончайшими, менее 1 мкм в диаметре, порами, которые тянутся от гиподермы до эпикутикулы. Они содержат отростки гиподермальных клеток. На каждый квадратный миллиметр кутикулы приходятся тысячи таких поровых канальцев. Через эти канальцы осуществляется избирательная проницаемость кутикулы. Она способно служить не только барьером для проникновения в тело насекомого вредных веществ, не растворимых в жирах и защитить организм от потери воды, но и служить каналом, через который проникают в организм ряд жирорастворимых веществ, в том числе и такие инсектициды, как ДДТ и ГХЦГ (гексахлорциклогексан).

Гиподерма состоит из одного слоя эпителиальных клеток, подстилающих кутикулу. Функция гиподермы состоит в выделении и образовании кутикулы, а также осуществлении процесса линьки.

Базальная мембрана не имеет клеточного строения, очень тонкая и чрезвычайно трудно различима.

Мускулатура насекомых, как и у всех других членистоногих, пучкового типа и подразделяется на две группы: соматическую или скелетную, и висцеральную, или внутренностную. И те и другие представлены поперечно-полосатыми мышцами. В теле насекомого находится множество мышц. У гусениц бабочки, например, их

число достигает 2 тысяч. Количество и распределение мышц очень сильно варьируется в разных группах насекомых.

Скелетные мышцы обслуживают локомоторную систему насекомых (конечности, крылья), а также ротовые органы, усики и другие придатки. В целом скелетные мышцы объединены в четыре группы: головную, грудную, крыловую и брюшную. Это скелетно-мышечная система насекомых.

Абсолютная сила мышц насекомых приближается к таковой человека, а относительная превышает относительную силу мышц человека во много раз. Насекомые, например, могут передвигать груз, превышающий массу их тела в 14–25 раз, а у прыгающих насекомых помогает перенести их тело во время прыжка на расстояние, в сотни и тысячи раз превышающее длину их тела.

Полость тела насекомых, как и у других членистоногих, представляет собой схизоцель, то есть систему промежутков между заполняющими ее внутренними органами (рис. 73 Б). Она подразделена двумя тонкостенными перегородками — диафрагмами — на три расположенных друг над другом отдела или синуса. Это хорошо видно на поперечном разрезе тела. Верхняя диафрагма отделяет верхний или перикардиальный синус. В нем располагается главный пропульсаторный орган системы кровообращения — спинной сосуд. Нижняя диафрагма отделяет лежащий под ней нижний или перинейральный синус. В нем расположена часть центральной нервной системы — брюшная нервная цепочка. Между верхней и нижней диафрагмами заключен самый большой отдел полости тела — средний или висцеральный синус. В нем находятся пищеварительная и репродуктивная системы, а также так называемое жировое тело. Дыхательная система не связана ни с одним из этих отделов, пронизывая все тело (см. ниже).

Жировое тело представляет собой рыхлую ткань, пронизанную трахеями. Оно заполняет промежутки между органами преимущественно в висцеральном синусе, но существует и периферический его слой, примыкающий к гиподерме. Цвет жирового тела варьируется и может быть белым или, чаще всего, желтым, оранжевым или зеленоватым. Клетки его по своему строению близки к гемоцитам — клеткам гемолимфы насекомых, и богаты жировыми включениями.

Функции жирового тела многообразны, но главенствуют среди них две: запасания и хранения запасных питательных веществ, и экскреторная функция. В течение личиночной жизни в клетках жирового тела накапливаются белки, жиры и углеводы, преимущественно в форме гликогена. Они тратятся при росте, развитии половых продуктов, во время зимовки и в фазе куколки. Кроме этого, часть клеток депонирует в своей цитоплазме соли мочевой кислоты и другие экскреты, выполняя функцию почек накопления. У светящихся насекомых именно в клетках жирового тела локализуется светящееся вещество люциферин. Его свечение происходит под воздействием специального фермента люциферазы в присутствии кислорода.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием (рис. 73 А), расположенным в передней или нижней части головной капсулы и заканчивается анальным отверстием на последнем сегменте брюшка. Она состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишки. Передняя и задняя имеют эктодермальное, а средняя — энтодермальное происхождение. В соответствии с этим передняя и задняя кишки выстланы тонким хитином — интимой. Длина кишечного тракта варьируется в зависимости от типа питания. У сосущих насекомых он длиннее, чем у растительно- или плотоядных насекомых. У равнокрылых насекомых и мух кишечник заметно длиннее тела.

Передняя кишка подразделяется на глотку, пищевод, зоб и мускульный желудок. Глотка и пищевод предназначены для транспортировки поедаемой пищи. Зоб служит резервуаром, где происходит накопление пищи и поэтому он, как правило, представ-

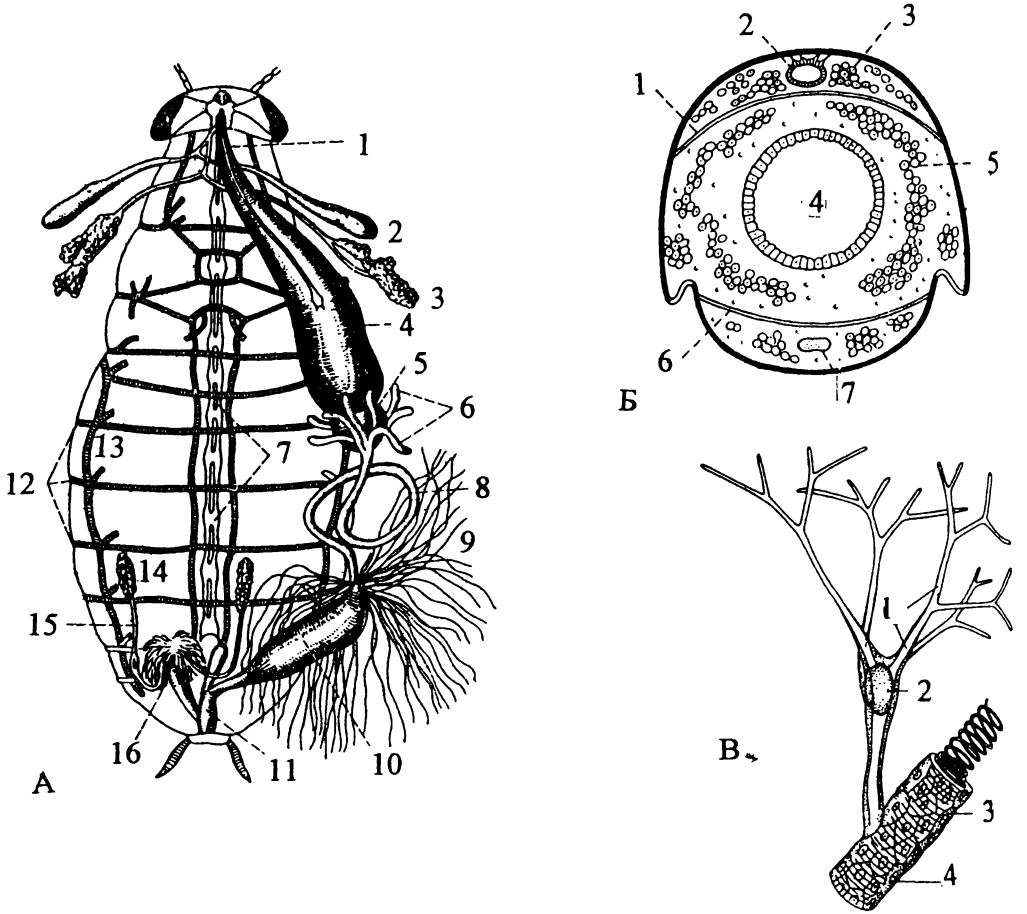


Рис. 73. Класс Insecta. Внутреннее строение (А, Б — Бей-Биенко, 1966, В — Gruner, 1993):
А — внутреннее строение самца черного таракана, вид сверху: *1* — пищевод; *2* — резервуар слюнной железы; *3* — слюнная железа; *4* — зоб; *5* мышечный желудок; *6* — слепые отростки; *7* — брюшная нервная цепочка; *8* — средняя кишка; *9* — мальпигиевы сосуды; *10* — толстая кишка; *11* — прямая кишка; *12* — дыхальца; *13* — трахеи; *14* — семенник; *15* — семяпровод; *16* — придаточные железы; Б — схема поперечного разреза тела насекомого: *1* — верхняя диафрагма; *2* — спинной сосуд; *3* — перикардиальные клетки; *4* — кишечник; *5* — жировое тело; *6* — нижняя диафрагма; *7* — брюшная нервная цепочка; В — схема строения конечного отдела трахейной системы: *1* — трахеола; *2* — конечная клетка трахеи; *3* — эпителий; *4* — трахея

ляет собой продолжение и расширение пищевода. Мышечный желудок, или проventрикул, имеет толстые мускулистые стенки, а его хитиновая выстилка утолщается и приобретает часто мощные зубцы. Он выполняет функцию измельчения пищи и проталкивания ее в среднюю кишку. У некоторых насекомых он служит также для отделения плотных частиц пищи от ее жидкой части. У многих насекомых имеется так называемый кардиальный клапан, отделяющий переднюю кишку от средней.

Средняя кишка не подразделяется на отделы. Она выстлана изнутри железистым эпителием и ее часто называют желудком. Форма ее сильно варьируется у разных групп насекомых. Нередко она образует несколько слепых отростков или дивертикул, увеличивающих площадь ее внутренней поверхности. Железистый эпителий в процессе выделения пищеварительных ферментов постоянно разрушается. Его пополнение происходит за счет камбиальных клеток, располагающихся в специаль-

ных участках — криптах. Под эпителием лежит слой кольцевых, а затем продольных мышц. У многих насекомых эпителий кроме переваривания и всасывания пищи выделяет также тонкую хитиновую перитрофическую мембрану, предохраняющую железистый эпителий от непосредственного контакта с пищевыми массами.

Задняя кишка подразделяется чаще всего на тонкую, толстую и прямую кишку. Начинается она пилорическим клапаном, аналогичным кардиальному клапану передней кишки. В этом месте в заднюю кишку впадают мальпигиевы сосуды, как бы отмечая место границы между средней и задней кишкой. Функция задней кишки состоит в реабсорбции воды и проталкивании фекальных масс к анальному отверстию для вывода наружу. Возвращение воды в организм чрезвычайно важно, особенно для насекомых, получающих воду только вместе с пищей.

Особой формой пищеварения у насекомых, как и у паукообразных, служит внекишечное пищеварение. Сущность его в том, что пищеварительные ферменты выводятся наружу для обработки источника пищи вне кишечника. Этот способ наблюдается у некоторых хищных насекомых, но также и у некоторых растительноядных форм. Например, хищные личинки божьих коровок, питающиеся тлей, вводят пищеварительные ферменты в тело своих жертв с помощью жвал, пронизанных специальными каналами. По тем же каналам всасывается содержимое жертвы, перешедшее в жидкую форму в результате гидролиза.

Кровеносная система насекомых, как и у других членистоногих, незамкнута. Кровь заполняет промежутки между органами, омывая их, и только часть ее заключена в спинной сосуд. Он представляет собой трубку, подвешенную в перикардиальном синусе на коротких тяжах к спинной стенке тела. Спинной сосуд подразделяется на задний отдел — мускулистое сердце, состоящее из нескольких камер, способных пульсировать, и передний отдел — аорту, имеющую вид простой трубки. Камеры сердца метамерны и отделены друг от друга клапанами, позволяющими заключенной в них жидкости двигаться только сзади — вперед. Каждая камера имеет пару отверстий — остий, также снабженных клапанами, позволяющими крови проникать извне в камеры. Задний отдел сердца замкнут. Непосредственно под сердцем находится серия метамерно расположенных треугольных мышц, называемых крыловидными. Они входят в состав верхней диафрагмы.

Кровообращение осуществляется в результате пульсации камер сердца и работы диафрагм (см. рис. 73 Б). Пульсация приводит к передвижению крови сзади — вперед. При расширении камеры — диастоле — кровь входит в камеру; при ее сокращении (систоле) возникает кровяное давление, закрывающее клапаны остий и открывающее клапаны между камерами, в результате чего кровь движется вперед. Она изливается через аорту в головную капсулу, омывает мозг, собирается в перинейральном синусе, а работа нижней диафрагмы заставляет ее двигаться спереди назад.

Кровь насекомых, или гемолимфа, состоит из жидкой плазмы и кровяных телец гемоцитов, очень разнообразных по форме. Кровь обычно имеет желтоватый или зеленоватый цвета. Важнейшая функция крови — трофическая. Не менее важна роль крови в гуморальной регуляции физиологических процессов, так как в крови содержатся гормоны, выделяемые специальными железами. Дыхательная функция крови у подавляющего большинства насекомых незначительна. У некоторых насекомых, а также у многих личинок, гемолимфа служит гидроскелетом, обусловливая тургор их тел. В некоторых случаях гемолимфа может выполнять и защитную функцию, как у нарывных жуков (Meloidae). При угрозе нападения кровь, содержащая ядовитое вещество кантаридин, выбрызгивается наружу и, попадая на покровы хищника, вызывает на них опухоли.

Дыхательная система насекомых характеризуется тем, что снабжение тканей кислородом происходит непосредственно. Она состоит из огромного количество сильно

разветвленных дыхательных трубок — трахей (см. рис. 73 А). Трахеи пронизывают все тело, открываясь наружу особыми отверстиями —дыхальцами или стигмами, которые располагаются по бокам сегментов. В принципе каждый сегмент несет по паре дыхалец. Но нормальным числом дыхалец считается 10 пар: две пары на груди и восемь — на брюшке. Самые мелкие дыхательные трубочки, образующие трахейные капилляры, называются трахеолами (рис. 73 В). У некоторых насекомых крупные трахейные стволы могут разрастаться, образуя воздушные мешки. Трахеи имеют эктодермальное происхождение. Они многократно ветвятся внутри тела, оплетают ткани и органы, заходят внутрь крыльев и проникают даже в отдельные клетки. Расположение трахей очень различно у разных насекомых, но у крылатых наблюдается образование крупных продольных стволов с перемычками между ними. Дыхание осуществляется как пассивно, благодаря диффузии кислорода внутрь тела и углекислого газа — наружу, так и активно, в результате дыхательных движений брюшка. Нагнетание воздуха происходит только в крупные стволы, в трахеолах возможна только диффузия. Некоторые очень мелкие насекомые не имеют трахейной системы и дышат всей поверхностью тела. У водных личинок насекомых имеются наружные жабры, которые пронизаны трахеями. Они называются трахейными жабрами.

Главными экскреторными органами насекомых служат мальпигиевы сосуды (рис. 73 А). Это трубочки, одним концом впадающие в просвет кишечника на границе между средней и задней кишкой, и слепые на свободном конце. Стенки сосудов выстланы изнутри однослойным эпителием и одеты снаружи базальной мембраной. Иногда в стенке имеются мускульные клетки, придающие подвижность сосудам. Количество мальпигиевых сосудов у разных насекомых варьируется от 2 до 200. Свободная часть сосудов плавает в гемолимфе, отсасывая из нее продукты азотистого обмена. Это в первую очередь мочевая кислота и ее соли ураты, а также различные неорганические ионы. Продукты экскреции поступают в заднюю кишку и выводятся наружу вместе с продуктами пищеварения. У некоторых насекомых мальпигиевы сосуды имеют также секреторные функции, служа, например, прядильными железами. Они в этом случае выделяют шелковую нить, как у шелкопрядов. Эта нить идет на образование кокона при окукливании.

Экскреторную функцию выполняют также лабиальные железы, имеющиеся у ряда низших насекомых. Это гомолог максиллярных желез некоторых других членистоногих. Об экскреторной функции жирового тела упоминалось выше. В дополнение к этому в теле насекомого встречаются группы клеток, называемых нефроцитами. Они способны поглощать из гемолимфы различные взвешенные в ней вещества. Особенно крупные группы таких клеток лежат в перикардиальном синусе вдоль аорты. Большое количество продуктов азотистого обмена веществ выводится из тела насекомого в процессе линьки, из-за чего этот процесс тоже может быть отнесен отчасти к процессам экскреции.

Для насекомых характерно наличие хорошо развитых систем эндо- и экзокринных желез. Эндокринными называются железы, лишенные выводных протоков, секрет которых поступает непосредственно в кровь. Экзокриные железы имеют выводные протоки и их секрет поступают во внешнюю среду, в просвет пищеварительного тракта, в другие полости или органы.

Эндокринные железы выделяют гормоны, играющие важнейшую роль в регуляции физиологических процессов в организме. К ним относится линька, личиночный рост, развитие и функционирование репродуктивной системы и др. У насекомых имеются следующие основные железы внутренней секреции.

Нейросекреторные клетки головного мозга, которые выделяют так называемый мозговой гормон, регулирующий процессы роста, линьки (активизирует переднегрудные железы — аналог Y-органа ракообразных).

Переднегрудные железы представляют собой пару желез, расположенных в брюшной части переднегруди по бокам переднегрудного ганглия и связаны с ним нервами. Они вырабатывают линочный гормон экдизон. Он вызывает линьку у личинок.

Прилежащие или добавочные тела располагаются позади головного мозга над передней кишкой. Они выделяют так называемый ювенильный гормон или неотенин. Он является ингибитором, то есть замедлителем, метаморфоза.

Кардиальные тела близко примыкают к прилежащим телам, располагаясь впереди них. Связаны нервами с мозгом и, вероятнее всего, аналогичны по функции синусной железе ракообразных. У тараканов они регулируют деятельность проторакальных желез.

Среди разнообразных и многочисленных экзокринных желез выделяются железы, участвующие в пищеварении (слюнные и средней кишки); железы, выделяющие различные вещества, используемые насекомыми в «строительстве» (например, восковые, лаковые, шелкоотделительные); железы, вырабатывающие защитные вещества. Среди них так называемые репелленты — отталкивающие или отпугивающие вещества, и яды пчел, ос, формальдегид муравьев.

Наконец, отдельно нужно упомянуть многочисленные привлекающие и сигнальные вещества — аттрактанты. Среди них особую роль играют так называемые экзогормоны или феромоны. Они воздействую на поведение и физиологию особей, подвергшихся их воздействию, аналогично гормонам и поэтому называются иногда экзогормонами. Особенно сильно развиты они у общественных насекомых. Действием феромонов объясняется не только поведение рабочих особей у пчел, термитов и муравьев, так как эти вещества служат для передачи химической информации, но и их формирование в определенном направлении из личиночных особей: в виде рабочей особи, самца и т. п.

Центральная нервная система насекомых имеет тот же план строения, что и у других членистоногих. Она метамерна и состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. В состав головного отдела входят крупный надглоточный узел, расположенный над кишечником, и менее развитый подглоточный узел. Они соединены между собой нервными стволами, которые проходят сбоку от кишечника, образуя окологлоточное кольцо. Головной мозг включает в себя три почти слившихся отдела, каждый — комплекс нервных ганглиев: прото-, дейто- и тритоцеребрума. Первый из них самый крупный и устроен сложнее остальных. В него входят несколько ганглиозных центров, самый крупный из которых так называемые стебельчатые или грибовидные тела. Их считают высшим ассоциативным и координирующим центром нервной системы насекомых. Сильнее всего протоцеребрум развит у насекомых со сложным поведением, например, у рабочих пчел и муравьев. Дейтоцеребрум — срединный отдел мозга — содержит преимущественно чувствительные клетки и иннервирует усики. Тритоцеребрум — задний отдел — иннервирует верхнюю губу и контролирует симпатическую нервную систему. Подглоточный узел образовался при слиянии ганглиев, иннервирующих ротовые придатки головы.

Брюшная нервная цепочка представляет собой серию парных ганглиев, связанных между собой продольными коннективами и поперечными коммиссурами. В результате образуется нервная система лестничного типа. Но это лишь исходная схема. У насекомых наблюдаются процессы интеграции брюшного мозга, слияния его задних ганглиев. В разных группах насекомых это происходит по-разному, но в целом более высоко развитые насекомые имеют меньшее количество ганглиев в брюшной цепочке. В конечном итоге брюшной мозг оказывается состоящим из двух-трех или даже из одного крупного нервного узла, как, например, у высших мух и пластинчатоусых жуков.

Основу органов чувств у насекомых составляют сенсиллы, которые состоят, как правило, из двух главных компонентов: покровной структуры и прилегающих к ней нервных чувствительных клеток. Существуют два главных типа сенсилл: погруженные и непогруженные. Первые возвышаются над уровнем кутикулы в виде волоска, щетинки, папиллы, конуса или другого образования. Вторые располагаются под кутикулой.

По всему телу разбросаны органы чувств, воспринимающие механические сигналы — механорецепторы. Это прежде всего осязательные или тактильные сенсиллы. К механорецепторам относят и хордотональные органы, которые считают также органами слуха, хотя вероятнее всего они просто воспринимают любое давление, вибрацию и т. п. Они располагаются на различных частях тела: на брюшке, усиках, крыльях и пр. Несмотря на их разнообразие, в состав органа обязательно входят сенсиллы, называемые сколопофорами. Они имеют нить, связанную с кутикулой. По ней передается вибрация покровов на стержневидный концевой отросток нервного окончания. Настоящими органами слуха считают тимпанальные органы у тех насекомых, которые способны издавать звуки, например, у кузнечиков или цикад, стрекот которых известен всем.

Анатомически тимпанальные органы представляют собой скопления сколопофоров, связанные с утонченными в виде барабанной перепонки участками кутикулы.

Очень многочисленны хеморецепторы, которые могут быть представлены как погруженными, так и непогруженными сенсиллами. Особенно много их на усиках, что позволяет насекомым воспринимать огромный диапазон запахов и вкуса различных веществ. Мощность хеморецепторов очень велика. Они способны улавливать запах веществ, концентрация которых в окружающей насекомое среде исчезающе мала.

Органы зрения у насекомых представлены парой сложных фасеточных глаз и тремя простыми глазками. Устройство фасеточных глаз описано достаточно подробно выше. Поскольку они не отличаются принципиально от сложных глаз прочих членистоногих, в данном разделе мы их описывать не будем.

Как правило, насекомые раздельнополы. У многих из них ярко выражен половой диморфизм, который проявляется в строении усиков, форме тела, в степени развития некоторых его придатков, например, «рогов» у жуков-оленей и жуков носорогов.

Половая система самца состоит из пары семенников, пары семяпроводов, непарного семяизвергательного канала, придаточных половых желез и мужского совокупительного органа — эдеагуса. Придаточные половые железы у ряда насекомых служат для образования сперматофора, который во время спаривания вводится в половые пути самки.

Репродуктивные органы самки состоят из пары яичников, пары яйцеводов, сливающихся в общий непарный яйцевод, придаточных половых желез, семяприемника и нередко яйцеклада. Яичники состоят из большего или меньшего, иногда огромного количества яйцевых трубок или овариол, внутри которых происходит развитие ооцитов. Число яйцевых трубок варьируется от 1–4 до 100 и более, а у термитов до 2400 пар. В последнем случае голова и грудь в несколько раз меньше сильно растянутого созревающими яйцами брюшка. В результате этого коричневые тергиты отдельных сегментов выглядят маленькими метамерно расположенными пластинками на белом фоне растянувшихся мембраноподобных участков между ними. Каждая трубка подразделяется на вершинную часть — гермарий, и основную часть — вителлярий. Они не соответствуют тому, что обозначают эти термины у плоских червей. В гермарии происходит образование и размножение оогоний — первичных половых клеток. Там они превращаются в ооциты и проходят период протоплазматического роста. Затем вместе с питающими фолликулярными клетками они поступают в вителлярий, где протекает вителлогенез, то есть процесс обеспечения ооцита желтком.

К гермариям прикреплены специальные тяжи-филаменты. Филаменты отдельных гермариев соединены между собой, образуя концевую часть яичника.

Яйца, откладываемые насекомыми, имеют довольно крупные размеры. Они относятся к типу центролецитальных яиц. Это яйца с очень большим количеством желтка, равномерно распределенным по цитоплазме, за исключением ее периферического слоя, лишенного включений желтка, и маленького островка цитоплазмы, где находится ядро. Яйцо покрыто хорионом — оболочкой, образовавшейся из выделений фолликулярного эпителия яичника. Хорион, как правило, имеет очень сложную микроскульптуру, которая настолько характерна, что может служить таксономическим признаком при определении вида. На поверхности хориона может быть микроскопическое отверстие — микропиле — для проникновения сперматозоида. Под хорионом находится собственно яйцевая оболочка или другие образования. У яйца есть передний и задний концы, которые соответствуют положению зародыша. В яичнике передний полюс яйца направлен к голове матери, соответственно располагаются спинная и брюшная стороны яйца. Форма яиц и их внешний вид очень разнообразны, так же как способы их откладки.

Эмбриональное развитие начинается с дробления ядра и передвижения дочерних ядер с небольшими участками цитоплазмы к периферии яйца. Здесь постепенно образуется сплошной слой клеток — бластодерма — в виде мешочка, в котором заключен желток. В дальнейшем бластодерма подразделяется на зародышевую и внезародышевую зоны. Клетки внезародышевой зоны не участвуют в образовании эмбриона, тогда как вторые делятся очень интенсивно, формируя зародышевую полоску. Но бластодерма тоже продолжает расти, в результате этого срединная часть зародышевой полоски впячивается, а бластодерма смыкается над ней. Одновременно происходит разделение клеток зародыша на эктодерму и мезодерму. Энтодерма образуется из оставшихся в яйце неиспользованных ядер дробления. Поэтому весь желток попадает в будущую среднюю кишку.

Впячивание зародышевой полоски внутрь желтка приводит к образованию двух оболочек вокруг зародыша: наружной — серозы и внутренней — амниона, а также полости, заполненной жидкостью (амниотической полости), в которую эмбрион оказывается погруженным. Этот процесс называется бластокинез. В результате его зародыш оказывается в своеобразном «скафандре». Это важная адаптация, которая позволила насекомым освоить сушу.

Большое количество желтка в яйце насекомых приводит к тому, что из него по завершении эмбрионального развития выходит активная молодь, которая, однако, претерпевает еще целый ряд превращений, необходимых для достижения половозрелости. У насекомых все формы таких превращений более или менее грубо можно свести к следующим двум. У тех насекомых, чья молодь обитает в той же среде, что и взрослые особи, и питается практически той же пищей, ювенильные особи (личинки) довольно сильно похожи на взрослых, хотя многие имагинальные признаки, то есть признаки взрослых животных, у них недоразвиты. Таких насекомых называют гемиметаболическими или насекомыми с неполным превращением. Их жизненный цикл состоит из трех главных фаз: яйца, личинки и имаго (взрослой стадии).

У тех насекомых, у которых ювенильные особи (личинки) обитают совершенно в другой среде, нежели взрослые, и питаются другой пищей, они очень сильно от них отличаются морфологически и анатомически. Поэтому личинки вынуждены претерпевать настолько сильную перестройку внешних и внутренних органов во время перехода к взрослой стадии, что это требует некоего, иногда довольно длинного периода покоя. Поэтому у таких насекомых, называемых голометаболическими, или насекомых с полным превращением, имеется четыре фазы жизненного цикла: яйцо, личинка, куколка и имаго. У этих насекомых личинки лишены фасеточных глаз, ви-

димых зачатков крыльев, а их ротовые органы устроены совершенно по-иному, нежели у взрослых. Органы личиночной стадии этих насекомых, не свойственные взрослым особям, называются провизорными.

Особое место занимают личинки стрекоз, поденок и веснянок. Они имагообразны, с фасеточными глазами, но имеют провизорные органы (жабры и пр.), поскольку живут в воде. Таких личинок зовут наядами.

После вылупления из яйца личинка голометаболического насекомого некоторое время может не питаться, так как продолжает потреблять остатки эмбрионального желтка. После его исчезновения и выделения экскрементов личинка начинает активно питаться и расти. Как и у всех членистоногих, рост сопровождается линьками. У разных насекомых количество линек у личинки различно. Оно варьируется от трех (мухи) или четырех-пяти (многие бабочки) до 25 у поденок. После каждой линьки личинка вступает в следующую стадию или возраст. Соответственно числу линек находится число возрастов у личинок.

Увеличение массы тела после каждой линьки иногда подчиняется простой математической закономерности: геометрической прогрессии со знаменателем 2. Например, после пятой линьки масса личинки возрастет в 2^4, то есть в 16 раз. Но у некоторых насекомых эта закономерность не соблюдается. Например, у тутового шелкопряда за пять возрастов развития личинки ее масса возрастает в 10 000 раз!

Различают три типа личинок голометаболических насекомых. Камподеовидные — подвижные, обычно темноокрашенные личинки с плотными покровами и тремя парами грудных ног, хорошо обособленной прогнатической головой, часто со щетинками на заднем конце тела: жуки жужелицы, плавунцы, некоторые ручейники. Червеобразные — малоподвижные, часто светлоокрашенные личинки, лишенные грудных и брюшных ног: двукрылые, многие перепончатокрылые — наездники, пчелы, осы, муравьи; некоторые имеют только три пары недоразвитых грудных ног — многие жуки. Гусеницеобразные или эруковидные — умеренно подвижные личинки с тремя парами коротких грудных ног и 2–8 парами брюшных ног (личинки скорпионовых мух, бабочек, ложногусеницы прядильщиков).

У голометоболических насекомых личинка после периода интенсивного питания и роста переходит в фазу куколки. Ее характерная особенность — неспособность питаться. У большинства насекомых куколка пребывает в неподвижном состоянии. В это время она живет за счет накопленных питательных веществ, а внутри куколки происходят процессы внутренней перестройки личиночного организма в организм взрослой особи. Внешне куколка не похожа на имаго, хотя и имеет некоторые черты внешнего строения взрослой особи — зачатки головы, усиков, фасеточных глаз, конечностей. Часто перед окукливанием личинка окружает себя коконом. Обычно он состоит из шелка, но в его состав могут входить пищевые остатки или выделения мальпигиевых сосудов. В процессе перестройки организма куколка проходит два этапа: гистолиза и гистогенеза. На первом этапе происходит уничтожение личиночных органов. В этом принимают активное участие гемоциты, которые фагоцитируют распадающиеся ткани и клетки. Гистолиз не затрагивает только нервную и репродуктивную системы. В результате гистолиза образуется недифференцированный клеточный материал, который и служит источником для построения органов взрослого животного. Огромное значение в процессе гистогенеза играют так называемые имагинальные диски — группы гиподермальных клеток. Они закладываются еще в процессе личиночной жизни и служат как бы затравкой для возникновения имагинальных тканей и органов.

После завершения этого процесса оболочка куколки разрывается и взрослое животное вылупляется. Во взрослом состоянии он уже не линяет и не растет до самого конца жизни.

ТАКСОНОМИЯ

Современная макросистематика насекомых по своей структуре не только отличается от системы насекомых, принятой еще 30 лет назад (например, в учебнике по энтомологии Г. Я. Бей-Биенко), но и от таковой прочих членистоногих и беспозвоночных вообще. Это относится, например, к количеству отрядов, увеличившемуся на два. Но, главное, общепринятый таксономический статус в современной системе насекомых присваивается лишь таксонам от отряда и ниже. Таксоны между классом и отрядами не обозначены (надотряды, подклассы и тому подобное других беспозвоночных). Новая система еще как бы не устоялась. Разные авторы (например, Клюге, 2000, и авторы тома Insecta в немецком руководстве по специальной зоологии, вышедшем в 2003 г.) принимают несколько отличающиеся друг от друга системы. Мы в данном учебнике используем систему, изложенную в немецком руководстве.

Класс Insecta объединяет 36 отрядов. В рамках учебника невозможно даже вкратце описать каждый из них, поэтому, приведя список таксонов, мы будем останавливаться лишь на некоторых из них.

СИСТЕМАТИКА КЛАССА INSECTA

Ellipura
- 1. Отряд Protura
- 2. Отряд Collembola

Cercophora
- 3. Отряд Diplura

Ectognatha
- 4. Отряд Archaeognatha

Dicondylia
- 5. Отряд Zygentoma

Pterygota

Archypterigota
- 6. Отряд Ephemeroptera

Metapterygota
- 7. Отряд Odonata

Neoptera

Polyneoptera
- 8. Отряд Plecoptera

Pliconeoptera
- 9. Отряд Notoptera
- 10. Отряд Mantophasmatodea
- 11. Отряд Embioptera
- 12. Отряд Dermaptera

Dictyoptera
- 13. Отряд Mantodea
- 14. Отряд Blattoptera
- 15. Отряд Isoptera

Ortrhopterida
- 16. Отряд Phasmatodea
- 17. Отряд Saltatoria

Eumetabola

Paraneoptera
- 18. Отряд Zoraptera

Acercaria

Micracercaria

19. Отряд Psocoptera
20. Отряд Phthiraptera
21. Отряд Thysanoptera

Hemiptera
22. Отряд Auchenorrhyncha
23. Отряд Sternorrhyncha
24. Отряд Heteroptera
25. Отряд Coleorrhyncha

Holometabola
Coleopterida
26. Отряд Coleoptera
27. Отряд Strepsiptera

Neuropterida
28. Отряд Raphidioptera
29. Отряд Megaloptera
30. Отряд Neuroptera

Hymenopterida
31. Отряд Hymenoptera

Mecopterida
Amphiesmenoptera
32. Отряд Trichoptera
33. Отряд Lepidoptera

Anrliophora
34. Отряд Siphonaptera
35. Отряд Mecoptera
36. Отряд Diptera

КРАТКИЙ ОБЗОР ОТРЯДОВ НАСЕКОМЫХ

В состав Elliplura входят два относительно не больших отряда (Protura и Collembola), объединяющих около 8000 видов. Это очень мелкие, первично бескрылые насекомые. Их челюстные придатки лежат в специальных карманах (энтогнатные насекомые). Глаза редуцированы. На брюшке имеются рудименты членистых конечностей. Самые древние ископаемые коллемболы известны с Девона (400 млн лет). Отряд Collembola более богат видами (7300) и шире известен (рис. 74). Колемболы имеют длину преимущественно 1–2 мм, максимально — 9 мм (*Tetrodontophora bielanensis*, «рисовый коллембола»). На трех сегментах шестичленистого абдомена коллембол имеются дериваты брюшных конечностей, превращенных в специальные органы: вентральную трубку, ретинакулюм и очень характерную для коллембол прыгательную вилку.

Коллемболы очень разнообразны, но в зависимости от биотопа обитания они образуют несколько характерных жизненных форм. Относительно крупные, хорошо пигментированные, сильно опушенные или покрытые чешуйками виды с длинными конечностями живут в разных биотопах, разбросанных от поверхности грунта до вершин деревьев. Компактные, сильно пигментированные виды с мощными длинными конечностями обитают в неровностях поверхности грунта. Мелкие, бледно окрашенные и слепые формы с почти червеобразным телом, короткими антеннами и ножками, а также с редуцированной прыгательной вилкой обитают в мелких пустотах почвы. Многочисленны среди коллембол пещерные обитатели. Питаются бактериями, пленками водорослей и гифами грибов, то есть они преимущественно микрофитофаги. Но могут также употреблять в пищу опавшую листву, мертвые растения, фекалии, пыльцу и цветочный нектар, а также доступные для них пищевые объекты животного происхождения (яйца, других коллембол, коловраток, тардиград). Настоящие хищ-

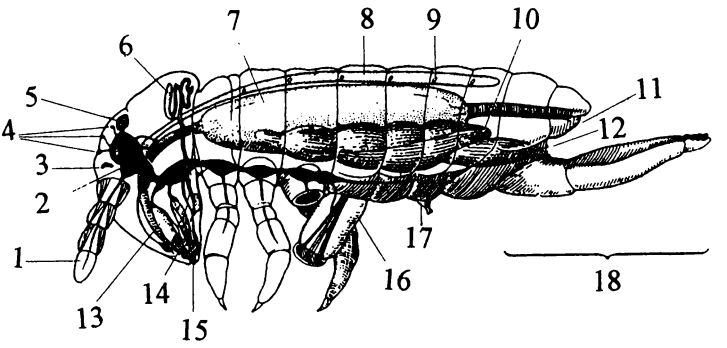


Рис. 74. Отряд Collembola. Морфология и анатомия (Gruner, 1993):
1 – антенна; *2* – центральная нервная система; *3* – постантеннальный орган; *4* – глазок (оцеллюс); *5* – оматидии; *6* – губная почка; *7* – средняя кишка; *8* – спинной сосуд; *9* – остии; *10* – гонада; *11* – анальное отверстие; *12* – половое отверстие; *13* – мандибула; *14* – максилла; *15* – околоротовой конус; *16* – вентральная трубка; *17* – ретинакулюм; *18* – прыгательная вилка

ники среди коллембол очень редки. Экологический успех достигается коллемболами, в частности, благодаря их способности к длительным голодовкам.

Коллемболы могут быть очень многочисленными. Плотность их поселений может достигать на песчаном грунте или на пашне 10 000 экз. на кв. м., а в лесах умеренной зоны — 50–100 тысяч экз. на кв. м. Благодаря этому коллемболы оказывают заметное влияние на состав органики в грунте. Могут они служить и индикатором загрязнения почв пестицидами. Некоторые крупные виды могут оказаться вредителями, усиленно поедая не только пыльцу, но и молодую листву культурных растений.

К Cercophora относится единственный отряд Diplura (рис. 75). Это маленькая для насекомых группа (около 850 видов). Преобладающие размеры насекомых 4–12 мм, самый крупный вид *Atlasjapyx atlas* достигает длины 58 мм. В группу входят эндогнатные, первичнобескрылые насекомые с членистыми антеннами и 10-членистым абдоменом. Все современные представители группы слепые, с вытянутым гомономно расчлененным телом. Это хищные или всеядные обитатели неровностей и щелей в грунте.

К первичнобескрылым насекомым со свободно лежащими челюстными придатками относятся еще представители Ectognatha с отрядом Archaeognatha (450 видов с длиной тела 10–23 мм) и Dicondylia с отрядом Zygentoma (425 видов с длиной тела 1,4–20 мм, а вместе с придатками до 76 мм). Это космополиты, обитатели укромных мест. Представители второго отряда известны тем, что питаются различными изделиями человеческих рук, иногда столь малопривлекательными, как пергамент. Это создало для некоторых видов репутацию довольно серьезных вредителей.

Все прочие насекомые относятся к Pterygota, то есть летающим насекомым. К древнекрылым или Archipterigota относится отряд Ephemeroptera, всем широко известные поденки (рис. 76). В отряд входит около 2500 видов. Размеры тела варьируются от 2–3 до 50 мм (мадагаскарский представитель рода *Proboscidaplocia*). Преобладающие размеры около 10 мм. Для них характерны бескрылые личинки, живущие в воде. Взрослые ведут наземный или воздушный образ жизни, их ротовые придатки редуцированы и непригодны к захвату и переработке пищи, поэтому во взрослом состоянии эти насекомые не питаются. Имеют чаще всего две пары крыльев с группами типичных жилок. На передних крыльях имеется костальная перемычка. Задние крылья всегда маленькие, нередко полностью редуцированы. Сочленение крыльев с телом таково, что (как и некоторые стрекозы) поденки не могут их сложить

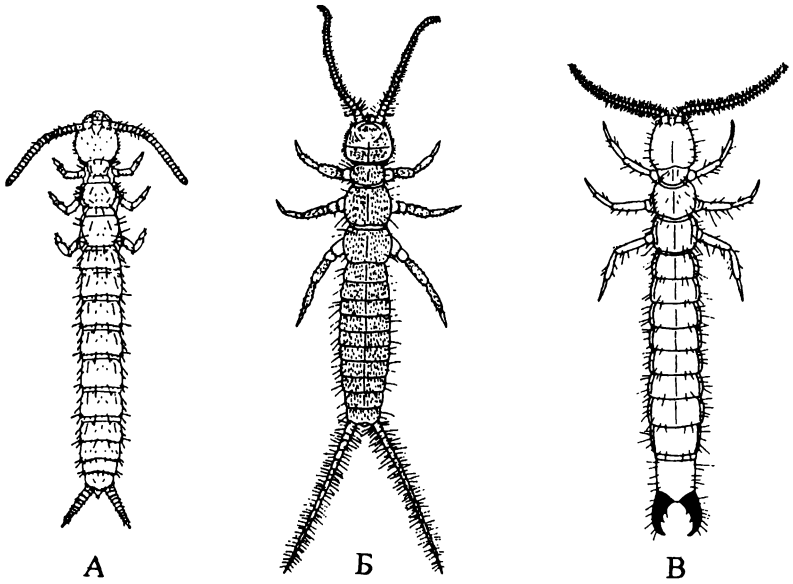


Рис. 75. Представители отряда Diplura (Gruner, 1993):
А — *Anajapyx vesiculosus*; Б — *Campodea staphylinus*; В — *Japyx* sp.

вдоль спинной стороны. На заднем конце тела есть две пары церок, у некоторых семейств имеется также непарная терминальная нить.

Большая часть жизненного цикла поденок приходится на личиночный период и протекает в воде. Известны пять основных жизненных форм: зарывающиеся, обитающие в разных типах речного дна, — от мелко гравийного до илистого, реже вдоль берегов. Встречаются виды, сверлящие затонувшие древесные стволы, обитающие под или между камнями. Свободноплавающие могут быть привязаны к тонким пограничным слоям водотоков, лишенных течения. Некоторые виды могут жить в растительном материале на дне или в опавших листьях. Аберрантные формы обнаружены в подвижных песках, переносимых с места на место во время шторма. Они удерживаются на грунте благодаря предельно удлиненным конечностям или подушкам толстых микротрихий на лапках.

У поденок короткий период размножения, приуроченный к взрослой стадии жизненного цикла. Он характеризуется одновременным вылетом взрослых особей, образованием плотных стай, в которых представители обоих полов совершают парные полеты. Самцы образуют более плотные стаи, которые благодаря ритмическим движениям вверх и вниз образуют характерный для поденок «танец».

Лишь небольшое количество тропических видов, сверлящих дерево, имеют непосредственное хозяйственное значение. Некоторые виды (в США) во время своего массового вылета создают такие плотные концентрации, что способны прервать транспортное сообщение.

Существенную роль поденки играют в качестве компонентов донных сообществ пресноводных водоемов, будучи вторичными продуцентами органического вещества. В некоторых странах (США, Англия, Северная и Центральная Европа) некоторые виды поденок используются в виде наживки при спортивном лове форели (например, образующие стаи очень большой плотности *Ephemera* spp., «майские летуны»). В состав отряда входит восемь надсемейств с 31 семейством.

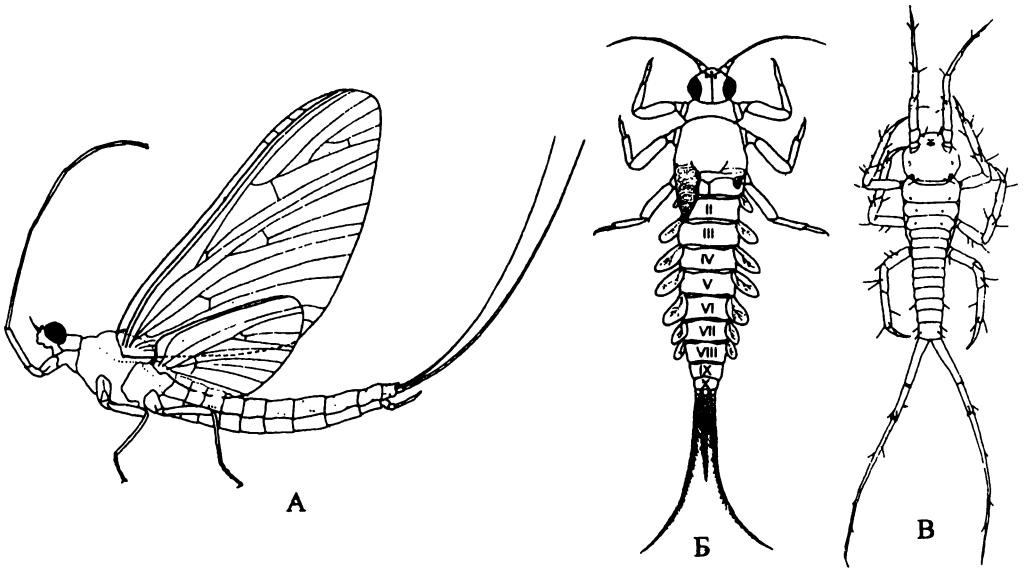


Рис. 76. Отряд Ephemeroptera — поденки (Gruner, 1993):
А — взрослый самец *Rhithrogena* sp.; Б — личиночная стадия *Baetis* sp.; В — то же, *Cloeon* sp.

В следующую группу Metapterygota, также относимую к древнекрылым насекомым, входит один отряд — Odonata или всем известные стрекозы (рис. 77). Отряд насчитывает 5600 современных и около 600 ископаемых видов. Самый крупный из современных видов *Megalopterus caerulatus* достигает 150 мм. Размах крыльев до 200 мм. Крупнейшие из ископаемых стрекоз *Meganeuropsis permiana* и *M. americana* имели длину 370 мм и размах крыльев до 750 мм. Преобладающая длина современных стрекоз варьируется в пределах 30–90 мм. Самые мелкие виды из родов *Agriocnemis* и *Ischnura* имеют длину тела 15–16 мм и размах крыльев около 20 мм.

Стрекоз можно отнести к самым хищным из крылатых насекомых. Это насекомые с четырьмя крупными, более или менее одинаковыми, не складывающимися вдоль спины крыльями, имеющими характерное сетчатое жилкование. На переднедистальном краю крыльев имеется так называемая птеростигма. Она утяжеляет переднюю кромку крыла, предупреждая возникновение так называемого флаттера — вибрации крыла при больших скоростях полета. Сегменты груди развиты неодинаково. Главные продольные жилки крыльев базально расширяются в две летательные пластинки, которые непосредственно сочленены с тергитами. В покое крылья располагаются горизонтально под прямым углом к телу.

Первый сегмент груди, проторакс, маленький и подвижно соединен с значительно более крупным птероторакс, состоящим из мезо- и метаторакса. Места прикрепления ног располагаются в передней части каждого из грудных сегментов. Это происходит благодаря тому, что плевральные склериты птероторакса скошены так, что их нижние края располагаются впереди верхних. Конечности вооружены большим количеством зубчиков. Во время полета могут соединяться таким образом, что образуют ловчий аппарат. Абдомен примерно цилиндрической формы, тонкий или утолщенный, сигарообразный. У самцов на абдомене вентрально на стернитах второго и третьего сегментах располагаются вторичные копуляторные органы. Церки одночленистые. Ротовые придатки заостренные, сильно развиты. Взрослые особи не линяют.

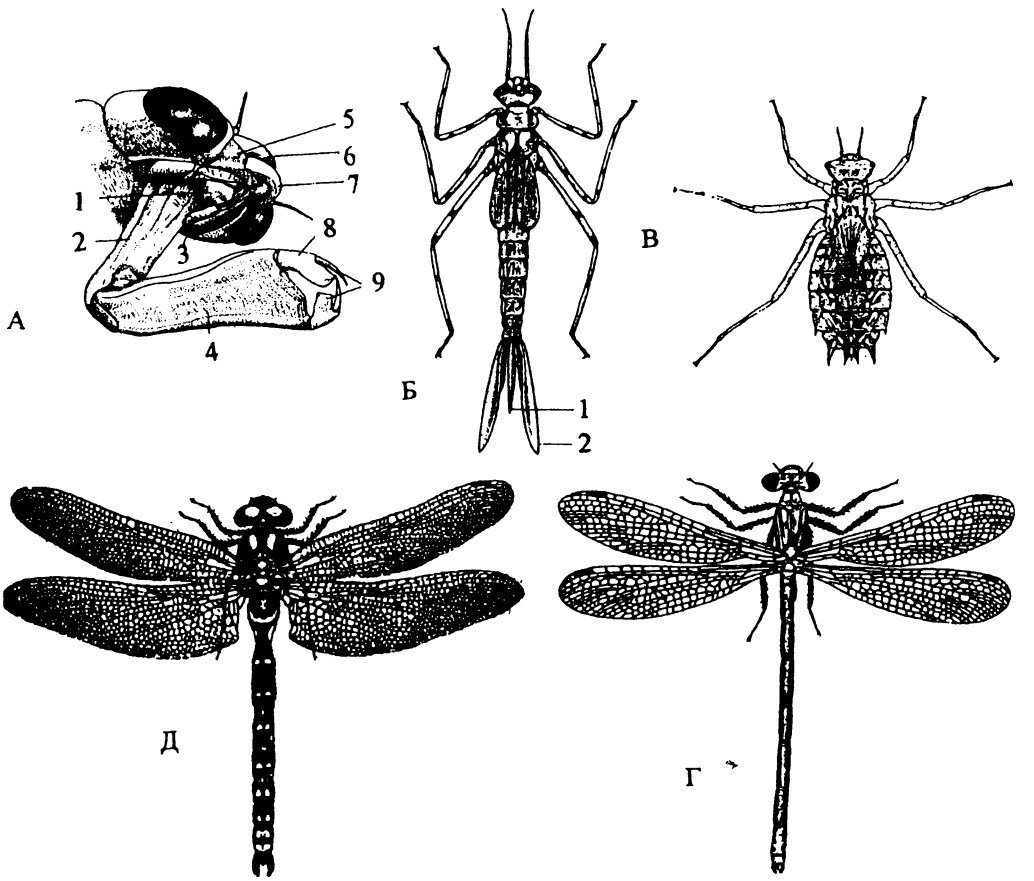


Рис. 77. Отряд Odonata — стрекозы (Gruner, 1993):
А — голова личинки стрекозы с гипертрофированной нижней губой: *1* — гипофаринкс; *2* — постментум; *3* — максилла; *4* — прементум; *5* — мандибула; *6* — наличник (клипеус); *7* — губа (лабрус); *8* — боковые лопасти; *9* — хватательные крючья; Б — личинка *Calopteryx splendens*; В — то же, *Epitheca bimaculata*; Г — самец *Lestes sponsa*; Д — то же, *Aeshna cyanea*

В Европе стрекозы летают с апреля до начала сентября. Некоторые виды активны лишь в течение одного месяца, другие во взрослом состоянии живут до четырех с половиной месяцев. В тропиках многие виды активны круглогодично. Большинство стрекоз тесно связаны с водоемами, но взрослые особи ряда видов могут относительно далеко удаляться от них, летая, например, над лесными дорогами. В прииртышских степях Казахстана в августе численность крупных стрекоз может быть так велика, что на протяжении десятков километров их огромные скопления буквально заполняют воздух. При езде в открытом грузовике через некоторое время обнаруживаешь, что все дно кузова покрыто слоем разбившихся о грузовик стрекоз.

Взрослые стрекозы хищники, питающиеся исключительно живыми насекомыми. Со своей стороны они становятся жертвами мелких хищных птиц, таких как пустельги, мелкие сокола.

Личинки живут в воде, очень редко амфибионтны (то есть могут жить и в воде, и на суше), еще реже — наземные. Они имеют сложные фасеточные глаза, гипертрофированную нижнюю губу, служащую ловчим аппаратом. Она складывается вдвое, при-

крывая голову спереди и снизу и образуя так называемую маску (строение губы см. рис. 77 А). Дышат трахейными жабрами, образованными специальными разрастаниями задней кишки в виде трех листовидных придатков на нижней стороне заднего конца тела парного парапрокта и непарного эпипрокта (рис. 77 Б). Для стрекоз характерна так называемая архиметаболия: зачатки крыльев увеличиваются во время каждой личиночной линьки, но наибольшее развитие они претерпевают в процессе подготовки последней, имагинальной линьки, приводящей к формированию взрослой особи.

Личинки стрекоз — хищники, питающиеся планктонными ракообразными, остракодами, олигохетами, другими водными насекомыми, не пренебрегают каннибализмом.

Современные стрекозы подразделяются на два подотряда: Zygoptera (мелкие стрекозы) с 23 семействами и Epiproctophora с 29 семействами.

К Neoptera относится подавляющее большинство насекомых. Их крылья с помощью специальной мускулатуры могут поворачиваться и более или менее горизонтально ложиться на заднюю часть тела. Прежде всего это достигается тем, что основные жилки крыла подвижно сочленены с мелкими склеритными пластинками тергита (тремя аксиляриями и двумя медианными площадками), благодаря которым происходит управление тонкими движениями крыла. В дополнение к этому поверхность крыла для того чтобы оно могло быть свернуто в процессе его поворота, подразделяется на несколько полей, разделяемых между собой участками, по которым проходит складывание крыла. Первое поле, называемое ремигиум, ограничено сзади кубитальной жилкой. Позади нее образуется анальная складка. Среднее поле, ваннум, несет четыре анальные жилки и позади ограничено югальной складкой. Она отделяет маленький участок у основания задней кромки крыла, где проходят югальные жилки. Благодаря такой конструкции, крыло может складываться в несколько раз.

К низшим Neoptera или Paurometabola относятся 10 отрядов (с восьмого по 17-й). В них входят 36 800 видов. Для всех отрядов, относимых к этой группе, характерны чаще всего колюще-жевательные ротовые придатки так называемого «ортоптероидного» типа. По степени развития доминируют задние крылья, для которых характерен расширенный ваннус (анальное поле), который может подворачиваться под переднее крыло. Передние крылья недоразвиты, представляя собой кожистую утолщенную покрышку.

Два отряда Notoptera (Grylloblattoidea и Embioptera) представлены малым количеством видов (26 видов в первом отряде и около 250 видов — во втором). Первый отряд на территории бывшего Советского Союза представлен единственным видом (в Приморье), а второй — двумя (западный Кавказ и южный Крым, а также юг Средней Азии). В России не известны.

Еще один отряд — Mantophasmatodea — выделен только в 2002 году. До сих пор известны два современных вида, каждый представлен лишь единственным экземпляром разных полов: самцом 17,5 мм и самкой 22,5 мм. Один вид известен из Танзании, второй — из Намибии. Оба экземпляра были найдены в музейных коллекциях. Естественные условия обитания неизвестны.

Остальные отряды представлены значительно большим числом видов и более популярны по тем или иным причинам.

В отряд Plecoptera (веснянки) входят около 2200 видов (рис. 78). Размер тела варьируется от 3,5–4 до 400 мм, но подавляющее большинство видов имеют длину 8–20 мм. Размах крыльев до 112 мм. У представителей этой группы отсутствуют яркие, выделяющиеся диагностические признаки или черты строения тела. Это мягкотелые, нежные насекомые со свободноподвижными тораксом и абдоменом, а также с многочленистыми церками. Передние крылья длинные и тонкие, а задние имеют большое, в покое многократно сложенное анальное поле.

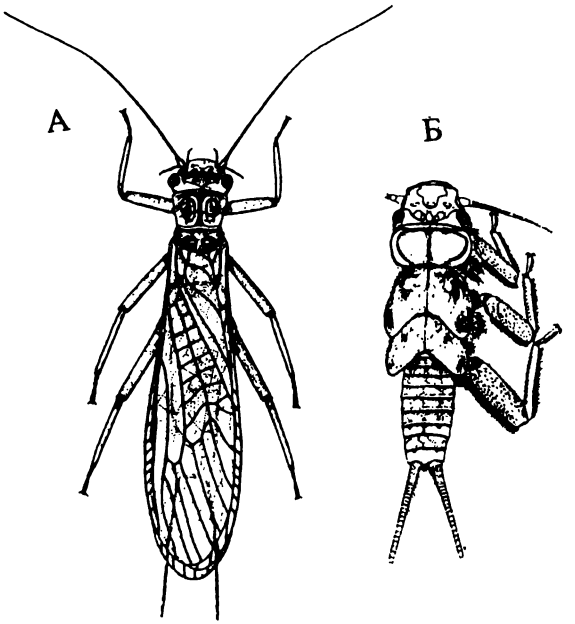


Рис. 78. Отряд Plecoptera — веснянки (Gruner, 1993):
А — самец *Perla marginata*; Б — личинка *Perla burmeisteriana*

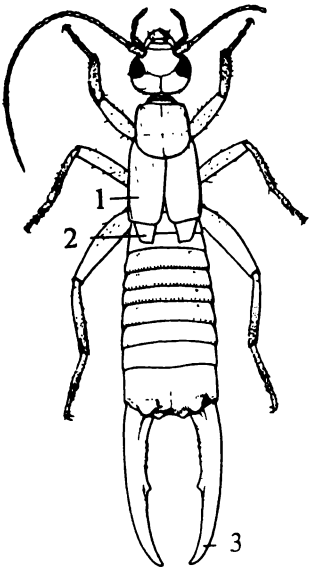


Рис. 79. Отряд Dermaptera — уховертки (Gruner, 1993). Взрослый самец *Labidura riparia*:
1 — передние крылья; *2* — задние крылья; *3* — церка

Личиночные формы (наяды) обитают в различных биотопах водоемов, но преимущественно в проточных хорошо аэрированы водах. Держатся обычно на дне, под камнями. Развитие личинок продолжается 1–3 года. За это время личинки претерпевают 20–30 линек. Многие дышат трахейными жабрами, у части форм дыхание осуществляется через поверхность тела. По способам питания варьируются от хищников до детритофагов. Взрослые особи — неважные летуны и поэтому держатся вблизи от берегов тех водоемов, где обитают их личинки. Летают днем, некоторые прячутся под камнями или на растительности. Как личинки, так и взрослые служат пищей для рыб и используются в качестве наживки при рыбной ловле.

В отряд Dermaptera входят широко известные двухвостки или уховертки, которых так панически боятся дети, наслышавшиеся рассказов о том, как они забираются в уши к людям (рис. 79). Это относительно большая группа, насчитывающая около 2000 видов. Самый крупный вид, *Labidura herculeana,* имеет длину около 85 мм, а самый мелкий (*Eugerax poecilium*) — 3 мм. Преобладающая длина тела 10–15 мм.

Уховертки имеют вытянутое, относительно тонкое тело. Голова прогнатическая. Проторакс свободно подвижен, а мезо- и метаторакс тесно связаны между собой. Первая пара крыльев недоразвита, в виде кожистых надкрылий. Задняя пара крыльев сложена настолько сильно, что лишь слегка выглядывают из под первой. Абдомен у самок состоит из восьми, а у самцов и личинок — из 10 сегментов. Для уховерток характерны мощные одночленистые церки в виде сильно хитинизированных щипцов.

Уховертки — преимущественно тропические насекомые. Среди них есть как хищные, так и растительноядные виды, а также сапрофаги, то есть виды, поедающие органические остатки. В Палеарктике известно не более 100, а в Европе — 20 видов. На территории бывшего Советского Союза известно 26 видов уховерток. Наиболее распространены и общеизвестны *Forficula auricularis* и *F. tomis.* Первый вид европейцы

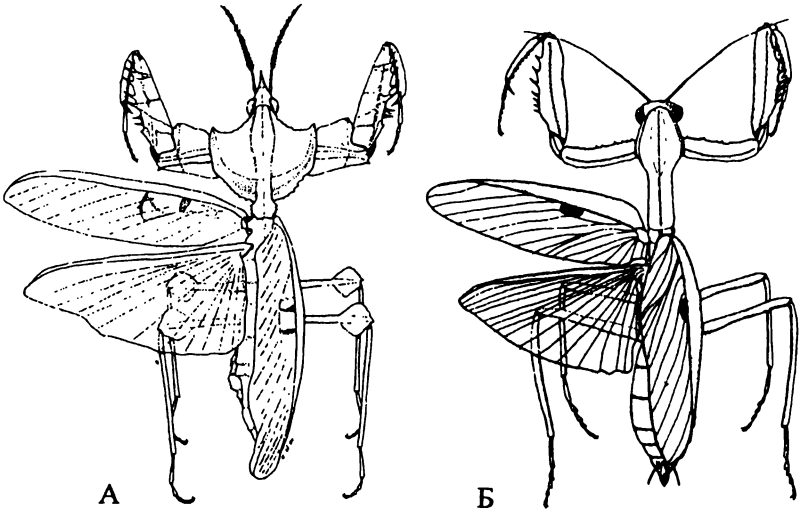


Рис. 80. Отряд Mantodea, богомолы (из Gruner, 1993):
А — самка *Idolomantis diaboloca*; Б — самка *Sphodromantis viridis*

завезли в Северную Америку, Новую Зеландию, где ее считают вредителем растений. Она может пробираться в ульи и наносить вред пчелиным семьям. С другой стороны уховертки — санитары пляжей Черноморья. Они фактически очищают пляж от всех объедков, оставляемых отдыхающими. Это предотвращает их загнивание, а также захоронение органики в песке, что приводит к загрязнению мест отдыха, превращению их в рассадник заразы.

Три следующих отряда (Mantoidea, Blattoptera, Isoptera) объединены в группу Dyctioptera. Представители всех трех отрядов широко известны по тем или иным причинам.

В отряде Mantodea (так называемые богомолы, хотя эта жизненная форма, характеризующаяся хищным образом жизни и гипертрофированной первой парой ног встречается и в других отрядах насекомых), 2300 видов, объединенных в 434 рода (рис. 80). Это относительно крупные насекомые, длина тела которых у большинства видов составляет 25–70 мм. Самый крупный вид, *Ischnomantis gigas*, достигает длины 145 мм, а самки — 170 мм; самые мелкие виды — 10–12 мм.

Наиболее характерным признаком, отличающим представителей этого отряда, служит первая пара конечностей, превратившаяся в ловчие ноги. Два дистальных членика этих конечностей образуют нечто вроде складного ножа с пильчатыми внутренними краями. Голова очень подвижна относительно груди, ортогнатическая. Челюстной аппарат жевательный. Имеются многочленистые сяжки (антенны) и три глазка. Тергит проторакса (пронотум) очень длинный. Первая пара крыльев у ряда видов утолщена, жесткая. Задняя пара крыльев с обширным, складчатым анальным полем (ваннусом), но крылья могут быть заметно редуцированы. Яйца откладываются в пакеты с общей оболочкой (оотека).

Богомолы — хищники-засадчики, нападающие практически на любую жертву, оказавшуюся в пределах их досягаемости, по размерам сравнимую с нападающим насекомым. Диапазон жертв очень широк: от насекомых, в том числе собственного вида, до мелких позвоночных животных: лягушек, ящериц, змей, птиц и землероек. Лишь отдельные виды демонстрируют пищевую специализацию. Для всех богомолов характерно наличие маскировочной окраски, позволяющей им подкарауливать

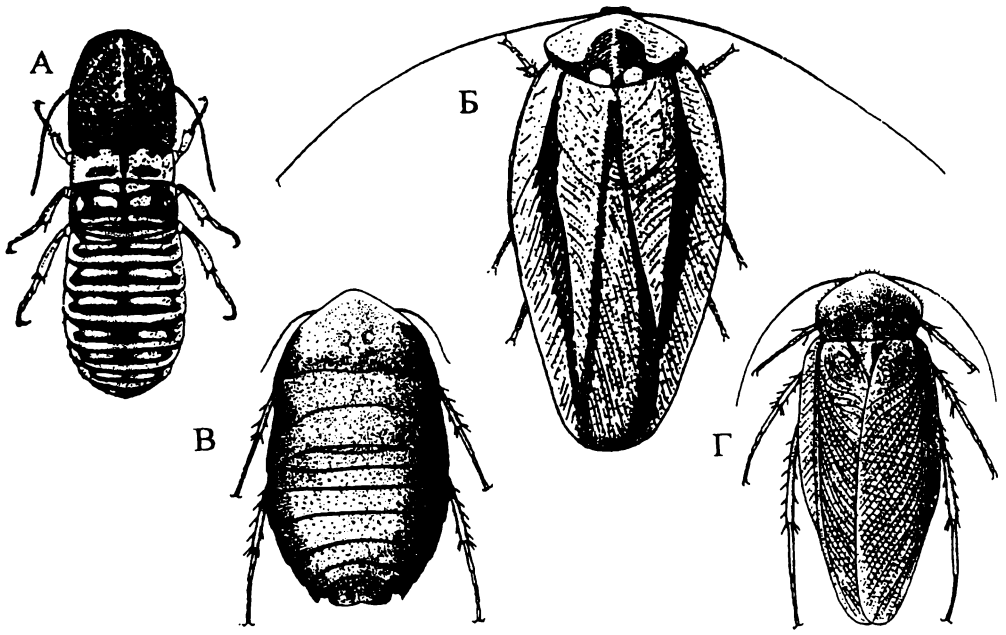


Рис. 81. Отряд Blattoptera, тараканы (Gruner, 1993):
А — бескрылый *Compsagis lesnei* (9,5 мм, живет внутри деревьев); Б — Paratropus sphalerata, 25 мм; В — *Polyphaga aegyptiaca*, бескрылая самка; Г — то же, крылатый самец

добычу, оставаясь для нее незаметными. Повадки богомолов прекрасно описаны Дж. Дареллом в его книге «Моя семья и другие звери».

Подавляющее большинство видов обитают в тропиках и субтропиках. На территории бывшего СССР известно около 20 видов. Наиболее обычен *Mantis religiosa*. Он часто встречается на южном побережье Крыма.

Отряд Blattoptera — тараканы — содержит около 4000 известных ныне видов (рис. 81). Длины самого крупного из них, *Megaloblatta longipennis*, от головы до кончиков сложенных вдоль спины крыльев равна 100 мм. Длина самых мелких видов около 2,5–3 мм. Преобладающая длина 10–50 мм.

Челюстные придатки тараканов направлены вниз, то есть они относятся к гипогнатическим насекомым. Ротовой аппарат грызущего типа. Передние крылья большие, сильно хитинизированы, образуют своеобразные надкрылья для второй пары крыльев. У ряда форм надкрылья и крылья заметно укорочены или отсутствуют полностью. Задние крылья раскрываются веерообразно, с обширным ваннусом (анальным полем). Имеются членистые или вторично нечленистые церки. У самцов на 10 стерните имеются грифельки. Копулятивный аппарат самца асимметричный. Яйца откладываются в пакеты с общей оболочкой (оотеку). Самка многих видов в течение долгого времени носит ее с собой, у отдельных видов вплоть до вылупления молоди. У одних видов существует живорождение, а у других — партеногенез.

Тараканы преимущественно теплолюбивые животные. Лишь очень небольшое количество видов встречаются в умеренном климате. В Северной Европе обитает единственный вид (*Ectobius lapponicus*), доходящий в своем распространении до Нордкапа. В Средней Европе известны 10, а в Южной — уже около 100 видов. Большинство тараканов ведут одиночный образ жизни, контактируя только с половым партнером в период размножения. Но есть виды, образующие иногда значительные агрегации.

Скопления тараканов могут образовываться в месте обнаружения ими обильного источника пищи. В естественных условиях тараканы могут скапливаться в некоторых убежищах или гнездах общественных насекомых. Образуют скопления тараканы в человеческих жилищах, где они находят изобилие пищи. Отмечено, что среди синантропных тараканов представлены только те виды, что образуют агрегации и в естественных условиях обитания. В настоящее время известно вещество, выделяемое тараканами, которое называют феромоном агрегации.

Тараканы питаются преимущественно органикой растительного происхождения, хотя при содержании их в искусственных условиях не брезгуют каннибализмом. В этом случае прежде всего поедают линяющих животных. В кишечнике тараканов из рода *Cryptocercus*, лишенных ферментов целлюлаз, разлагающих целлюлозу — основной компонент пищи тараканов, обитают симбиотические жгутиконосцы из Polymastigida, облегчающие им переваривание пищи. У многих тараканов в клетках жирового тела присутствуют симбиотические бактерии, без которых тараканы не могут усваивать пищу. Лишение их бактерий приводит к серьезным нарушениям развития насекомого. Симбионты поставляют хозяевам витамины группы В и многие аминокислоты, которые тараканы не могут синтезировать сами. Главнейшими врагами тараканов, особенно в тропиках, являются пауки и муравьи. Ночные миграции тропических тараканов вверх по стеблям высоких растений связаны с активностью этих хищников. Среди позвоночных тараканами питаются различные ящерицы, но, прежде всего, птицы, которые разыскивают насекомых в палой листве.

Благодаря тому что тараканы способны достигать высокой численности, они играют очень важную роль в сообществах как сапрофаги, то есть потребители гниющих остатков, в первую очередь растительного происхождения. Особое значение приобретают синантропные тараканы, поселяющиеся в человеческих жилищах. Они обитают рядом с человеком как неистребимые сожители и сотрапезники. Плоская форма тела, позволяющая обитать в самых узких щелях, ночной образ жизни, позволяющий минимизировать возможность контакта между тараканами и людьми, оотека (яйцевой пакет), гарантированно защищающая подрастающее потомство от воздействия ядовитых веществ, способность к длительному воздержанию от воды и пищи, высоко развитая способность к восприятию даже следов химических веществ и способность к их запоминанию, что помогает им избегать воздействия уже знакомых ядов, дало возможность тараканам успешно сопротивляться всем попыткам людей избавиться от них. В северной умеренной климатической зоне прежде всего распространены такие виды, как *Blatta germanica*, *B. orientalis* и *Periplaneta americana*. Они скорее докучливые, чем опасные сожители. Могут ли они быть переносчиками паразитов, неясно, но из-за того, что они могут перемещаться между местами хранения нечистот и местами хранения пищевых продуктов, они могут стать невольными разносчиками самой разнообразной кишечной инфекции. Тараканы также могут служить источниками некоторых аллергических реакций.

В состав отряда входят восемь семейств, часть из которых может подразделяться на подсемейства.

Отряд Isoptera популярен не менее чем тараканы (рис. 82). В его состав входят термиты, которые не встречаются в пределах умеренной зоны, но широко известны ее обитателям из научно-популярной и художественной литературы, а также из многочисленных фильмов. В состав отряда входит около 3000 видов. Это мелкие насекомые. Крупнейший из представителей отряда *Macrothermes goliath* имеет длину тела 22 мм, размах крыльев 88 мм. Большие солдаты у этого вида имеют длину 20, а самые мелкие — меньше 5 мм. Старые королевы *M. natalensis* могут достигать длины 140 мм и ширины 35 мм за счет раздутого брюшка, набитого созревающими яйцами. Средняя длина термитов колеблется около 10 мм.

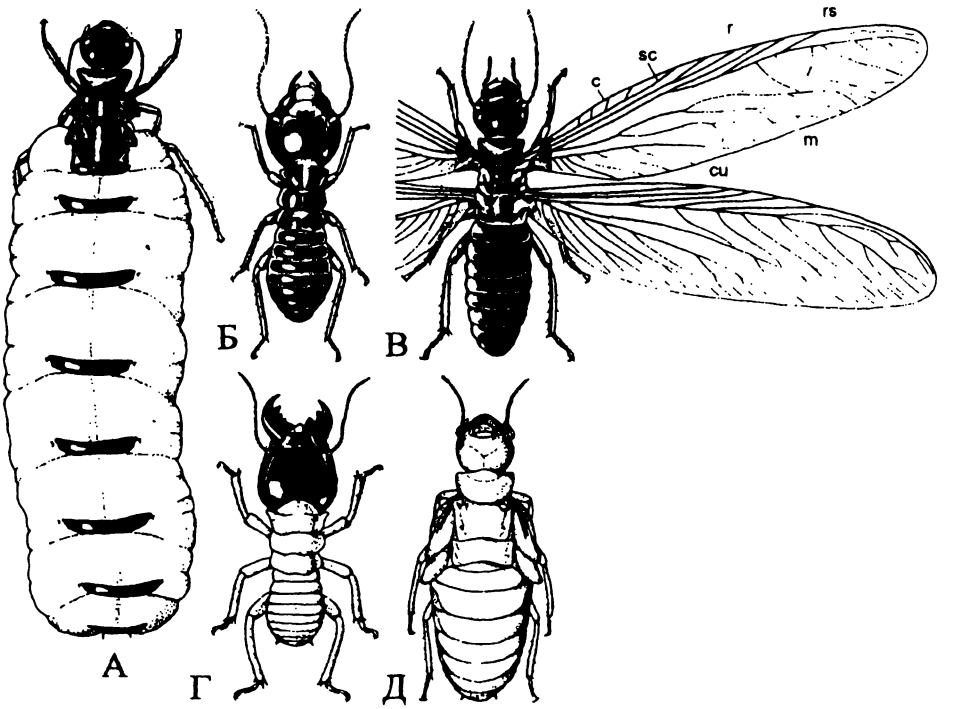


Рис. 82. Отряд Isoptera, термиты (Gruner, 1993). Касты термитов *Hodotermes mosambicus*:
А — королева с гипертрофированным абдоменом; Б — рабочий; В — крылатая половозрелая особь; Г — солдат; Д — недоразвитая половая особь

Термиты — социальные насекомые, то есть животные, образующие огромные колонии, все члены которой — потомки одной особи, королевы. Это прогнатические насекомые с жевательным челюстным аппаратом. Как и у других социальных насекомых, для термитов характерно разделение труда между отдельными членами колонии, в результате чего население каждого гнезда термитов состоит из смеси так называемых каст (половые особи, солдаты, рабочие). Размеры тела, морфология и анатомия членов разных каст различна. Половые особи тонкие, с перепончатыми крыльями одинаковых размеров. Крылья имеют очень маленький ваннус (анальное поле), антенны умеренно длинные, четковидные, имеют до 33 члеников. Имеется не более двух глазков. Пронотум (переднеспинка) маленькая, никогда не прикрывает голову. Церки имеют от одного до восьми члеников. Самцы менее развиты, с симметричным копулятивным органом. Солдаты и рабочие — это стерильные бескрылые особи, прекратившие развитие на одной из личиночных стадий. Они, как правило, характеризуются непропорционально крупной головой, мощными мандибулами, редуцированными глазами и мягким, не склеротизированным телом белого цвета. Такова примерная схема разделения населения термитника на отдельные касты. У примитивных термитов она проще и заметно усложнена у высших термитов.

Возникновение новой колонии может происходить тремя способами.

1. Образование колонии в результате социотомии.

У некоторых видов из семейства Termitidae наблюдали, как значительная часть населения гнезда, представленного всеми кастами, порой даже с парой королевских особей (представителей половой касты), выстраиваются в цепочку и покидает старое

гнездо, отправляясь на поиски нового местообитания. Одной из причин такого явления может быть бегство от нашествия хищных муравьев.

2. Образование колонии отводком.

Это характерно для очень обширных и перенаселенных колоний. Вследствие того, что население такой колонии, используя имеющиеся ресурсы, распространяется все шире, наиболее удаленная от королевской пары часть колонии оказывается все под уменьшающимся влиянием на нее со стороны половых особей. В результате в ней возникают собственные половые особи путем неотении (неотения — приобретение способности к размножению у личиночных особей). Это приводит к отделению данной части колонии от ее основного ядра.

3. Образование колонии летающими половыми особями.

Когда в колонии образуется большое количество летающих особей, они сбиваются в стаю. После этого крылатые термиты подымаются к поверхности земли и совершают краткий полет. Затем они сбрасывают крылья и пытаются найти полового партнера. После образования пары они вместе покидают старое гнездо, чтобы найти подходящее место для образования нового гнезда.

Для образования роя необходимо некоторое минимальное количество особей, которое, например, у *Kalotermes flavicollis* равно 100, а у *Apicotermes desneuxi* — 5000 индивидуумов. Низшие термиты могут роиться маленькими группами (самое большее 1000 особей) много раз в год, а высшие образуют крупные рои (до 50 000 особей) и роятся один, максимум два раза в год.

Откладка яиц начинается через несколько дней или недель после спаривания. После откладки первой порции она прерывается и вновь начинается после вылупления первых личинок. Уход за этими яйцами, а также за вылупившимися личинками, и строительство гнезда падает на молодую королевскую пару. У низших термитов половые особи должны еще при этом сами питаться. У высших термитов они могут какое-то время обходиться без пищи, обходясь пищевыми запасами жирового тела. В течение первого года в колонии образуется не более 50–100 колонистов. Полная зрелость наступает после появления всех каст за исключением новых половых особей. У разных видов термитов время созревания колонии варьируется от года до 5–10 лет. Численность особей в колонии от вида к виду также отличается очень сильно — от нескольких сот особей у упоминавшегося выше *Kalotermes flavicollis* до более чем миллиона особей у представителей рода *Macrotermes*. Полагают, что длительность жизни пары-основательницы колонии может достигать 80 лет. Представители других каст, естественно, живут значительно меньше времени. У термитов из рода Reticulitermes солдаты достигают 5, а рабочие —10 лет.

В обширных колониях королевы должны постоянно продуцировать достаточно большое количество яиц. У *Odontotermes obesus*, например, 86 400 яиц в день. Огромное количество овариолей — элементарных анатомических структур яичника — приводит к сильному разрастанию брюшка насекомого и соответствующих органов: покровов, мускулатуры, трахей, нервной системы, жирового тела. Это явление называется физогастрией и мало отражается на степени подвижности самки, которая способна передвигаться очень быстро, и вполне маневренна. Увеличение тела у некоторых термитов достигает 2000 раз по сравнению с исходным. В таком случае самка, конечно, теряет свою подвижность.

Материалом для постройки гнезда термитов служат их экскременты, состав которых в зависимости от состава поедаемой пищи различен (рис. 83). У термитов, питающихся древесиной, они состоят из полупереваренного дерева, насыщенного лигнином. Наружная стенка гнезда на поверхности земли иногда может быть усилена склеиваемыми слюной слоями земли. У термитов, питающихся перегноем (гумусом), фекалии состоят преимущественно из глины в смеси с растительными остатка-

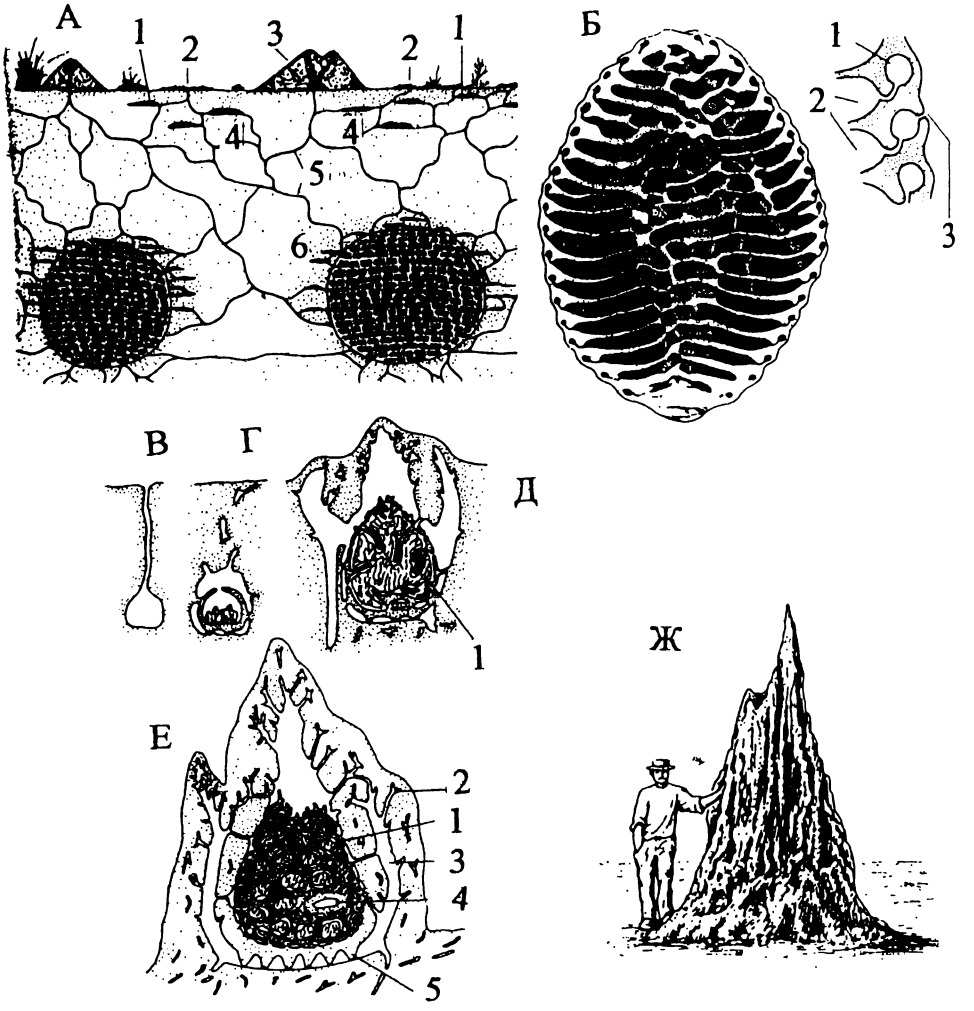


Рис. 83. Отряд Isoptera, термиты (Gruner, 1993). Некоторые типы термитников:
А — гнездо *Hodotermes mosambicus*: *1* — склад; *2* — вход; *3* — земляные выбросы; *4* — галереи; *5* — камеры для хранения запасов на периферии гнезда; Б — вертикальный срез через земляное гнездо *Apicotermes arquiere* из Заира: *1* — кольцевой канал; *2* — жилой этаж; *3* — вентиляционные отверстия; В—Е — стадии развития гнезда *Macrotermes natalensis* (вертикальный срез): *1* — грибная плантация; *2* — галерея; *3* — восходящая шахта; *4* — королевская камера; *5* — подпорки гнезда; Ж — внешний вид надземной части гнезда *Macrotermes natalensis*

ми. Наружная стенка в таких гнездах армирована песчаными зернами. У термитов, питающихся грибами, экскременты не используются для построения стенки гнезда. Они склеивают мелкие частицы земли собственной слюной, и после ее высыхания возникает твердая цементоподобная масса.

Внутри гнезда, как правило, существует сложная система ходов и камер, служащих для различных целей: королевская ячейка, выводковая камера с яйцами и младшими личинками, жилые камеры для личинок более старших возрастов и окрыляющихся особей, складские помещения для запасов растительной пищи, камеры с развивающейся грибницей (см. рис. 83). Из гнезда ведут многочисленные ходы, галереи в раз-

личных направлениях: в глубину к источникам воды или строительных материалов, к соседним частям колонии или к источникам пищи. Туннели часто превращаются в поверхностные галереи, которые, например, в саванне Гвинеи-Бисау разбегаются от термитников высотой с человеческий рост к ближайшим баобабам, расположенным иногда на расстоянии 50–100 м. Благодаря этим поверхностным галереям термиты могут функционировать круглые сутки, не опасаясь палящего солнца.

Гнезда служат не только защитой и местом жительства, они сохраняют определенный микроклимат, оптимальный для жизни термитов.

Термиты живут главным образом в тропиках и субтропиках. С севера и юга их распространение ограничено 40° широты. В некоторых районах их обитания они могут приобретать очень важное значение. Благодаря тому что они питаются преимущественно целлюлозой, они разрушают любые доступные им ее источники (телеграфные столбы, шпалы, деревянные постройки, балки, мебель), а также изделия из целлюлозы (бумагу, картон, книги, ткани), нападают на плантации культурных растений (пальмы, кофе, какао, сахарный тростник). Одновременно термиты играют очень важную роль в круговороте веществ экосистем тропиков, где они служат важнейшими деструкторами древесины.

В состав отряда входят семь семейств, часть из которых подразделяется на несколько подсемейств. На территории бывшего Советского Союза известны семь видов, среди которых на юге Украины, Молдавии и в Закавказье наибольший вред наносят *Reticulotermes lucifugus*, а в Средней Азии —*Acanthotermes turkestanicus*.

Последние два отряда объединяют в группу Orthopterida — прямокрылые или саранчовые. Первый отряд — Phasmatodea, или насекомые-призраки (рис. 84). Он включает в себя около 3000 видов, размеры которых варьируются в очень широких пределах: от 11,6 (самцы *Timema christinae*) до 328 мм (самки *Phoboeticus kirbyi*). Это крупные или очень крупные насекомые часто стержнеобразной формы, за что их еще называют палочниками. Голова, как правило, прогнатическая. Пронотум короткий, с парой протоков желез, выделяющих отпугивающий секрет, на передней поверхности. Мезо- и метаторакс часто сильно вытянуты. Надкрылья часто значительно короче задней пары крыльев. Летательный аппарат часто редуцирован. Все три пары ног сходного строения и служат для передвижения по субстрату. Фемур и трохантер обычно жестко срастаются. Метаторакс соединен с первым сегментом абдомена неподвижно. Церки нечленистые.

Они обычно раздельнополы, но у многих видов отмечен факультативный, а у некоторых — облигатный партеногенез. Это растительноядные насекомые, ведущие ночной образ жизни. Они предпочитают кроны деревьев и кустарниковые заросли, но среди них есть виды, обитающие на коре деревьев и в травянистой растительности. Большинство видов имеют очень хорошую криптическую (маскировочную) окраску, из-за чего очень плохо различимы (знаменитый листотел *Phyllium bioculatum*, напоминающий древесный лист, палочники, напоминающие корявую сухую веточку). Главные враги — птицы, ящерицы и пауки.

Палочники характеризуются всесветным распространением в теплых, преимущественно тропических регионах. Самые северные районы их обитания находятся в Японии, Китае, на юге Центральной Азии и в европейском Средиземноморье. На территории бывшего СССР встречаются семь видов (Средняя Азия, Южный Казахстан, Закавказье, юг Дальнего Востока). Одно время в лабораториях разводили индийского палочника *Carausius morosus*, а последнее время некоторые любители держат дома палочника из Новой Гвинеи *Eurycanthus calcarata*, длина тела которого достигает 120 мм.

Экономическое значение невелико. В Австралии некоторые относительно многочисленные виды выступают в качестве вредителей растений, в частности эвкалипта. В южной части Тихого океана от палочников страдают кокосовые пальмы, а

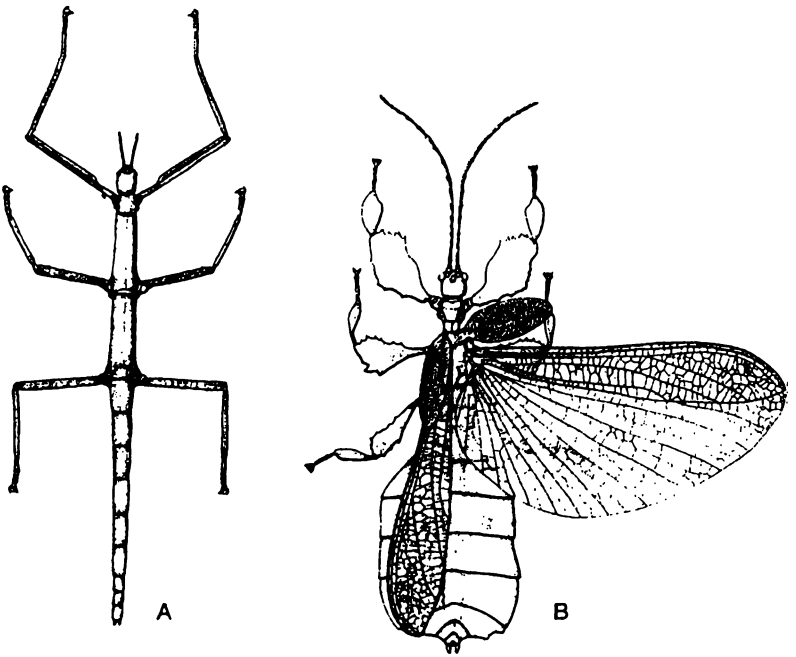


Рис. 84. Отряд Phasmatodea (Gruner, 1993):
А — *Bacillus rossius*, самка; Б — *Phillium bioculatum*, самец

в Северной Америке вид *Diapheromera femorata* в результате вспышки численности в течение двух лет наносил заметный ущерб посадкам роз и дубовым лесам.

Отряд подразделяется на два подотряда, в один из которых входит единственный род с 17 видами, обитающими в Калифорнии и Мексике. Второй подотряд подразделяется на два семейства.

Самая крупная группа представителей Neoptera, ранее известная под именем Orthoptera или прямокрылые, сосредоточена в отряде Saltatoria (прыгуны) (рис. 85). Она содержит около 20 000 видов. В группу входят всем знакомые кузнечики, кобылки, саранча и близкие к ним виды. Длина тела у них варьируется от 2 до 200 мм. Самка крупнейшего бескрылого вида (*Proscopia gigantea*) имеет длину 200 мм, а размах крыльев крупнейшего крылатого вида *Tropidacris cristata* достигает 250 мм.

Это более или менее коренастые или вытянутые насекомые, их задние ноги почти всегда удлиненные, с утолщенным фемуром, имеют прыгательное строение. Голова очень крупная, орто- или гипогнатическая. Торакс подразделяется на подвижно соединенные между собой про- и птероторакс. Проторакс крупный, его плевры прикрыты выступами седлообразного пронотума. Крылья, когда они не очень сильно редуцированы, прикрывают спинную сторону насекомого, крышеобразно налегая друг на друга. Передняя пара крыльев заметно грубее перепончатых крыльев второй пары, служит надкрыльями. Костальная жилка надкрыльев отодвинута от их переднего края, образуя прекостальное поле. Вторая пара крыльев складывается веерообразно. Церки почти всегда нечленистые или двучленистые вторично. У многих видов самки имеют хорошо развитый яйцеклад.

Ноги всегда гетерономны. Передние две пары конечностей приспособлены для хождения по субстрату, а последняя пара предназначена для прыганья. У некоторых видов (Gryllotalpidae) эта пара ног претерпевает редукцию в связи с их приспо-

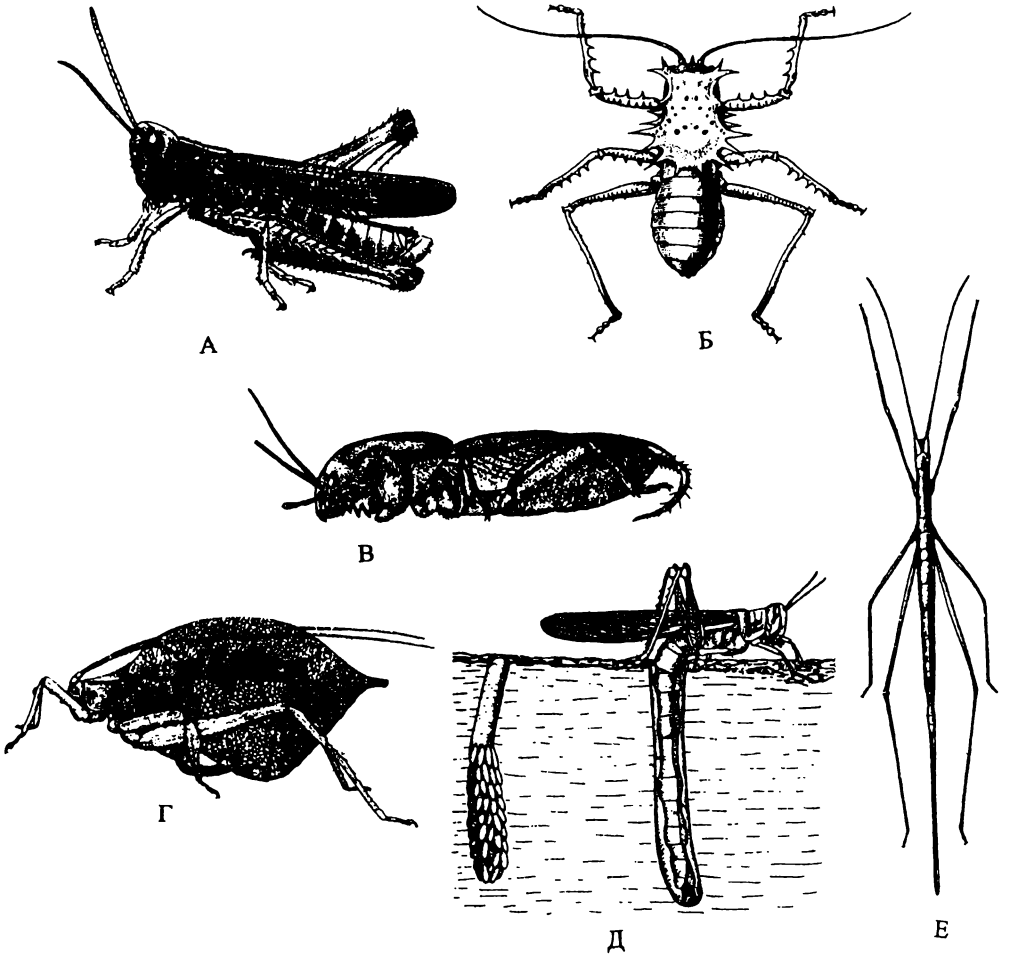


Рис. 85. Отряд Saltatoria (Gruner, 1993):
А – *Omocestus rufipes*; Б – *Cosmoderm maculatus*; В – медведка *Gryllotalpa gryllotalpa*; Г – *Mimeticca mortuifolia*; Д – саранча *Schistocerca cancellata*, откладывающая яйца; Б – *Phasmodes ranatriformis*

соблением к роющему образу жизни. Но у них гипертрофирована и видоизменена первая пара ног, адаптированная для рытья почвы. У ряда представителей отряда на голенях передних ног имеется так называемый тимпанальный орган, выполняющий функцию органа слуха. У некоторых видов посередине бедра имеется продольный ряд зубчиков – стридуляционный орган. При проведении по нему подвижной частью конечности возникает типичный стрекочущий звук. Мелодия этого звука видоспецифична.

Прямокрылые освоили огромные пространства суши от тропических дождевых лесов до сухих саванн и степей и даже пустынь. Представители отряда приурочены главным образом к растительности. В Гималаях некоторые виды достигают высоты 6000 м. Часть видов приспособились к подземному и даже водному образу жизни. В Европе обитают более 900 видов.

Разнообразие прямокрылых очень велико. Их подразделяют на два подотряда, из которых Ensifera преимущественно ночные насекомые, а Caelifera активны в дневное

время. Некоторые экзотические формы адаптированы к жизни в воде, могут плавать, нырять и передвигаться по водной поверхности. Есть большая группа зарывающихся форм (в нашей фауне — так называемые медведки), строящих трубки из собственной слюны, а также частиц земли и зерен песка или из свернутых в трубку листьев, скрепленных паутинной нитью. Есть среди них пещерные виды, а также виды, паразитирующие в муравейниках (мирмекофилы). Многие виды — серьезные сельскохозяйственные вредители.

Наибольшую известность среди прямокрылых завоевали саранчовые (надсемейство Acridoidea). Это самое обширное надсемейство в отряде (около 10 000 видов). На территории бывшего Советского Союза обитает около 500 видов. Самые знаменитые виды этого семейства — перелетная саранча (*Locusta migratoria*), которая распространена от Евразии до Африки и Австралии; марокканская саранча (*Dociostaurus maroccanus*), которая обитает в Средней Азии, Закавказье, Иране, Афганистане и в средиземноморских странах; пустынная саранча (*Schistocerca gregaria*), наносящая серьезный ущерб сельскому хозяйству в сухих районах передней Азии, северо-западной Индии и Африки.

Жизненный цикл саранчи в общих чертах выглядит следующим образом. Яйца откладываются во влажную почву группами, образуя так называемую кубышку (рис. 85 Д). Это происходит в июле, в прибрежных зарослях, в так называемых плавнях. Развитие происходит в течение зимних месяцев. Весной (в апреле-мае) происходит выклев личинок, которые активно питаются, линяют 4–6 раз и летом достигают взрослого состояния, хотя полового созревания достигают спустя еще некоторое время. Личинки разных возрастов отличаются по величине тела, степени развития зачатков крыльев и особенностями строения вершины брюшка. У личинок зачатки крыльев лежат по бокам тела, а ко времени созревания перемещаются на спинную сторону. Для саранчи характерно образование еще на личиночной стадии онтогенеза скоплений, так называемых кулиг, и очень резкие колебания численности. В зависимости от этого могут возникать одиночные, однообразно окрашенные и относительно малоподвижные формы (фаза солитария) или же, при большой численности, высокой плотности стай и, вследствие этого, скученной жизни возникает более ярко окрашенная и активная стадная форма (фаза грегария). Благодаря этому температура тела саранчи повышается из-за лучшего поглощения темнее окрашенными насекомыми солнечных лучей. Непосредственной причиной этого служит так называемое фазовое вещество, выделяемое насекомыми, которое и приводит к появлению данного эффекта. Это синхронизирует сроки вылупления личинок и образования кулиг еще на личиночной стадии. Плотным стаям передвигающейся по земле саранчи начинает не хватать пищевых ресурсов, что заставляет ее мигрировать на новые, еще не потравленные ею участки. За передвигающейся по поверхности земли стаей остается пустая земля. Самое страшное начинается после того, как саранча достигает взрослой стадии и при температуре выше 19 °С подымается на крыло. Вечером при понижении температуры воздуха или во время дождя стая опускается на землю. Направление полета стай определяется в общем направлением господствующих воздушных потоков. Размеры таких стай чудовищны. Общеизвестны подсчеты Вернадского: одна стая саранчи в начале прошлого века в Индии имела массу, сравнимую с массой всей меди, добытой человеком за всю его историю. Известны стаи численностью от 0,7 до 2 млрд особей, массой 1250–3000 т, охватывающие от 500 до 1200 га и съедающие за день до 3000 т растительного материала. Область расселения таких стай саранчи может быть очень велика. Так, *Schistocerca gregaria* распространяется на площади 29 млн кв. км, от побережья средиземноморских африканских стран до области озер Чад и Танганьика, а также на территории Передней Азии и Северной Индии. В 1987 году саранча, поднявшись на крыло в Судане, прошла всю северную Африку

до Мавритании. В городе Нуадибу, лежащем на побережье Атлантического океана, она усыпала все немногочисленные деревья, в том числе кроны маленькой рощи тамариксов около прибрежного отела «Сабах», где я тогда жил. От моря отель отделяли примерно полкилометра прибрежной полосы, затапливаемой водой во время нагонных ветров. А пассаты превратили эту поверхность в сложную систему своеобразных глинистых заструг. По утрам, когда перед работой я шел купаться в море, я мог видеть, что в каждом углублении перед такой застругой сидела особь саранчи.

В нашей стране местом постоянной угрозы вылета саранчи всегда были приустьевые степные районы Волги. Условия возникновения мощных флуктуаций численности саранчи известны достаточно давно. Ведутся постоянные наблюдения за районами ее выплода. Саранчу стремятся уничтожить еще на стадии развития яиц в кладках.

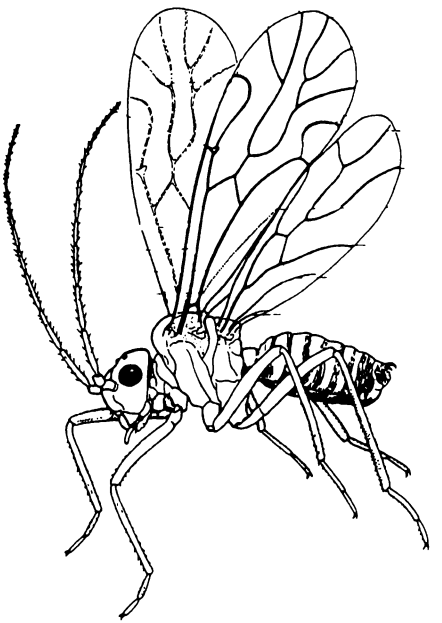


Рис. 86. Отряд Psocoptera — сеноеды (Gruner, 1993). Lachesilla pedicularia, самец

Как выше упоминалось, в состав отряда Saltatoria входят два подотряда: Ensifera с 12 семействами и многочисленными подсемействами и Caelifera с 19 семействами.

В отряд Zoraptera входят всего 32 современных и шесть ископаемых видов с длиной тела 1,5–3 мм. Это обитатели тропиков, ведущие скрытный образ жизни в трухлявой древесине, под корой деревьев. Образуют колонии из полиморфных особей, но разделения труда между ними нет. Питаются спорами, мицелием грибов, мелкими и слабыми насекомыми, а также нематодами. В отряде всего два рода (один из них монотипический).

Отряд Psocoptera (или Copeognatha) — сеноеды — значительно богаче видами (рис. 86). Их число достигает 4000. Это преимущественно мелкие насекомые с преобладающей длиной 1–5 мм. Самые крупные достигают 10 мм, а размах крыльев — 25 мм. Это обитатели живых и отмерших листьев, могут жить под камнями, в гнездах птиц и насекомых, в жилищах. Питаются растительными остатками, одноклеточными водорослями, плесневыми и другими грибами. Некоторые виды могут портить запасы продуктов, книги, гербарии, коллекции насекомых. На территории бывшего Советского Союза обитает около 100 видов. Наиболее известна так называемая книжная вошь (*Liposcelis divinatorius*), наносящая ущерб книгам в библиотеках.

Отряд подразделяется на три подотряда с 36 семействами.

Отряд Phthiraptera или звериные вши включает 5000 видов мелких насекомых с длиной тела 0,35–11,8 мм (рис. 87). Преобладающая длина —2–4 мм. Виды, входящие в отряд, перманентно-облигатные эктопаразиты млекопитающих и птиц всех фаунистических областей нашей планеты. Это дорсовентрально уплощенные насекомые с сильно хитинизированными покровами. Крылья утеряны полностью. Ротовые придатки жаляще-жевательные (прогнатические или вторично ортогнатические) или колюще-сосущие (прогнатические). Антенны трех-пятичленистые. Сложные глаза состоят из 1–2 рудиментарных омматидий или отсутствуют. Оцеллюсы отсутствуют всегда. Стерниты про-, мезо- и метаторакса членистые, частично или всегда

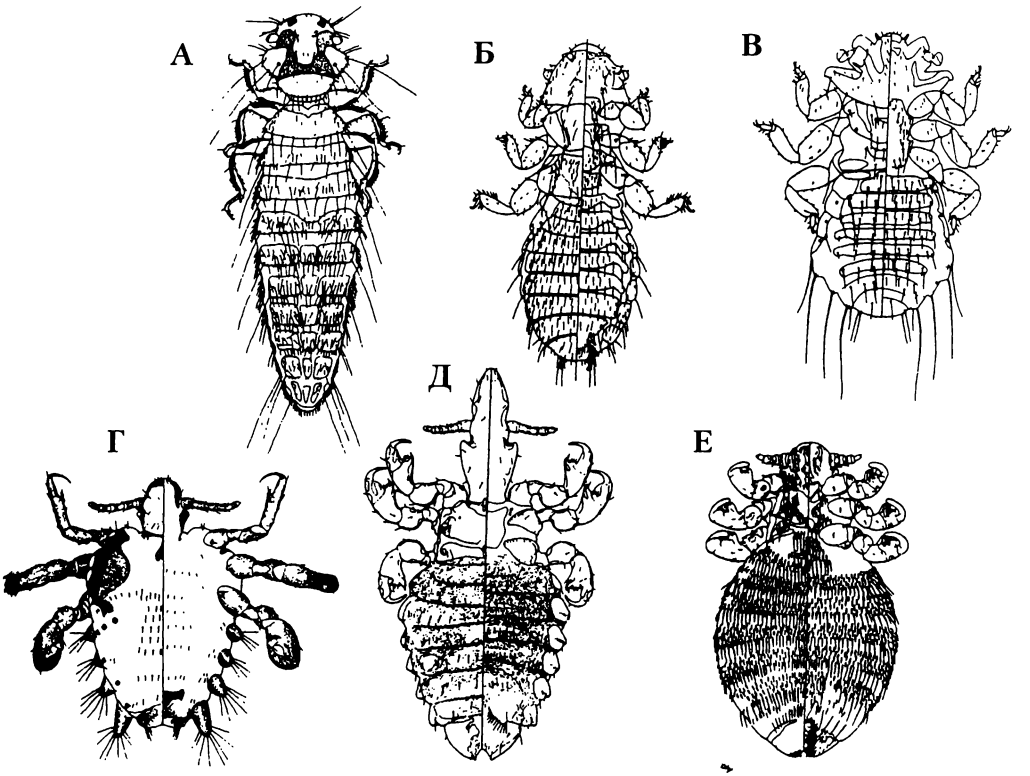


Рис. 87. Отряд Phthiraptera — вши (Gruner, 1993):
А — *Colpocephalum zebra* (2,4 мм, паразит белого аиста *Ciconia ciconia*); Б — *Trimenopon hispidum* (2 мм, паразит морской свинки *Cavia porcellus*); В — *Harrisonia uncinata* (0,79 мм, паразит дикобраза *Hoplomys gymnurus*); Г — *Phtirus pubis* (1,8 мм, лобковая вошь человека *Homo sapiens*); Д — *Haematopinus asini* (3 мм, паразит осла *Equus asinus*); Е — *Echinophthirius horridus* (3,4 мм, паразит тюленя *Phoca vitulinus*)

слиты друг с другом. На тораксе обычно лишь одна пара стигм, на абдомене их нет или максимально шесть полностью развитых пар стигм. Ноги специализированы для прикрепления к покровам хозяина, с одно- и двучленистой лапкой, вооруженной 1–2 коготками. Яйца с крышечкой прикрепляются к шерстинкам, волосам или перьям хозяина с помощью специального вагинального секрета. В онтогенезе имеются три личиночных стадии. Весь цикл развития завершается за 3–4 недели и целиком приурочен к хозяину. Свободноживущей стадии в онтогенезе нет.

Для вшей характерна высокая степень специализации. Как правило, данный вид приспособлен к одному или к очень узкой группе хозяев. По этой причине большая часть видов монофаги или олигофаги, редко — полифаги. Питаются частицами кожного эпидермиса и кровью, в частности выступающей из ран, многие — кровососы. Тесная связь с хозяевами обусловливает особенности географического распространения вшей. Исключение, подтверждающее общее правило — человек, сам хозяин трех видов вшей: головной — *Pediculus capitis*, платяной — *P. humanus* и лобковой — *Phthirus pubis*, не только превратил их в космополитические виды, развезя их по всему земному шару, но и многократно заражал домашних и разводимых людьми животных этими видами вшей.

Вши имеют чрезвычайно важное значение в медицине и зоотехнии. Платяная и головная вошь могут служить переносчиками сыпного и возвратного тифа, сыграв

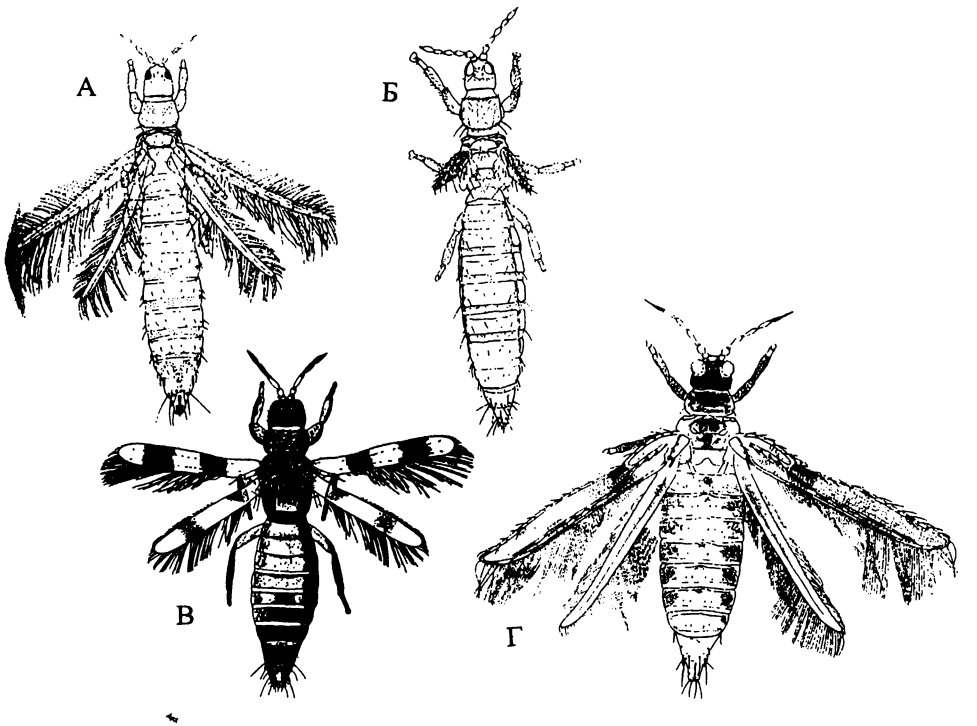


Рис. 88. Отряд Thysanoptera — трипсы (Gruner, 1993):
А — *Limothrips cerealium* (почти космополитический вид); Б — *Thrips angusticeps* (западно-палеарктический вид); В — *Aeolothrips faurei* (Южная Африка); Г — *Parthenothrips dracaenae* (циркумсубтропический вид)

мрачную роль в периоды всех войн. Они непременные спутники нищеты, голода и связанных с ними антисанитарных условий.

Свиная вошь (*Haematopinus suis*) паразитирует на домашней свинье и служит переносчиком такой страшной болезни, как сибирская язва, а также свиной лихорадки и чумы свиней. Ряд видов, паразитирующих у грызунов, — переносчики туляремии.

На территории бывшего Советского Союза известно более 400 видов. Отряд подразделяется на четыре подотряда с 36 семействами.

Отряд Thysanoptera — трипсы или бахромчатокрылые — содержит около 5350 видов (рис. 88). Это мелкие насекомые (0,5–14 мм длиной, преимущественно 1,2–2,5 мм). Тропические формы заметно крупнее европейских видов.

Насекомые с колюще-сосущим ротовым аппаратом. Вследствие дегенерации правой мандибулы ротовой аппарат становится асимметричным. От исчезнувшей мандибулы остался лишь базальный членик. Одно- или двучленистая лапка с втягивающимся аролиумом (присоской между коготками лапки). Две пары узких крыльев с сильно упрощенным жилкованием. Крылья окаймлены длинной тонкой бахромой. Иногда крылья укорочены или полностью отсутствуют. Абдомен несет дыхательные стигмы лишь на первом и восьмом сегментах.

Трипсы распространены на всех континентах, где расселены от полярного круга до бедных растительностью пустынь. Некоторые подымаются в горах до высоты 5000 м, как *Himalthrips janetscheki* в Непале. Среди них есть как очень узкоспециализированные, так и заселяющие широкий круг различных биотопов виды. Различные виды трипсов поражают цветы, листья, а также цветочные и лиственные почки, листовые черенки и листовые влагалища. Некоторые из них живут на, другие — под корой де-

ревьев, на разрушаемых грибами сучьях, в детрите почвы и опавших измельченных листьев. Многие тропические виды образуют на растительности специальные разрастания — галлы, внутри которых протекает их развитие.

Личинки трипсов, как и взрослые, питаются растительными соками, которые они высасывают. Есть виды, питающиеся соками водорослей, лишайников и мицелия грибов. Но примерно 6% известных видов трипсов — хищники. В Европе они питаются яйцами и молодыми гусеницами бабочек, поедают яйца клещей.

Трипсы в некоторых случаях могут играть важную роль в качестве вредителей культурных растений. Известны они и в качестве распространителей вирусных заболеваний растений. Иногда наносят заметный урон тепличным культурам.

На территории бывшего СССР известно около 230 видов. Отряд подразделяется на два подотряда с шестью семействами.

Представители группы Hemiptera, насчитывающей около 99 500 видов, включает в себя очень разнообразных насекомых, характернейшая черта строения которых — очень сильно специализированные ротовые придатки, образующие своеобразный членистый хоботок. Его колющей частью, стилетом, служат мандибулы и максиллы, основания которых далеко углублены в головную капсулу. Максиллярные и нижнегубные щупики полностью исчезают. Губа от одно- до пятичленистой, образует трубчатый рострум, который окружает стилет — защитный кожух и направляющий орган. Анальное поле первой пары крыльев заметно отличается по строению от остальной части крыла. В состав Hemiptera входят четыре отряда.

Почти половина представителей группы сосредоточены в отряде Auchenorhyncha — цикады (42 550 видов) (рис. 89). Это насекомые, питающиеся соком растений. Длина их тела варьируется от 1 до 95 мм (*Fulgora laternaria* из Панамы с размахом крыльев 130 мм). Подавляющее большинство цикад имеют длину тела менее 10 мм. Самые крупные цикады живут в тропиках. В Европе преобладают виды с телом не длиннее 5 мм. Цикады очень разнообразны по форме и по окраске.

У цикад крылья в покое вытянуты вдоль спинной стороны, «домиком» прикрывая тело. Передняя пара крыльев лишь изредка склеротизирована сильнее второй пары, часто по-другому окрашена. Голова более или менее неподвижно соединена с проторакоом, сосущий хоботок отходит от нижнего края головы, затылок открытый. Антенны короткие, чаще всего с двумя или тремя большими базальными члениками и щетинкообразными жгутами. Переднеспинка прикрывает переднюю часть среднеспинки по всей ширине. Задняя пара ног специализирована для прыгания, лапка трехчленистая. Имеется специальное устройство, с помощью которого цикады могут издавать звуки: барабанный или тимпанальный орган. Несмотря на довольно широкое варьирование в строении у разных форм цикад, эти органы принципиально подобны друг другу и выполняют сходные функции. Они представляют собой овально-круглой формы мембранное поле (звуковая пластинка), усиленное специальными ребрами. Они лежат латерально на тергите первого сегмента абдомена. Звук возникает благодаря ритмическим сокращениям специальной пары звуковых мышц, видоизмененных дорзовентральных мускулов, которые прикреплены к звуковой пластинке.

Цикады высокоспециализированные насекомые, сложившиеся как потребители соков преимущественно семенных растений. Они обитают в листве, на деревьях и кустарнике, имеются также на- и подземные формы. Среди подземных преобладают личинки цикад, живущие на корнях растений.

По типам питания среди цикад имеются группы, специализированные к потреблению соков флоэмы и ксиллемы, клеточного сока или же сока межклеточных промежутков. Каждая из этих трофических групп образует самостоятельную жизненную форму. От состава пищи закономерно зависит состав жидких экскрементов, который у цикад, пьющих сок флоэмы представляет собой подобие насыщенного сахарами

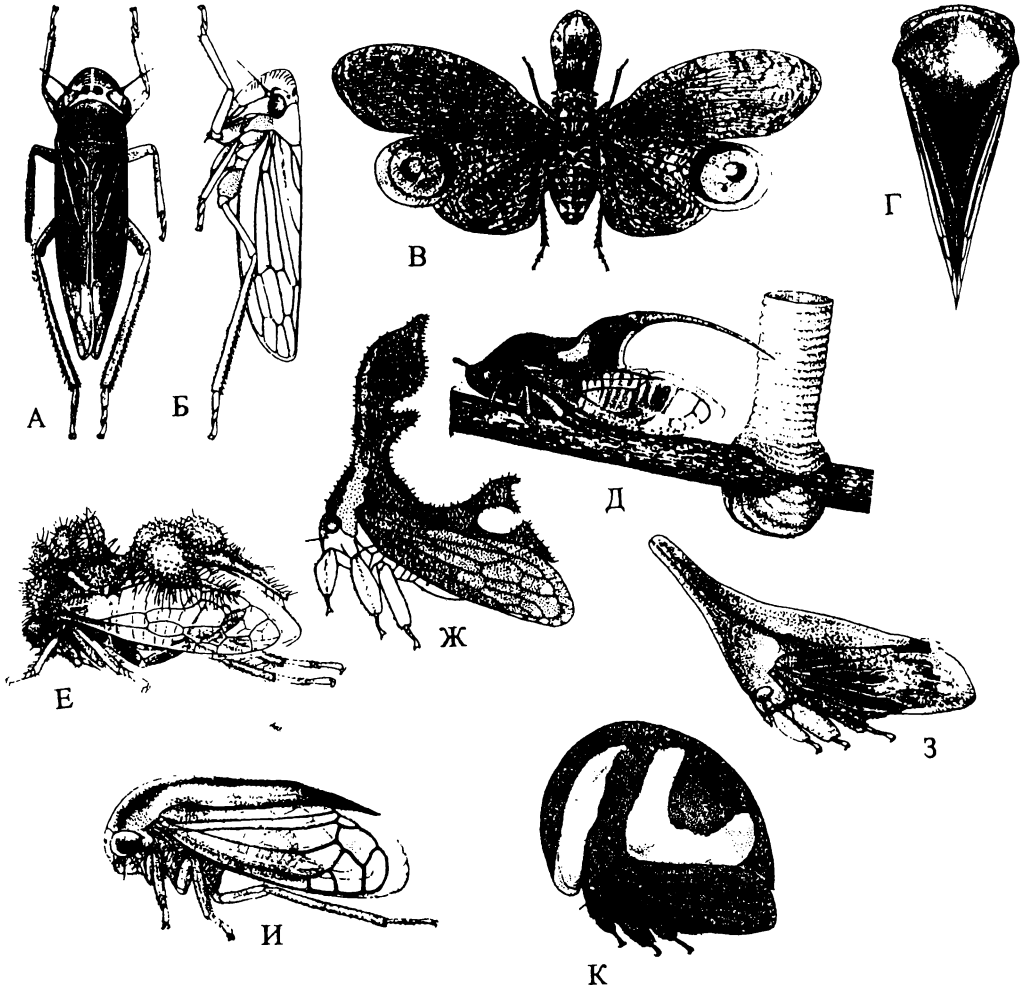


Рис. 89. Отряд Auchenorhyncha (Rhynchota) — цикады (Gruner, 1993):
А — *Cicadella viridis*, Палеарктика; Б — то же, вид сбоку; В — *Fulgora servillei*, Панама; Г — *Acutalis fusconervosa*, вид сверху, американские тропики; Д — *Machaerota philippinensis*, Филиппины. Рядом — жилая трубка личинок; Е — *Cyphonia clavigera*, американские тропики; Ж — *Sphongophorus dobulatus*, американские тропики; З — *Enchinota concolor*, американские тропики; И — *Acutalis fusconervosa*, вид сбоку; К — *Membracis foliata*, американские тропики

меда. Это приводит данную группу цикад к симбиотическим (мутуалистическим) взаимоотношениям с муравьями. Существуют и другие, более сложные связи между цикадами и различными насекомыми и другими организмами.

Цикады не только играют важную роль в растительных сообществах. Многие из них — вредители культурных растений. И в первую очередь значение имеют не непосредственные повреждения, наносимые ими растениям, а их роль как переносчиков патогенных вирусов, грибов и других возбудителей болезней. Около 160 видов, особенно из семейства Cicadellidae, известны как переносчики всемирно распространенных вирусов. В тропиках и субтропиках их жертвами в первую очередь становятся рис, кукуруза и сахарный тростник.

В состав отряда входят два подотряда с 33 семействами.

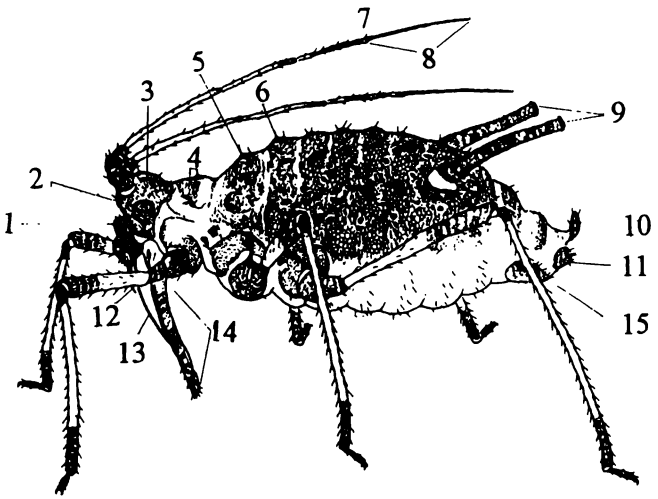


Рис. 90. Отряд Sternorhyncha – морфология тли (Gruner, 1993):
1 – наличник (клипеус); *2* – сложный глаз; *3* – голова; *4* – переднеспинка; *5* – среднеспинка; *6* – заднеспинка; *7* – антенна; *8* – дистальное острие антенны; *9* – сифоны; *10* – кауда («хвостик»); *11* – анальная пластинка; *12* – губа; *13* – стилет; *14* – рострум; *15* – генитальная пластинка

В состав отряда Sternorhyncha входят около 16 400 видов (рис. 90, 91). Это мелкие насекомые с длиной тела 0,5–0,35 мм, подавляющее большинство не крупнее 5 мм. Среди представителей этого отряда преобладают формы, сосущие соки флоэмы у растений. Отряд подразделяется на два подотряда с четырьмя надсемействами, характеризующимися бросающимися в глаза морфологическими отличиями. Общими для всех представителей отряда является то, что их передние крылья склеротизированы не более чем задние, как и у цикад, они крышеобразно прикрывают спинную сторону тела. Общим для всех этих насекомых является то, что они, благодаря своему способу питания, — очень важные вредители культурных растений. Они наносят вред не только тем, что сосут соки растений, ухудшая их продуктивность, но и тем, что их экскременты содержат большое количество не усвоенных насекомых углеводов. Они, откладываясь на листьях (так называемая «медвяная роса»), закупоривают устьица, нарушая нормальное дыхание растения. У примерно половины представителей отряда наибольший вред наносят личинки, постэмбриональное развитие которых необычно. У представителей надсемейства Aleyrodoidea процесс морфогенеза концентрируется на последней, четвертой стадии личиночного развития. Например, у *Trialeurodes vaporariorum* на первой стадии личинка превращается в плоское овальное щитовидное тело, которое не имеет расчленения на голову, торакс и абдомен, но поначалу еще обладает глазами, антеннами и ножками. Уже после первой стадии глаза и ножки заметно редуцируются. В результате последующих линек образуется овальная нечленистая неподвижная коробочка, покрытая щетинками, которая в конечном итоге служит подобием пупария (куколки двукрылых насекомых), внутри которого формируется взрослая особь. *T. vaporariorum,* в частности, нападает и наносит ущерб сельскохозяйственным культурам, относящимся к 80 семействам растений.

Наиболее широко известны представители инфраотряда Aphidina — тли (см. рис. 90). Это мелкие насекомые (0,5–0,6 мм), с нежными телом, 3–6-члеными усиками, вершина которых кончается острием. Крылья, если имеются, прозрачные, задняя пара меньше передней, брюшко по бокам пятого сегмента нередко с тонкими

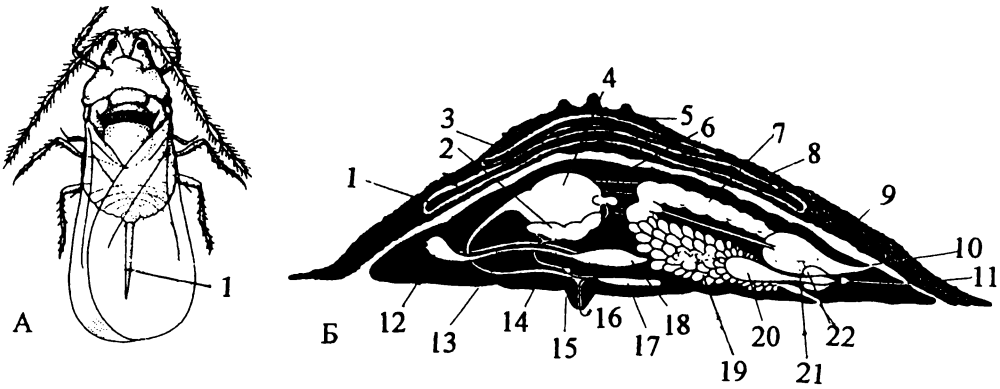


Рис. 91. Отряд Sternorhyncha – схема строения кокцидий (Gruner, 1993):
А – взрослый самец (1 – пенис); Б – взрослая самка: *1* – экзувий (сброшенный во время линьки панцирь) 2-й личинки; *2* – слюнная железа; *3* – экзувий 1-й личинки; *4* – желудок; *5* – выделения 1-й личиночной стадии; *6* – лигамент; *7* – мальпигиевы сосуды; *8* – выделения 2-й личиночной стадии; *9* – выделения взрослой самки; *10* – анальное отверстие; *11* – пора; *12* – головной мозг; *13* – пищевод; *14* – глотка (фаринкс); *15* – слюнной насос; *16* – стилет; *17* – крумена; *18* – подглоточный ганглий; *19* – яичник; *20* – восковая железа; *21* – прямая кишка; *22* – влагалище

выступами – сифонами или сосковыми трубочкам. Они живут колониями, часто бескрылы. На территории бывшего Советского Союза встречается не менее 1500 видов.

В отличие от других представителей отряда, они характеризуются сильно выраженным полиморфизмом на взрослых стадиях онтогенеза, сложным циклом развития с чередованием партеногенетических и миктических поколений, живо- и яйцерождением и миграциями крылатых особей с одного растения на другое.

Среди тлей различают однодомных, или немигрирующих, и мигрирующих. Первые зимуют в стадии яйца на многолетних или двулетних растениях. Весной из яйца вылупляется бескрылая партеногенетическая самка (самка-основательница). Она рождает 50–70 личинок, которые быстро достигают взрослого состояния, также бескрылы и размножаются партеногенетически, живорождением. Позднее среди летних поколений появляются крылатые партеногенетические самки, которые расселяются на другие растения этого вида или родственные ему. Там они образуют путем партеногенеза новую колонию. За лето могут появиться 10–20 поколений, формируя огромную численность быстро расселяющихся тлей, заражающих все новые и новые растения. Чем сильнее ослаблено растение тлями, тем заметнее меняется биохимический состав его соков. Это стимулирует появление крылатых расселительных особей. Такой цикл развития характерен для капустной тли (*Brevicoryne brassicae*) и других видов.

Мигрирующие или разнодомные тли начинают свой жизненный цикл на том виде растений, с которым данный вид связан своим происхождением как вид (первичном растении). На него откладываются оплодотворенные зимующие яйца, из которых весной вылупляются основательницы. Они партеногенетически отрождают 1–2 поколения таких же партеногенетических самок. Последнее из них – крылатые эмигранты, переселяющиеся на вторичное растение. На нем развиваются несколько поколений партеногенетических самок. Осенью появляются самки, возвращающиеся на первичное растение, где они дают обоеполое миктическое поколение. Цикл завершается откладкой оплодотворенных яиц. Примером таких тлей может послужить черемуховая тля (*Rhopalosiphum padi*), вначале развивающаяся на черемухе, а позднее переселяющаяся на злаки.

Тли очень серьезные вредители сельскохозяйственных культур. Некоторые виды способны наносить им огромный ущерб, как, например, филоксера (*Viteus vitifolii*), поражающая виноградные лозы. Она была когда-то завезена в Европу из Америки.

Представители инфраотряда Coccina (7800 видов с длиной тела не более 35 мм и толщиной до 10 мм, преимущественно 1–7 мм) или щитовки менее известны широкому кругу людей, хотя и не менее знамениты. Своим названием обязаны тем, что во взрослом состоянии имеют упомянутую выше щитовидную форму тела. Они именно этим очень сильно отличаются от всех остальных Hemiptera, из-за чего мы остановимся на этой группе подробнее.

Для представителей Coccina характерен очень сильно выраженный половой диморфизм (см. рис. 91). Самки всегда нелетающие, неотенические, подобны личинкам, описанным выше, часто сидячие и с более или менее редуцированными антеннами и конечностями, но хорошо развитыми ротовыми придатками. Глаза редуцированы до трех омматидиев или отсутствуют. Самцы насекомоподобно расчленены, с узким нежным телом, всегда заметно меньше самок, часто желтого, красного или оранжевого цвета, у многих видов вообще неизвестны или очень редки. Самцы имеют единственную пару крыльев (переднюю). Задняя пара видоизменена в виде прикрепительных крючков. Их ротовые придатки недоразвиты и не функционируют. Лапки обоих полов одночленистые, с единственным коготком.

Щитовки широчайше распространены, достигая максимального развития в тропиках и субтропиках. Именно здесь находится родина главных вредителей наших комнатных растений. Малые размеры, способность питаться соком самых разных растений (полифагия), быстрая адаптация к разным видам культурных растений, способность к партеногенезу и мощная защита от самых различных внешних факторов среды делает этих насекомых способными очень быстро освоить любую культуру и нанести ей очень серьезный вред. Большое значение играет в их распространении транспортировка щитовок вместе с частями культурных растений, саженцами и плодами. Благодаря всему перечисленному выше щитовки могут наносить серьезный вред культурным растением. Вносят они свой вклад и в переносе различных вирусных заболеваний.

С другой стороны, например, виды *Trabutina mannipara* и *Naiacoccus serpentinus*, обитающие на полупустынном растении *Tamarix mannifera*, известны с седой древности и упоминаются на страницах Ветхого Завета под именем «манны». Она была хорошо знакома бедуинам. Как и у других насекомых, питающихся соком флоэмы, экскременты этого вида насыщенны углеводами — упомянутая выше «медвяная роса», которая в воздухе пустыни быстро кристаллизуется, образуя порошок. Его собирали и ели.

В южной и юго-восточной Азии культивируют щитовку *Kerria lacca*, или индийскую лаковую щитовку, образующую на растении сотоподобную смолистую корку, покрывающую ветви растений слоем толщиной 5–10 мм. Из нее получают ценный шеллак, который широко используется при производстве музыкальных инструментов, при полировке мебели, для изготовления электроизоляции. Для получения 1 кг лака надо переработать около 300 000 насекомых.

Наконец, еще в древности сирийцы, греки и римляне умели использовать щитовку *Kermes vermilio* и *K. ilicis*, которые обитали в южной Европе и в Передней Азии на дубе *Quercus coccifera*. На востоке Европы широко распространена *Porphyrophora polonica* (польская кошениль). Из этих щитовок, известных под общим названием кошениль, получали в очень больших количествах красную краску кармин, которая служила для окраски шерсти и шелка. Кармин и сейчас используется как один из наиболее широко распространенных гистологических красителей. Для получения 1 кг красителя необходимо переработать 140 000 насекомых. Не отставали от жителей Старого Света и обитатели американского континента. Еще древние ацтеки использовали

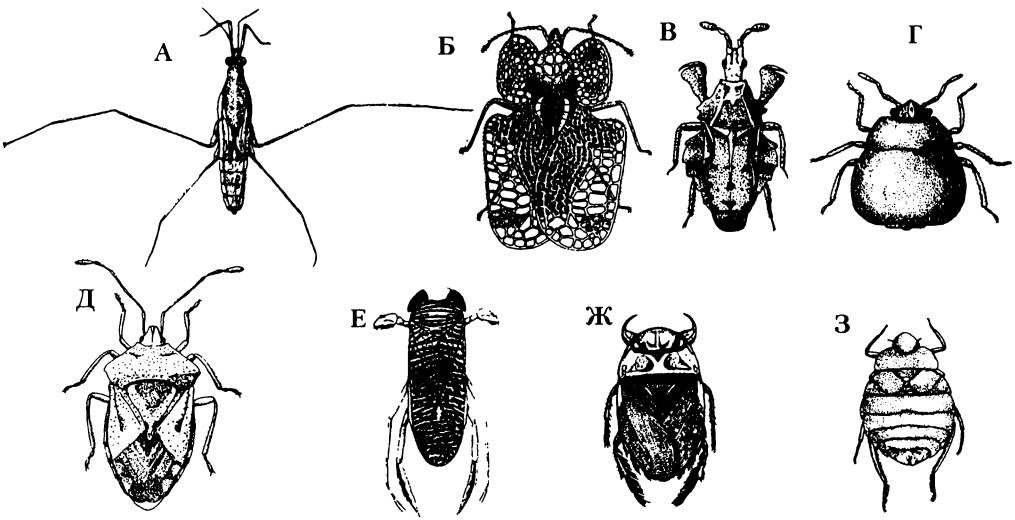


Рис. 92. Отряд Heteroptera — полужесткокрылые, или клопы (Gruner, 1993):
А — *Gerris lacustris*; Б — *Corythucha seguyi*; В — *Lophoscutus rugsipes*; Г — *Coptosoma scutellatum*; Д — *Elasmucha lateralis*; Е — *Sigara falleni*; Ж — *Iliocoris cimicoides*; З — *Aphelocheirus aestivalis*

так называемую мексиканскую кошениль *Dactylopius coccus*, собираемую с кактусов опунций (*Opuntia ficus indica, O. filifera*), для получения шарлахового красителя.

Существенная часть европейского меда, так называемый «лесной мед», получают из выделений щитовок. Их называют из-за большого количества углеводов, содержащихся в них, медовой росой. Среди поставщиков этой медовой росы наиболее известна щитовка *Physokermes hemycryphis*, обитающая на елях в Европе. Годовая продукция «лесного меда» с гектара елового леса в Средней Европе достигает 7300 литров.

Всего в состав отряда входят 30 семейств.

Представители отряда Heteroptera или полужесткокрылых, напротив, широко известны даже тем, кто далек от биологии вообще и энтомологии в частности. Это объясняется тем, что он включает в себя таких всем известных насекомых, как клопы (рис. 92). В состав отряда входят 40 500 видов. Преобладающие размеры клопов 5–6 мм. Самый крупный вид (*Lethoceros grandis*) достигает 110 мм, а самые мелкие виды — 0,5–2 мм.

В отличие от других гемиптерных насекомых, у которых челюстной аппарат был гипо- или ортогнатическим, у клопов он направлен вперед в результате того, что глоточный отдел склеротизирован. Ротовые придатки колюще-сосущего типа. Стилет, образованный мандибулами и максиллами, заключен в чехол, развивающийся из трехчетырехчленистой губы. Он называется рострум (или хоботок). Последний в покое лежит на стернитах торакса, повернутый назад. Голова прогнатическая, гибко соединена с проторакс. Передние крылья частично склеротизированы. Видоизменены таким образом две трети костального поля, лишь апикальная треть крыла перепончатая, с жилками. Склеротизировано и анальное поле передних крыльев. Крылья лежат на спинной стороне плоско. Задние крылья шире передних. Часто жилкование этих крыльев претерпевает редукцию. Чтобы спрятаться под переднюю пару крыльев, они просто складываются один или два раза. Подъемная сила при полете образуется в первую очередь благодаря активной работе передней пары крыльев, значительно сильнее снабженных мускулатурой. Задняя пара крыльев связана с передней и работает более или менее пассивно. Ее роль фактически сводится лишь к увеличению

общей поверхности крыльев. У взрослых имеются торакальные пахучие железы, у личинок — лишь абдоминальные железы.

После вылупления из яиц клопы проходят пять личиночных стадий. У некоторых таксонов количество стадий может быть меньшим. Личинки похожи на взрослых и живут с ними в одном биотопе. У них отсутствуют оцеллюсы, крылья и гениталии. Лапки также имеют меньшее количество члеников, чем взрослые.

Клопы имеют всемирное распространение и освоили практически все биотопы: от дождевых лесов до пустынь, от уреза воды до высоких горных хребтов. Имеется очень большая группа пресноводных клопов. Единственный род насекомых, широко освоивших океан (водомерки *Halobates*), тоже относится к этому отряду. Среди клопов много очень узко специализированных форм с ограниченными ареалами, но есть и космополические виды.

Подавляющее большинство представителей отряда растительноядны, питаясь соком растений. Но среди клопов есть и хищные виды. Некоторые трофические группировки подразделены нечетко. Многие растительноядные клопы выбирают в качестве пищевых объектов мертвых или живых, но малоподвижных насекомых вроде гусениц или растительных вшей, но одновременно облигатно или факультативно питаются на растениях. Младшие личинки некоторых клопов хищные, тогда как старшие стадии и взрослые питаются соком растений. В качестве объекта питания могут служить побеги, почки, листья, цветы и плоды. Есть виды, питающиеся семенами. Хищниками являются все водные клопы, а также представители семейства Reduviidae и некоторых других.

Благодаря их высокой численности, высокому видовому разнообразию и положению в экосистемах клопы имеют множество возможностей для прямых и косвенных контактов с человеком. Все растительноядные клопы наносят тот или иной вред культурным растениям, часто очень серьезный. Клопы из семейства Cimicidae — кровососущие эктопаразиты птиц и млекопитающих. К ним относится постельный клоп *Cimex lectularius*, который в настоящее время имеет космополитическое распространение. Кроме человека, он паразитирует у летучих мышей. Это позволяет предположить, что люди обзавелись им в период совместного обитания с летучими мышами в пещерах. Клопы из подсемейства Triatominae (Reduviidae), в частности так называемый поцелуйный клоп *Triatoma infestens*, служат переносчиками болезни Чагаса — тяжелого заболевания, вызываемого трипаносомами (см. стр. 30–32). С другой стороны, хищный клоп *Perillus* — естественный враг колорадского жука. Его пытаются акклиматизировать в Европе в качестве орудия в биологической борьбе с этим вредителем.

На территории бывшего Советского Союза обитает около 300 видов. В состав отряда входят 40 семейств.

К клопам ранее относили представителей отряда Coleorrhyncha, в состав которого входят всего 25 видов. В своем распространении они ограничены Австралией, Новой Зеландией, Тасманией и Южной Америкой. В настоящее время — это реликтовая группа, напоминающая о существовании некогда единого южного континента Гондваны.

Оставшиеся 11 отрядов насекомых объединяют в группу Holometabola — насекомых с полным превращением. В нее входят 794 900 известных ныне видов, или три четверти всех известных науке видов. В своем постэмбриональном развитии они проходят три обязательных этапа: личиночную стадию с более или многочисленными периодами линьки и роста, стадию куколки, во время которой насекомое практически неподвижно и не питается, и в процессе которой его морфология и анатомия подвергаются глубоким изменениям (метаморфозу), после чего из куколки появляется взрослое половозрелое насекомое, которое больше не растет. Его крылья развиваются как складки под личиночной кутикулой, находясь сначала во ввернутом состоянии.

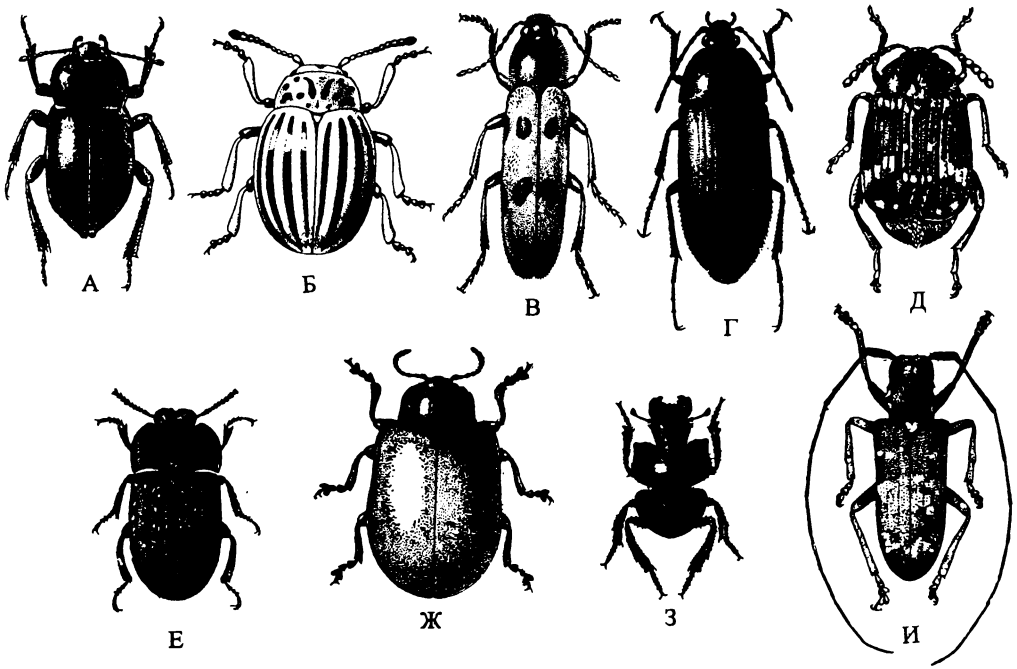


Рис. 93. Отряд Coleoptera — жесткокрылые, или жуки (Бей-Биенко; 1966):
А — *Blaps lethifera*; Б — *Leptinotarsa decemlineata*; В — *Mylabris quadripunctata*; Г — *Podonta daghestanica*; Д — *Bruchus pisorum*; Е — *Opatrum sabulosus*; Ж — *Melasoma populi*; З — *Lethrus apterus*; И — *Monochamua galloprovincialis*

Отряд Coleoptera — жесткокрылые или жуки — составляет почти половину всех известных ныне насекомых с полным превращением (360 000 видов) (рис. 93). Как уже упоминалось, в настоящее время предполагают, что полное количество жуков в мировой фауне должно приближаться к 8 млн видов. Длина тела самого мелкого жука равна 0,3 мм, а самого крупного (*Titanus giganteus*) — 160 мм.

Жуков считают насекомыми с самым сильно склеротизированым телом. Почти всегда они лишены заметно выраженных перепончатых участков покровов. Голова, как правило, прогнатическая. Антенны чаще всего из одиннадцати члеников. Ротовые придатки ортоптероидные, то есть грызущего типа. Переднеспинка в виде щита, ограниченного снизу боковым кантом. Мезоторакс укорочен, более или менее неподвижно соединен с метаторакоом. Переднекрылья очень сильно склеротизированы, превратившись в так называемые элитры. Между основаниями элитр имеется специальный треугольный склерит, называемый щитком или мезоскутеллюмом. Задняя пара крыльев спрятана под элитрами в сложенном состоянии. Дорсальная часть абдомена чаще всего также полностью спрятана под элитрами. Первый абдоминальный сегмент полностью редуцирован, а стернит второго сегмента развит лишь с боков. Терминальный сегмент брюшка ввернут. Конечности прежде всего приспособлены для бега, но у жуков встречаются роющие, плавательные и другие типы конечностей.

Личинки жуков имеют хорошо развитую склеротизированную головную капсулу. Антенны четырех- или трехчленистые. Исходное количество личиночных боковых глаз равно шести. Срединные глаза отсутствуют. Ротовые придатки хорошо развиты. Ноги шести- или пятичленистые, а у минирующих форм (то есть строящих ходы в субстрате обитания) могут отсутствовать. Абдомен чаще всего состоит из 10 сегмен-

тов, но терминальный может быть редуцирован. 10-й сегмент ориентирован вниз и служит чаще всего в качестве пигоподия (отталкивается от субстрата).

У куколки мандибулы неподвижны, конечности и крылья лежат, как правило, свободно. Неподвижная куколка (куколка-мумия) есть лишь у Staphylinidae. Абдомен имеет обычно девять тергитов и восемь стернитов, число стигм по сравнению с личинками редуцировано. Восьмая пара стигм всегда закрыта. Голова и тело куколки, как правило, покрыты характерными щетинками.

У жуков преобладает раздельнополость, но у представителей растительноядных групп и у небольшого числа видов из других семейств имеется партеногенез. У жуков хорошо выражен половой диморфизм. Прежде всего, он выражен в строении антенн у самцов, так как в поиске партнера по размножению очень важную роль играют феромоны. У ряда видов самцы имеют очень сильно увеличенные мандибулы или различные рогообразные структуры, используемые самцами в схватках. Часто встречаются видоизмененные лапки, адаптированные для удержания полового партнера. Оплодотворение внутреннее. Количество яиц, откладываемых самкой, сильно варьируется. Очень мелкие жуки часто откладывают одно-единственное яйцо. У некоторых групп, прежде всего у тех, что имеют личинку, живущую в симбиозе с другими видами животных, возникли очень сложные жизненные циклы, и самки этих форм продуцируют очень большое количество яиц. У некоторых семейств имеется живорождение. У некоторых жуков наблюдаются сложные формы поведения для обеспечения заботы о потомстве. Классический пример — жуки-скарабеи (Scarabaeidae), которые откладывают яйцо в специально для этой цели скатанный шарик из экскрементов других животных. Количество линек у личинок варьируется от 2 до 14.

Видовое разнообразие жуков настолько велико, что прямым или косвенным способом они контактируют с человеком в самых разных областях его деятельности, но, прежде всего, в системе сельского хозяйства. Особенно важное значение имеют хищные жуки. Например, крупные жужелицы специализируются на питании наземными брюхоногими. Многие жуки, например, божьи коровки (Coccinellidae), играют важнейшую роль в биологической защите растений, в частности, от тлей. Пресноводный фитофаг *Cyrtobagous salviniae* успешно освобождает водоемы от зарастания их сальвинией в Австралии. Количество примеров можно было бы существенно увеличить.

Значительно большее количество видов жуков способно наносить тяжелейший вред сельскому хозяйству. Это, в первую очередь, жуки-фитофаги, питающиеся культурными растениями. Многие из них узко специализированы и могут питаться только определенными видами растений (например, колорадский жук, повреждающий только картофель). Есть группы жуков, повреждающих древесину, в том числе мебель, стропила и другие деревянные детали построек, питаются бумагой, кожей, тканями. Правда, среди жуков отсутствуют переносчики каких-либо заболеваний.

На территории бывшего СССР встречаются более 20 000 видов жуков. Весь отряд подразделяется на четыре подотряда: Archostemata, Adephaga, Myxophaga и Polyphaga. Уже из названий подотрядов видно, что они несут четкий отпечаток экологической приуроченности каждой из этих групп. Archostemata — ксилобионты. Они тесно связаны с древесной растительностью, обитают под корой деревьев и питаются древесиной. В состав подотряда входят пять семейств. Остальные подотряды не настолько узко специализированы. В их состав входят более 100 семейств.

Отряд Strepsiptera — веерокрылые — насчитывает всего 600 видов. Это относительно мелкие насекомые, самцы которые имеют длину тела 1–7,5, а самки — 1,5–30 мм (рис. 94).

Несмотря на небольшое количество видов в группе, она широко представлена во всех фаунистических регионах. Это гемиметаболические, живородящие насекомые со свободноживущими (первая личиночная стадия) и паразитирующими (вторая

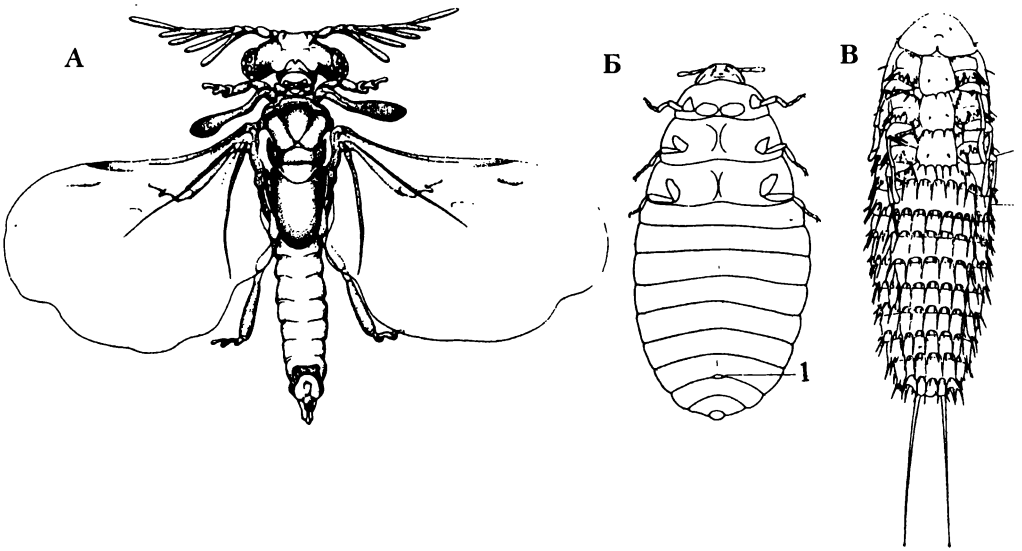


Рис. 94. Отряд Strepsiptera — веерокрылые (Gruner, 1993):
А — взрослый свободноживущий самец *Stenocranophilus quadrates*; Б — паразитическая самка *Mengenila chobauti*: *1* — родильное отверстие; В — первичная личинка *Eoxenos laboulbenei*

стадия) на других насекомых личинками. Для них характерен ярко выраженный половой диморфизм: взрослые самцы крылатые и свободноживущие, а самки лишены глаз и всех придатков, бескрылы и в большинстве семейств обитают в абдомене насекомого-хозяина. Их головогрудь торчит наружу между сегментами хозяина, а брюшко погружено внутрь. Самцы имеют недоразвитые ротовые придатки. Передние крылья самцов преобразованы в прикрепительный аппарат, задние крылья большие, веерообразные, лишь у примитивных самцов жилкование с замкнутыми ячейками. Антенны самцов крупные, с варьирующим числом пластинок. Строение тела и образ жизни веерокрылок обусловлены их паразитизмом, а их эволюция шла параллельно с эволюцией их хозяев. Самки веерокрылок отрождают очень большое количество личинок (от 1000 до 75 000). Это крошечные существа (длина тела без каудальных щетинок 230 мкм) инвазионная стадия жизненного цикла веерокрылок. Они снабжены многочисленными щетинками или клеящими поверхностями, что позволяет им прикрепиться к потенциальному хозяину. После этого они проникают внутрь его, пробуравливая перепонки на сочленениях между склеритами, и после линьки превращаются во вторичных личинок — трофическую стадию жизненного цикла, за время прохождения которой самка накапливает такое количество питательных веществ, что их хватает на время жизни куколки и взрослой особи. Личинка растет и линяет (экзувии не сбрасываются). Стадия куколки редуцирована, ко времени ее наступления у личинки уже сформированы большинство имагинальных органов. Взрослые самцы живут лишь несколько часов. За это время они с помощью обоняния находят самок, прокалывают покровы ее и хозяина, вводя семя внутрь полости тела самок. Из оплодотворенных яиц очень быстро выходят первичные личинки. Веерокрылки паразитируют преимущественно на различных жалящих насекомых. Например, род *Stylops* паразитирует на пчелах.

Отряд состоит из двух подотрядов с восемью семействами.

К группе сетчатокрылых (Neuropteroidea) относят три отряда. Первый — Raphidioptera или верблюдки (рис. 95). Это небольшая группа, насчитывающая все-

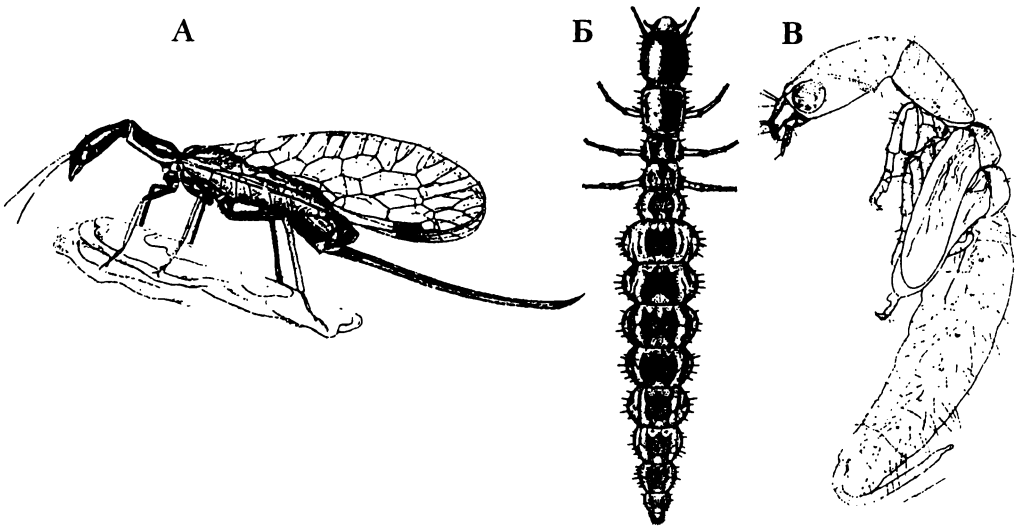


Рис. 95. Отряд Raphidioptera, или верблюдки (Gruner, 1993):
А — взрослая особь *Turcoraphidia acerba*; Б — личинка *Phaeostigma robusta*; В — куколка *Phaeostigma major*

го 206 видов. Предполагают, что в мировой фауне должно быть не менее 250 видов. Длина тела 5–21 мм. Большие передние крылья делают этих насекомых крупнее, чем они есть на самом деле. У взрослых голова крупная, прогнатическая, сужающаяся назад. Ротовые придатки грызущего типа. Сложные глаза всегда имеются, оцеллюсы имеются лишь у части видов. Проторакс удлиненный. Две пары примерно одинаково развитых перепончатых крыльев. Хороша развита птеростигма на переднем краю крыльев. У самок имеется яйцеклад. Личинки наземные, с грызущим ротовым аппаратом, переднеспинка большая. В своем развитии личинка проходит 10–15 стадий. Верблюдки живут в лесах. Взрослые держатся открыто, на деревьях. Они хищники, питающиеся растительноядными насекомыми, особенно тлями, и этим определяется их роль в сообществах, а также значение для сельского хозяйства. В Калифорнии верблюдку разводят на апельсиновых плантациях для борьбы с вредителями. Личинки обитают под корой. Они тоже хищники и питаются, в частности, жуками-короедами.

В состав отряда входят два семейства.

В состав второго отряда — Megaloptera (большекрылки) входят около 300 видов (рис. 96). Большинство видов сосредоточены в роде *Acanthacorydalis*. Длина представителей этого рода вместе с передними крыльями достигает 85 мм. Наименьшие размеры крупнокрылок около 8 мм. Похожи на верблюдок, отличаясь значительно более крупными крыльями, почти квадратной головой, умеренно удлиненной переднеспинкой, отсутствием стигмы на крыльях. У самок нет яйцеклада.

Это небольшой отряд, сохранивший целый ряд архаических черт строения. Имеет всесветное распространение, но ареал отряда прерывистый. Взрослые наземные, но держатся рядом с водоемами. Летают неуклюже. Яйца откладывают кучками на прибрежные растения или камни. Вылупившиеся личинки уходят в воду и ведут водный образ жизни. Дышат трахейными жабрами, располагающимися по бокам брюшка. Они напоминают конечности из-за того, что расчленены. Личинки хищные, питаются личинками других водных насекомых.

В состав отряда входят два семейства.

Отряд собственно сетчатокрылых — Neuroptera — охватывает около 6000 известных видов (рис. 97). Предполагают, что их число должно составлять не менее 10 000. Самые крупные представители отряда обитают в тропиках (длина передних крыльев до 80 мм). Самые мелкие имеют крылья длиной 2 мм, а преобладают в отряде виды с длиной передних крыльев 15–20 мм.

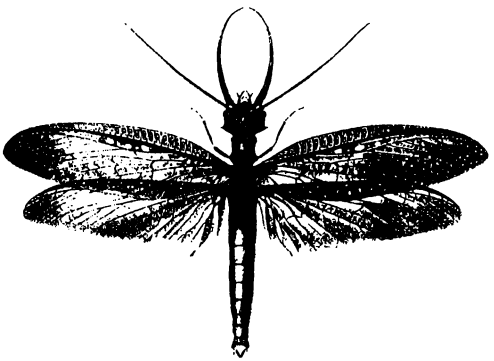


Рис. 96. Отряд Megaloptera — большекрылки (Gruner, 1993). Взрослая особь *Coridalus cornutus*, Северная Америка

В состав отряда входят насекомые с грызущим ротовым аппаратом, с многочленистыми нитевидными антеннами или с различными утолщениями антенн, со сложными глазами. Оцеллюсы отсутствуют у большинства семейств отряда. Имеют две пары больших почти одинаковых перепончатых крыльев. Личинки преимущественно наземные, но в двух семействах личинки водные. Они имеют прогнатическую голову, сложные сосущие органы питания, сформированные из максилл и мандибул. Мандибулы имеют по своему нижнему краю желобок, в который вкладываются отростки нижних челюстей; в результате образуется несовершенный сосущий аппарат, предназначенный для хватания и высасывания. У большинства форм личинки свободноживущие. Они, как правило, проходят три стадии в своем развитии. Сетчатокрылые имеют всесветное распространение. Среди взрослых есть формы, активные как днем, так и ночью, нападающие хищники, питающиеся мягкотелыми насекомыми, но есть и растительноядные группы. Длительность жизни взрослых непродолжительна: от нескольких дней до недель, некоторые виды могут перезимовывать. Личинки преимущественно хищные. Благодаря адаптациям ротовых органов к высасыванию содержимого тела пойманного насекомого у них внекишечное пищеварение. Личинки златоглазок активно питаются тлями, за время личиночного периода уничтожая до 300–400 особей. Личинки муравьиных львов названы так за то, что они роют в песке ловчие ямы, на дне которых закапываются сами (рис. 97 Б). Муравья, пробегающего мимо, личинка муравьиного льва атакует песчинками, выброшенными мощными челюстями. Сбитого с ног и упавшего в яму муравья личинка муравьиного льва захватывает челюстями и высасывает. Личинка богомолов (мантиспы) проникает в яйцевой кокон пауков и питается яйцами и молодыми паучками, а затем превращается в неподвижную червеобразную личинку. Взрослые богомолы выделяются мощными хватательными ногами (рис. 97 А).

В состав семейства входят три подотряда с 18 семействами.

Отряд Hymenoptera или перепончатокрылые с его 132 000 видами включает в себя таких известных широкому кругу людей насекомых, как пчелы, осы и муравьи (рис. 98–100). Размеры тела от 0,2 мм (наездники из рода *Trichogramma*, паразитирующие в яйцах других насекомых) до 60 мм (*Pepsis marginata*) и размах крыльев — до 110 мм.

Перепончатокрылые — насекомые с полным превращением, обычно с прогнатической головой. Бросающаяся в глаза особенность их плана организации — подразделение тела на три отдела: голову, грудь и заднюю часть брюшка, подвижно соединенные друг с другом. Исходно эти насекомые имеют ротовой аппарат грызущего типа и всегда сохраняют мандибулы. Но они редко сохраняют свою исходную функцию —

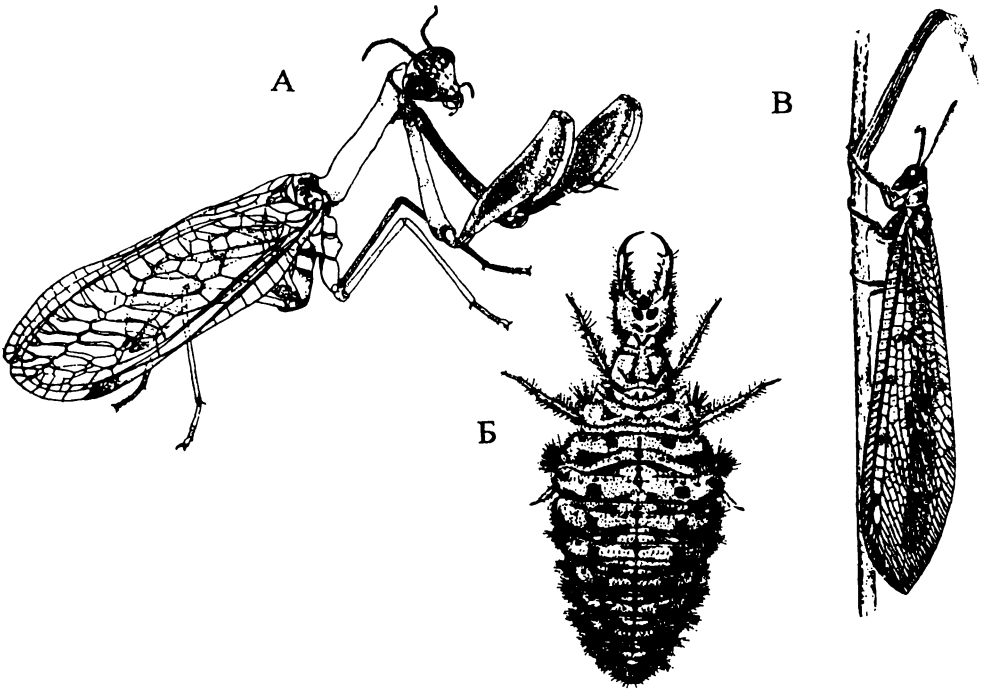


Рис. 97. Отряд Neuroptera — сетчатокрылые (Gruner, 1993):
А — богомол *Mantispa styriaca*, Австрия; Б — личинка муравьиного льва *Myrmeleon inconspicuous*, Италия; В — взрослая особь муравьиного льва *Euroleon nostras*, Европа

у пилильщиков, хищников, у муравьев и некоторых ос. У прочих перепончатокрылых верхние челюсти служат для захватывания и удержания добычи, для прогрызания кокона при выходе взрослой особи. У целого ряда форм они приобретают совсем другую «профессию»: участвуют в разнообразных строительных работах. У подавляющего большинства прочих представителей отряда ротовые придатки видоизменены в связи с тем, что у них имеется аппарат лижуще-сосущего типа. Характерной чертой строения такого аппарата служит способность максиллярно-нижнегубного комплекса складываться. Максиллы и нижняя губа соединены перепонкой.

Грудь перепончатокрылых видоизменена так, что ноги оказались смещенными вперед, к голове и механически соединенными с нею. Благодаря этому стала совершеннее координация их движений с работой мандибул, что очень важно в строительных и других работах. Еще одна важная особенность их анатомии: в состав заднегруди вошел первый сегмент абдомена (рис. 98 А). Между первым и вторым абдоминальными сегментами у высших перепончатокрылых, входящих в подотряд стебельчатых, существует своеобразный промежуток (осиная талия). Это сужение второго и иногда третьего сегментов брюшка. Стебелек может быть очень длинным. У муравьев он отличается тем, что может быть снабжен пластинками или одним-двумя вздутиями — узелками.

Жилкование двух пар крыльев редуцировано. Передняя и задняя пары крыльев соединены между собой крючочками. Полет у таких высокоспециализированных групп, как пчелы и осы, весьма совершенен. Их крылья делают 110–240 колебательных движений в секунду. Полная потеря крыльев наблюдается нечасто. Особенно это характерно для рабочей касты муравьев.

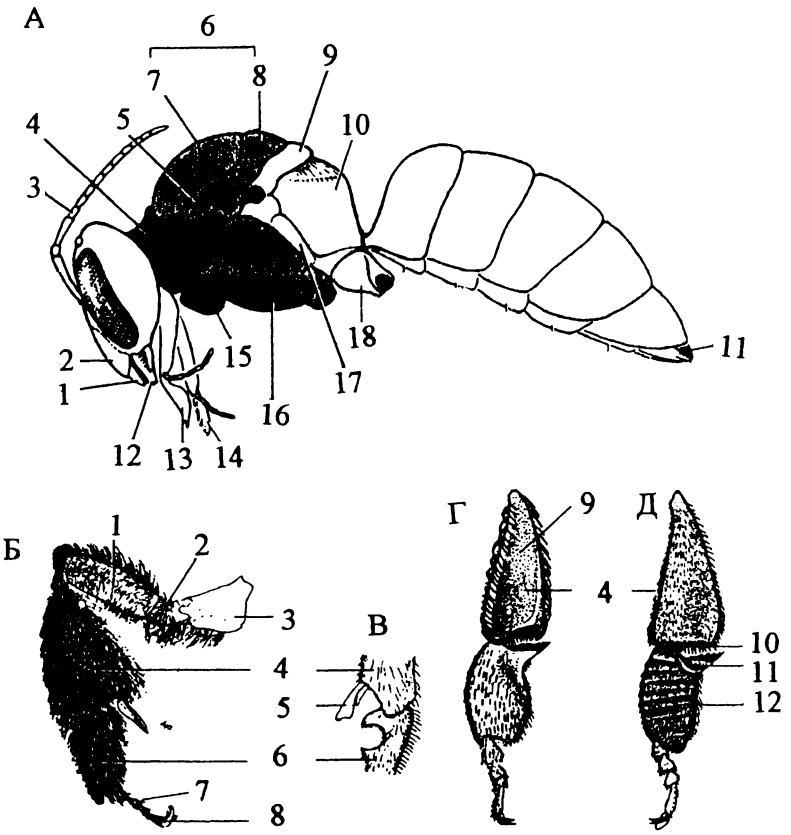


Рис. 98. Отряд Hymenoptera или перепончатокрылые (Gruner, 1993):
А – морфология перепончатокрылых на примере пчелы: *1* – губа; *2* – наличник; *3* – антенна; *4* – пронотум (переднеспинка); *5* – тегула; *6* – мезонотум (среднеспинка); *7* – щит; *8* – щиток; *9* – заднеспинка; *10* – проподеум (первый сегмент абдомена); *11* – пигидиум; *12* – мандибула; *13* – максилла; *14* – язычок (глосса); *15* – кокса первой пары ног; *16* – мезоплевра; *17* – метаплевра; *18* – кокса 3-й пары ног; Б–Д – строение задней ноги у медоносных пчел на примере *Panurgus calcaratus* (Б) и *Apis mellifera* (В–Д): *1* – бедро (фемур); *2* – вертлужок (трохантеллус); *3* – кокса; *4* – голень (тибия); *5* – шпора для очистки ноги; *6* – базальный членик лапки (гарзуса); *7* – лапка (тарзус) *8* – коготковый членик; *9* – корзинка; *10* – пыльцевая камера; *11* – пяточная шпора; *12* – щетка для сбора пыльцы на базальном членике лапки

Передняя пара ног снабжена специальным приспособлением для чистки усиков – специальной вырезкой на первом членике лапки. Вырезка ограничена подвижной шпорой. Усики во время их очистки протягиваются через вырезку. Задние ноги у пчелиных заметно специализированы. Они приспособлены для сбора и переноса цветочной пыльцы в гнездо.

Яйцеклад первоначально ортоптероидного типа, иногда очень длинный. У некоторых наездников может превышать длину остального тела. У пчел и ос он больше не служит для откладки яиц, а выполняет функцию жала. Три из его створок превратились в острые иглы с каналом между ними, служащим для выведения яда. Самцы развиваются из неоплодотворенных гаплоидных яиц. Личинки первично напоминают гусениц бабочек. У высших представителей отряда они упрощены. Низшие представители отряда растительноядны, а среди высших имеются хищники и формы, ведущие паразитический образ жизни.

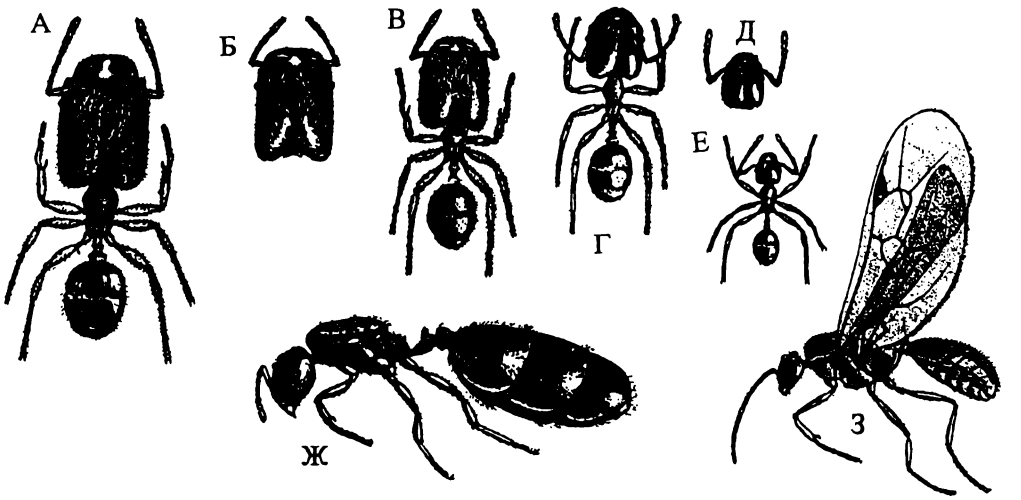


Рис. 99. Отряд Hymenoptera, или перепончатокрылые (Gruner, *1993*). Касты у муравья *Pheidole instabilis*: А — так называемые солдаты; Б–Д — промежуточные формы между солдатами (2–4 мм) и типичными маленькими рабочими самками (Е — 1,5–1,8 мм); Ж — самка; З — самец

Многие виды строят гнезда большей или меньшей сложности, и во многих ветвях группы независимо друг от друга развиваются социальные формы организации. Представители отряда демонстрируют очень сложные формы одиночного и социального поведения, колонии с изощренно сложной структурой населения, обусловленной разделением труда между отдельными особями. Гнезда пчел, ос и муравьев поражают своей сложностью, точностью исполнения.

Отряд перепончатокрылых подразделяется на два подотряда: Symphyta (сидячебрюхие) и Apocrita (стебельчатые) с 71 семейством.

Отряд Trichoptera — ручейники — включает в себя 10 500 видов (рис. 101). Самый крупный представитель отряда — встречающийся в Китае и Японии *Eubasilissa regina* — достигает длины 43 мм (до конца более длинных передних крыльев). Самые мелкие виды имеют длину 1–1,5 мм. Преобладающие размеры крыльев 5–20 мм.

Для ручейников характерны сильно опушенные крылья со слабо развитым поперечным жилкованием. Мандибулы чаще всего рудиментарные или отсутствуют совсем. Прочие ротовые придатки мягкие. Нижние челюсти однолопастные, но с хорошо развитыми щупальцами. Личинки водные, с грудными ногами. Имеют паутинные железы. Они часто живут в трубчатых чехликах. Куколки свободные, в конце жизни подвижные.

Личинки ручейников играют существенную роль в питании донных рыб. В Восточной Азии известны виды, наносящие ущерб посевам риса.

Отряд Trichoptera подразделяется на два подотряда Spicipalpa и Annulipalpa с 41 семейством.

Один из самых известных отрядов насекомых — Lepidoptera, чешуекрылые или бабочки (рис. 102). В состав отряда входят 148 500 ныне известных видов. Самый большой размах крыльев у *Thysania agrippina* — 320 мм. Самая большая площадь поверхности крыльев у *Coscinocera hercules* — 300 кв. см. Самые крупные гусеницы (у вида *Zelotypia stacyi*) достигают длины 150 мм. Самые мелкие бабочки имеют размах крыльев всего 4 мм.

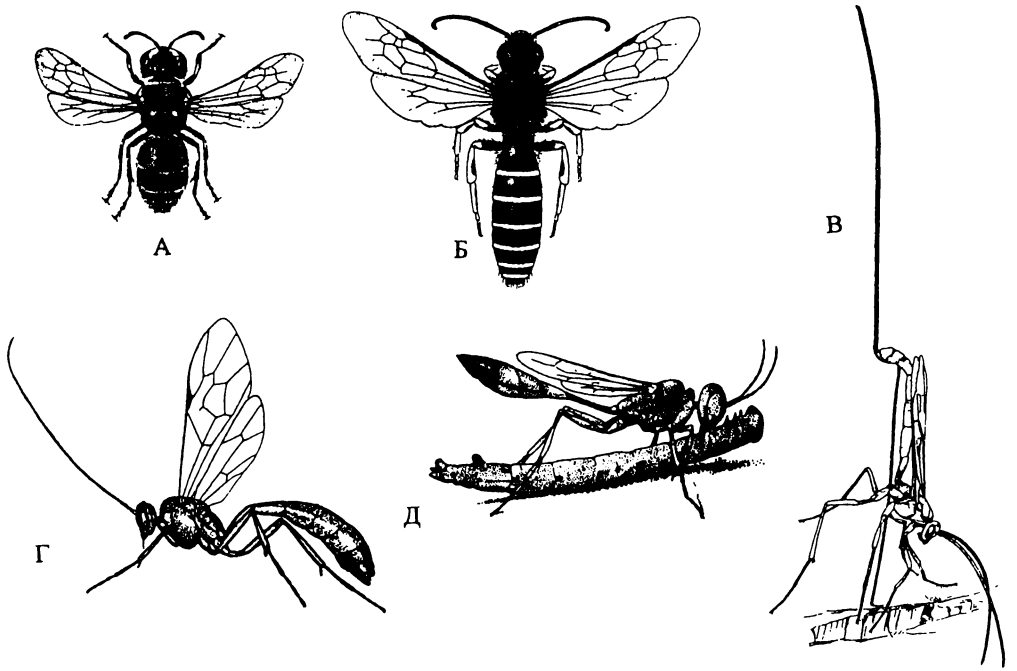


Рис. 100. Отряд Hymenoptera или перепончатокрылые (Gruner, 1993):
А – пчела *Hylaeus variegates*; Б – трутень пчелы *Halictus sexcinctus*; В – самка наездника *Dolichomitus imperator* вонзает сверлящую часть яйцеклада в ствол дерева; Г – *Ophion impressus*; Д – песчаная оса *Ammophila pubescens*

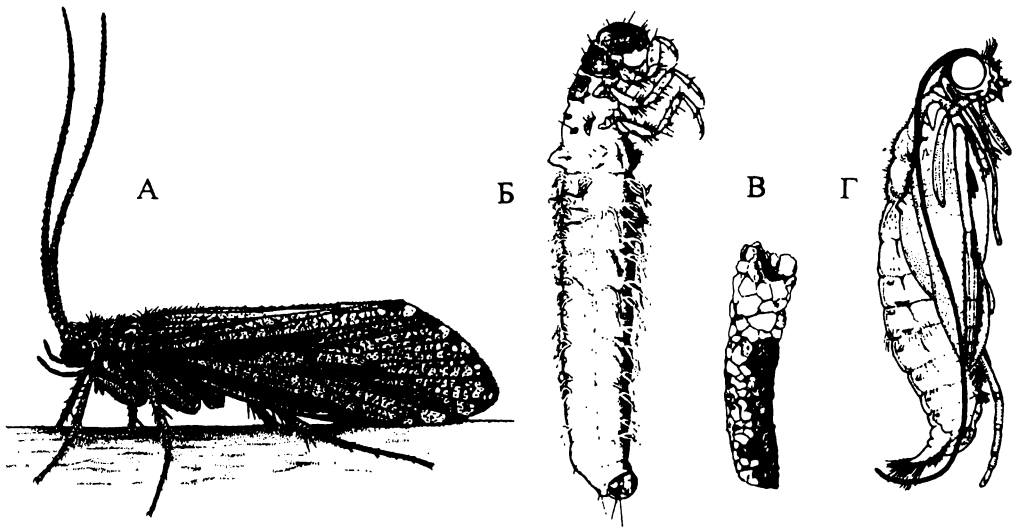


Рис. 101. Отряд Trichoptera – ручейники (Gruner, 1993):
А – самка *Banksiola crotchi*; Б, В – личинка *Asynarchus circopa* (вид сбоку) и ее домик; Г – куколка *Hydropsyche longifurca*, вид сбоку

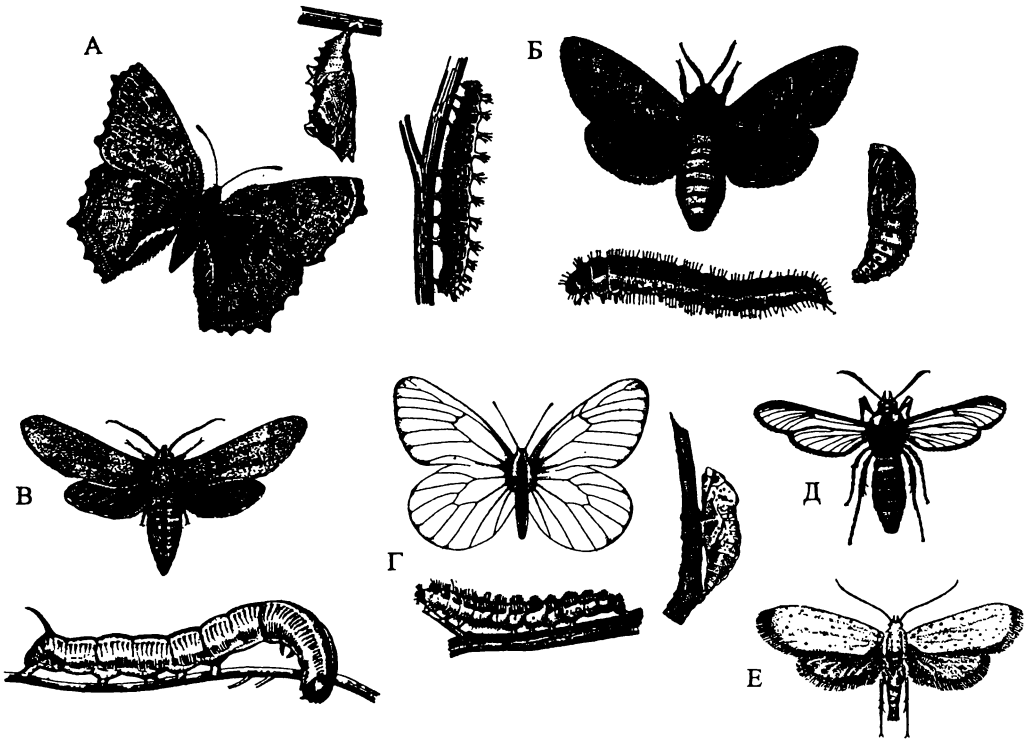


Рис. 102. Отряд Lepidoptera – бабочки (Бей-Биенко, 1966):
А – *Vanessa polychloros* (многоцветница); Б – *Cossus cossus* (древоточец пахучий); В – *Sphinx pinastri* (бражник сосновый); Г – *Aporia crataegi* (боярышница); Д – *Aegeria apiformis* (стеклянница тополевая); Е – *Hyponomeuta matinellus* (моль яблонная)

Наиболее характерные черты строения бабочек – две пары огромных по сравнению с размерами тела перепончатых крыльев, плотно покрытых чешуйками, благодаря чему они и получили свое имя. Ротовые органы чешуекрылых обычно лишены мандибул, превращены в спирально закручивающийся в спокойном состоянии хоботок. Они, как правило, лишены челюстных щупалец. Хоботок приспособлен для всасывания нектара из цветков. Он образован сильно измененными нижними челюстями, которые лишены внутренней лопасти. Нижняя губа недоразвита, но сохранила трехчленистые щупальца. Но у низших форм, в семействе зубатых молей (Micropterygidae), еще сохранились вполне грызущие ротовые органы с развитыми мандибулами и короткими двухлопастными нижними челюстями с длинными щупальцами. У этих бабочек нет хоботка и они питаются пыльцой растений. У некоторых бабочек ротовые органы взрослых особей вообще редуцированы и они не способны питаться во взрослом состоянии. Строение длинных усиков (сяжек) варьируется от обычных нитевидных до булавовидных, веретеновидных и перистых.

Чешуйки, покрывающие крылья, скрадывают жилкование и покрывают также и тело. По своему происхождению это сильно измененные и уплощенные волоски. Они разнообразны по форме и окраске, так как содержат красящие вещества (пигменты), придающие крыльям окраску и формирующие на них рисунок, характерный для данного вида. Самцы в некоторых семействах имеют скопления специальных ароматических чешуек (андрокониев). В тех случаях, когда количество чешуек на крыльях

сильно сокращается, они становятся в той или иной степени прозрачными. Это характерно для определенных таксономических групп бабочек.

В полете оба крыла работают объединено. Это достигается сцеплением обоих крыльев специальным механизмом. Следовательно, функционально бабочки — двукрылые насекомые.

Личинки у подавляющего большинства наземные, в виде гусениц. У последних имеются шелкоотделительные железы, три пары грудных и пять пар брюшных ног. На их подошве имеется венец из крючьев, позволяющий им удерживаться на субстрате. Голова имеет сильно развитые жвалы. Тело покрыто густыми волосками, бородавками или гладкое. Но даже у гусениц с гладкой кожей есть некоторое количество волосков, локализованных в строго определенных местах. Благодаря этому явлению, называемому хетотаксией, по особенностям распределения волосков на теле гусениц можно идентифицировать их видовую принадлежность.

Куколки обычно неподвижные, покрытые. Все их придатки слиты с телом. Окукление обычно происходит там, где гусеница питалась, у многих видов — в почве. Открыто расположенные куколки обычно находятся в коконах, изготовленных из шелковых нитей с примесью разных веществ, реже — из чистого шелка.

Бабочки — растительноядные животные. Взрослые питаются нектаром цветов и участвуют в их опылении, а гусеницы питаются тканями растений. Некоторые виды наносят этим серьезный ущерб сельскому хозяйству. Есть и исключения. Например, гусеницы-кератофаги. К ним относится всем известная платяная моль, питающаяся мехом и шерстью. Гусеница вощинной огневки (*Galleria mellonella*) питается воском и наносит серьезный вред пчеловодству. Есть редко встречающиеся хищные гусеницы, питающиеся такими вредителями, как кокцидии (см. выше). Одновременно всем известен тутовый шелкопряд, коконы которого служат единственным источником для получения шелка.

В состав отряда входят 89 семейств. На территории бывшего СССР известно около 8000 видов.

Представители отряда Siphonaptera (или Aphaniptera) по-своему не менее известны, чем бабочки, поскольку по-русски эти насекомые известны под названием блохи (рис. 103). По сравнению с бабочками отряд блох значительно беднее видами: их всего 2200, из них в Европе 80 видов, а на территории бывшего Советского Союза — около 250. Это мелкие насекомые с длиной тела 0,5–6 мм.

Несмотря на свое всесветное распространение, на то, что они встречаются во всех фаунистических регионах планеты, блохи очень единообразны. Взрослые бескрылые особи — эктопаразитические кровососы млекопитающих (95% видов) и птиц (5% известных видов). Их тело сжато с боков, окрашено во все оттенки коричневого от желтого до черного, сильно склеротизировано. Склериты их тел чешуеобразно налегают друг на друга. Поверхность тела усеяна щетинками и заостренными гребнями, направленными назад. Большинство видов не задерживаются долго на одной особи вида-хозяина, но есть такие роды, как *Echidnophaga* (на куриных птицах) и *Vermipsylla* (на копытных), которые фиксируются своим ротовым аппаратом на теле хозяина навсегда. У песчаных блох (*Tunga*) самки погружаются в кожу хозяев.

Организация блох сложилась под знаком приспособления к паразитированию на теплокровных животных, и их эволюция шла параллельно с эволюцией этих групп животного мира.

Ротовые придатки блох образуют колюще-сосущий аппарат, который в покое прилегает к нижней стороне тела и направлен назад. Он состоит из трех колющих стилетов, формирующих совместно трубку, окруженную чехлом из сложенных губных щупалец. К хоботку прилегает пара хорошо заметных четырехчленистых челюстных щупалец. При сосании стилеты проникают в кожу, затем в ранку поступает

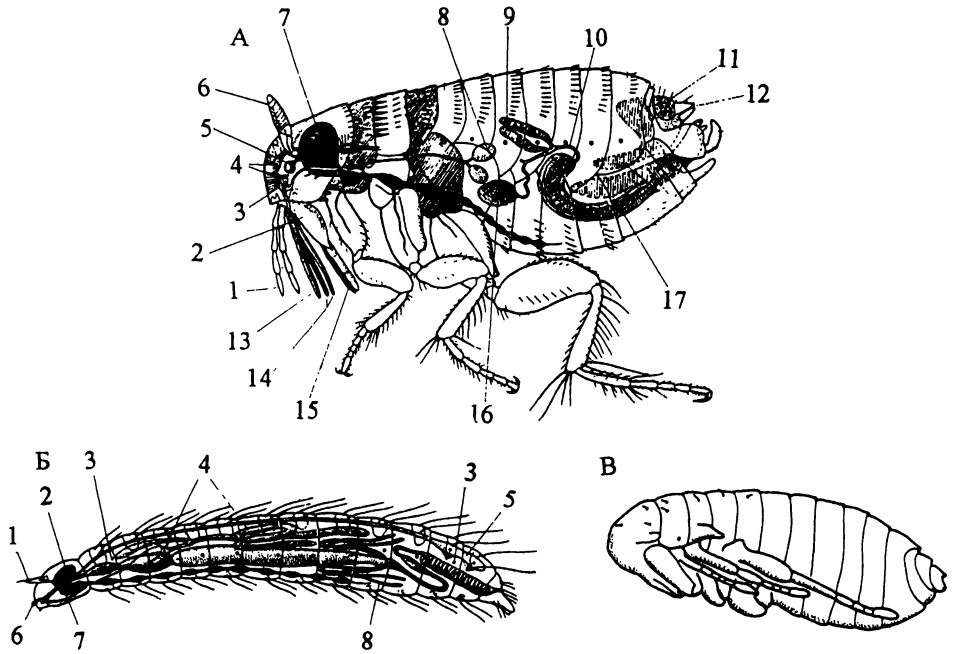


Рис. 103. Отряд Siphonaptera (или Aphaniptera) – блохи (Gruner, 1993):
А – схема строения самца блохи: *1* – максиллярный щупик; *2* – максилла; *3* – нагнетающая мускулатура слюнной железы; *4* – фарингеальный (глоточный) насос; *5* – оцеллюс; *6* – антенна; *7* – церебральный ганглий; *8* – губная железа; *9* – придаточная железа; *10* – семяизвергательный проток; *11* – гипидиальная пластинка; *12* – анус; *13* – надглоточная щетинка; *14* – лациния; *15* – губной щупик; *16* – семенник; *17* – пенис; Б – схема строения личинки: *1* – антенна; *2* – церебральный ганглий; *3* – стигма трахейной системы; *4* – губная железа; *5* – сердце; *6* – мандибула; *7* – подглоточный ганглий; *8* – мальпигиев сосуд; В – куколка в коконе

слюна, предотвращающая свертывание крови, а затем с помощью мышечного насоса передней кишки происходит быстрое всасывание крови.

Ноги служат для цепляния, а также для прыгания. Их тазики очень большие, уплощенные, а бедра короткие, лишь на задней паре ног более длинные.

Яйца откладывают в щели пола, под ковры в местах, где скапливается органическая пыль, и вообще в загрязненных местах. В природе яйца, сваливаясь с тела хозяина, попадают в разные естественные убежища. Личинки червеобразные, безногие, подвижные. Они ведут активный не паразитический образ жизни. У них есть шелкоотделительные железы, открывающиеся на нижней губе. Питаются органическими остатками. По достижении зрелости прядут кокон, в котором окукливаются. Для выхода взрослого животного требуется механическая стимуляция. Поэтому появление человека в пустовавшем помещении может способствовать массовому вылуплению из куколок взрослых блох. Жизненный цикл довольно короткий. Например, у человеческой блохи он длится 4–6 недель.

Значение блох достаточно велико. И не только потому, что они – докучливые паразиты домашних животных и человека. Хотя бороться с ними довольно несложно. Главное средство борьбы – чистота, особенно очистка от всяческих органических остатков щелей в полу, мебели и пр. Но именно блохи – переносчики и хранители чумной инфекции, которая передается им заболевшими чумой грызунами: крысами, сусликами, сурками. Чума передается как человеку, так и грызунам через испражне-

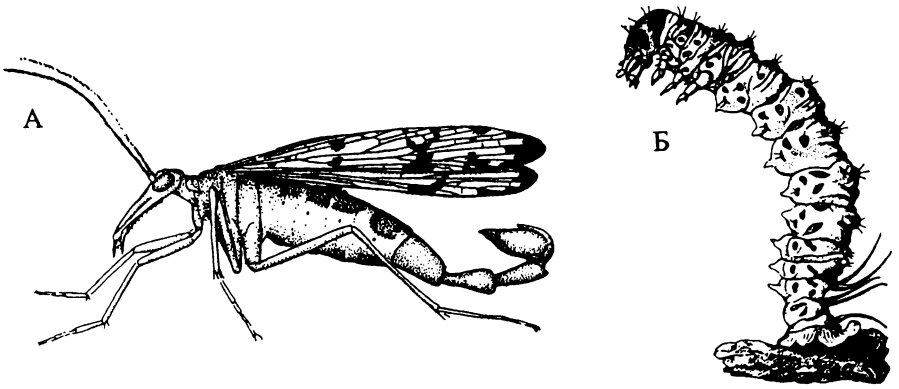


Рис. 104. Отряд Mecoptera — скорпионовые мухи (Gruner, 1993):
А — самец *Panorpa communis*; Б — то же, личинка, прикрепившаяся к субстрату анальными лопастями и поднявшаяся над ним

ния блох или их кровь. Большое значение при этом имеют расчесы на коже, куда и попадают чумные палочки.

До сих пор сохранились природные очаги чумы и в настоящее время главная задача предохранения от возникновения новых эпидемий — контроль за ними и борьба с блохами.

В состав отряда входят четыре подотряда с 22 семействами.

В отряд Mecoptera, называемых также скорпионовыми мухами, входят всего около 600 видов (рис. 104). Минимальные размеры этих насекомых 1,4 мм, а размах крыльев у крупнейшего представителя достигает 70 мм. Скорпионовые мухи сразу обращают на себя внимание особым устройством головы, снабженной своеобразным «рылом» или рострумом — вытянутым передним концом ортогнатической головной капсулы, на конце которого располагается ротовой аппарат грызущего типа. Чаще всего имеют две пары примерно одинаковых крыльев. Крылья характеризуются скорее сетчатым жилкованием, напоминающим таковое у чешуекрылых. И полет у них функционально двукрылый, как у бабочек. Имеются и формы с недоразвитыми крыльями. С другой стороны, у некоторых форм скорпионовых мух наблюдается превращение вытянутого рыла в хоботок и возникновение примитивного сосущего ротового аппарата. У самцов обращает на себя внимание узкий абдомен с загнутым наподобие хвоста у скорпиона задним сегментом, где находятся своеобразно устроенные гениталии. Именно этому скорпионовые мухи обязаны своим названием.

Личинки напоминают гусениц. Они червеобразны, имеют три пары грудных и восемь пар брюшных ног, живут в почве. Там же происходит окукливание. Питаются эти насекомые мертвыми насекомыми, падалью, пометом птиц. Есть хищные формы.

Скорпионовые мухи известны с Верхней Перми (285 млн лет). В современной фауне они представлены восемью семействами.

Отряд Diptera —двукрылые — насчитывает 134 000 современных видов. Самые известные из представителей этого отряда — комары и мухи (рис. 105). Самые крупные размеры — 60 мм и размах крыльев до 100 мм (южноамериканская *Mydas heros*). Размеры тела наименьших двукрылых равны 0,5 мм и размах крыльев 1 мм. К ним относятся, например, мокрецы, входящие в состав печально знаменитого гнуса — стай мелких кровососущих насекомых, изнуряющих людей и животных в летнее время.

Характернейшей чертой строения двукрылых служит наличие лишь единственной пары крыльев — передней. Голова очень подвижная, соединена с грудью тонким

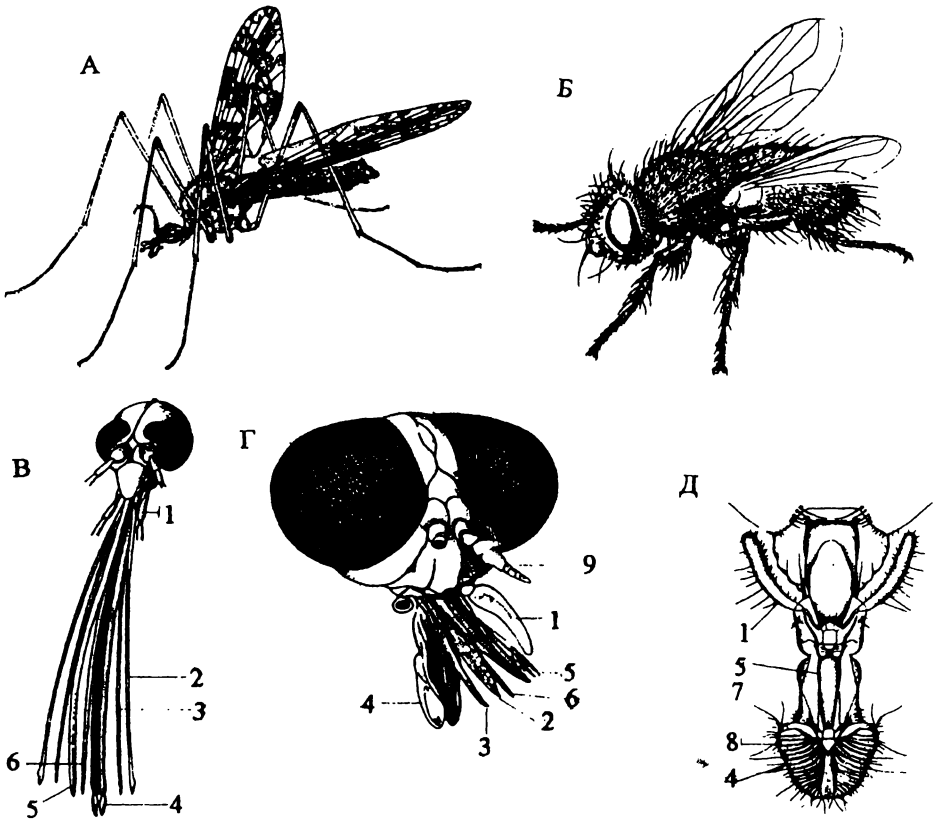


Рис. 105. Отряд Diptera — двукрылые, или комары и мухи (Gruner, 1993):
А — *Protoplasa fitchii* как образец типичного габитуса комара; Б — *Blondelia nigripes* как образец типичного габитуса мухи; В–Д — типы ротовых аппаратов двукрылых: В — комар из сем. Culicidae; Г — слепень (сем. Tabanidae); Д — муха *Calliphora* sp. (сем. Calliphoridae): *1* — максиллярный щупик; *2* — мандибула; *3* — максилла; *4* — губной щупик (лабеллум); *5* — губа; *6* — гипофаринкс *7* — прементум; *8* — псевдотрахеи; *9* — антенна

шейным стебельком. Форма головы часто шаровидная. Большая ее часть занята огромными фасеточными глазами, которые нередко, особенно у самцов, соприкасаются между собой. Ротовые органы в виде хоботка приспособлены для сосания или слизывания. Строение хоботка благодаря этому необычайно разнообразно. Насчитывают 5–6 модификаций хоботка. Постоянный компонент ротового аппарата — удлиненная верхняя губа, под которой располагается длинный и тонкий подглоточник со слюнным протоком. Снизу ротовые придатки вкладываются в нижнюю губу, которая на вершине обычно расширена и несет пару сосательных лопастей (сосальце или лабеллюм). Он, видимо, представляет собою видоизмененные нижнегубные щупальца. Прочие элементы ротового аппарата насекомых могут в некоторых группах исчезать.

Наиболее полный набор ротовых частей имеется у кровососущих форм: у комаров, мошки, слепней. У комаров-кровососов ротовой аппарат колюще-сосущий. Жвалы (мандибулы) и нижние челюсти превращены в четыре колющие щетинки, которые служат для прокалывания кожи. Верхняя губа трубчатая и служит протоком для всасываемой пищи. Все эти рабочие элементы ротового аппарата вместе с подглоточником вкладываются в нижнюю губу, которая не участвует в проколе и

коже и отгибается при этом коленообразно назад. У слепней ротовой аппарат сходного типа, но с более короткими и толстыми компонентами. У двукрылых, питающихся нектаром, а также плотными питательными веществами, содержащими и жидкость (например, навоз), хоботок мягкий, сильно преобразован, лишен жвал, а у высших групп и нижних челюстей. Нижняя губа превращена во втягиватель (гаустеллум), на вершине которого сильно развит лабеллюм. Он мясист, устроен особенно сложно, снабжен на конце хоботковым отверстием. На своей концевой поверхности у высших мух он имеет фильтрующий орган — псевдотрахеи. Этот орган состоит из множества похожих на трахеи канальцев, выстланных изнутри неполными хитиновыми кольцами и пронизанные большим количеством мелких отверстий.

Крупный грудной отдел тела состоит из гипертрофированного среднего сегмента и тесно с ним слившихся маленьких передне- и заднегруди. Личинки безногие, а у некоторых групп с редуцированной головой. Куколка нередко в ложнококоне. Крылья характеризуются малым количеством поперечных жилок и так называемой костализацией у высших групп: продольные жилки перемещаются ближе к переднему краю крыла. Задние крылья полностью отсутствуют. От них остались так называемые жужжальца — булавовидные образования, обильно снабженные сенсиллами.

Полет многих двукрылых достигает высокого совершенства. Ритм работы у комнатной мухи достигает 330, а у мельчайшего комара-мокреца — до 1000 колебаний в секунду. Считается, что жужжальца, с одной стороны, служат стимуляторами нервной системы и обеспечивают быстрое включение в работу крыльев, а с другой — стабилизируют полет, то есть помогают насекомому поддерживать равновесие.

Ноги могут быть очень длинными, например, у комаров, и особенно у долгоножек (семейство Tipulidae).

Жизненные циклы двукрылых очень разнообразны. Среди них есть яйцекладущие и живородящие. Яйца откладываются на самые разные субстраты и в различные среды: в воду, в почву или на нее, на различные гниющие и разлагающиеся вещества, на тело животных. Личинки безногие и часто лишены головы. Ротовые органы последних представлены парой длинных ротовых крючьев. Куколка либо свободная, либо в ложном коконе, образованном отставшей от тела, но не сброшенной последней личиночной оболочке — пупарии.

У многих видов годичный цикл, но не менее часто встречается способность давать несколько генераций в год (до 6–10 генераций — у малярийного комара или комнатной мухи). Имеется немало паразитических форм — от многочисленных кровососов до настоящих паразитов, у которых личинки развиваются в теле других насекомых, млекопитающих, птиц, а также и человека. Для кровососов характерно наличие так называемого гонотрофического цикла, то есть зависимости между количеством созревающих яиц и величиной принятой порции крови.

Значение двукрылых в Природе и в человеческой деятельности трудно недооценить. Среди них множество видов, которые принимают активное участие в деструкции органического вещества, играя важную роль в сообществах суши. Но среди них множество вредных и опасных насекомых. Это комары и москиты, служащие переносчиками возбудителей разных видов паразитарных заболеваний: малярий, лихорадок, лейшманиозов, пендинской язвы. Это мухи це-це, переносящие трипаносом — возбудителей тяжелых заболеваний. Среди них есть виды, наносящие ущерб человеческой деятельности, например оводы, чьи личинки паразитируют в кожном покрове копытных, приводящих скот, с одной стороны, к изнурению, а с другой — наносящих многомиллионные убытки порчей кож рогатого скота.

Отряд подразделяется на подотряды Nematocera (низшие двукрылые, комары) с 35 семействами и подотряд Brachycera (высшие двукрылые или мухи) с 113 семействами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Афанасьева Э. Л. Отряд Copepoda — Веслоногие, подотряд Calanoida // Атлас и определитель пелагобионтов Байкала с краткими очерками по их экологии. Новосибирск: Наука, 1995. С. 365–405.
2. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир. 1992. 583 с.
3. Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. СПб.: Проспект Науки, 2008. 496 с.
4. Беляев Г. М. Глубоководные океанические желоба и их фауна. М.: Наука, 1989. 255 с.
5. Бирштейн Я. А. Подтип Жабродышащие // Жизнь животных. Беспозвоночные / Под ред. Л. А. Зенкевича. М.: Просвещение, 1968. Т. 2. С. 377–529
6. Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. Определитель Calanoida пресных вод СССР // Определители по фауне СССР. СПб.: Наука, 1991. Т. 157. 503 с.
7. Буруковский Р. Н. О биологии креветки *Systellaspis debilis* (A. Milne Edwards 1881) (Decapoda, Natantia, Oplophoridae) // Бюл. Моск. о-ва испытателей Природы. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 2. С. 60–70.
8. Буруковский Р. Н. О биологии креветки Pasiphaea semispinosa Holthuis 1951 (Crustacea, Decapoda, Pasiphaeidae) в водах Намибии // Гидробиологические исследования в Бассейне атлантического океана. Т. 2. Морская гидробиология. Сб. Калининградского отделения ВГБО. 2000. С. 66–75
9. Вагин В. Л. Мешкогрудые раки Ascothoracida. Казань: Изд. Казанского университета, 1976. 140 с.
10. Давиташвили Л. Ш. Краткий курс палеонтологии. М.: Гос. науч.-техн. изд. лит. по геологии и охране недр, 1958. 544 с.
11. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. 7-е изд. М.: Высшая школа, 1981. 605 с.
12. Друщиц В. В. Палеонтология беспозвоночных. М.: МГУ, 1974. 528 с.
13. Заренков Н. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных (материалы к лекциям). Членистоногие (общие сведения). Ракообразные. Часть 1. М.: МГУ, 1982. 194 с.
14. Заренков Н. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных (материалы к лекциям). Членистоногие (общие сведения). Ракообразные. Часть 2. М.: МГУ, 1983. 198 с.
15. Зевина Г. Б. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha (Cirripedia, Thoracica) Мирового океана. I. Семейство Scalpellidae. Л.: Наука, 1981. 406 с.
16. Зевина Г. Б. Усоногие раки подотряда Lepadomorpha (Cirripedia, Thoracica) Мирового океана. II. Л.: Наука, 1982. 221 с.
17. Касьянов В. Л., Корн О. М., Рыбаков А. В. Репродуктивная стратегия усоногих ракообразных. 1. Половой диморфизм, репродуктивная система, гаметогенез // Биология моря. 1997. Т. 23, № 5. С. 263–274.
18. Касьянов В. Л., Корн О. М., Рыбаков А. В. Репродуктивная стратегия усоногих ракообразных. 2. Бесполое размножение, плодовитость, репродуктивные циклы // Биология моря. 1997. Т. 23, № 6. С. 337–344.
19. Клюге Н. Ю. Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. Сер.: Учебники для вузов. Специальная литература. СПб.: Лань, 2000. 336 с.
20. Колбасов Г. А. Новый вид ракообразных рода *Gorgonoolaures* (Crustacea, Thecostraca, Ascothoracida) — паразитов горгонарий из района Вьетнама // Зоол. ж. 2004. Т. 83, вып. 5. С. 536–548.
21. Корнев П. Н. Первое нахождение представителей подкласса Tantulocarida в Белом море // Зоология беспозвоночных. Вып. 1. С. 53–58.
22. Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М.: Советская наука, 1955. 396 с.
23. Ломакнина Н. Б. Эуфаузииды Мирового океана (Euphausiacea). Л.: Наука, 1978. 222 с.
24. Мархасева Е. Л., Разживин В. Ю. Вертикальное распределение веслоногих рачков семейства Aetidaeidae (Copepoda, Calanoida) в районе Курило-Камчатского желоба // Океанология. 1992. Т. 32, вып. 5. С. 888–896.
25. Мельник Н. Г., Тимошкин О. А., Сиделева В. Г. Распределение *M. branicki* и некоторые особенности его экологии. 5, 3 // 5. Пелагические Amphipoda — Macrohectopus branicki

(Dyb). Атлас и определитель пелагобионтов Байкала с краткими очерками по их экологии. Новосибирск: Наука, 1995. С. 511–522.
26. Муратов В. М. Экологическая характеристика щитня Triops cancriformis (Bosc) (Crustacea) карповых выростных прудов. Автореф. дис. Минск, 1995. 20 с.
27. Науменко Е. Н., Полунина Ю. Ю. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) — новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в европейских морях России. Сб. научных трудов. Апатиты, 2000. С. 121–129.
28. Несис К. Н. Глаза, чтобы видеть кипяток // Природа. 1990. № 7. С. 90–91.
29. Павлов В. Я. Периодическая система членистых. М.: Изд. ВНИРО, 2000. 185 с.
30. Старобогатов Я. И. Система ракообразных // Зоол. ж. 1986. Т. 65, вып. 12. С. 1769–1781.
31. Старобогатов Я. И. Филогения и система членистоногих (Arthropoda) // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111, вып. 6. С. 828–839.
32. Тахтеев В. В. Море загадок. Рассказы об озере Байкал. Изд. Иркутского гос. университета, 2001. 158 с.
33. Тахтеев В. В., Окунева Г. Л., Книжин И. Б. О распространении батинеллид (Crustacea, Bathynellacea) в байкальсом регионе // Исследование водных экосистем Восточной сибири. Тр. биолого-почвенного факультета ИГУ. 2000. Вып. 3. С. 101–103.
34. Телеш И. В., Литвинчук Л. Ф., Большагин П. В., Крылов П. И., Панов В. Е. Особенности биологии понто-каспийского вида *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) в Балтийском море // Виды-вселенцы в европейских морях России. Сб. научных трудов. Апатиты, 2000. С. 130–151.
35. Тимошкин О. А. Биоразнообразие фуны Байкала. Обзор современного состояния изученности и перспективы исследования // Атлас и определитель пелагобионтов Байкала с краткими очерками по их экологии. Новосибирск: Наука, 1995. С. 25–51.
36. Шарова И. Х. Зоология беспозвоночных. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 1999. 592 с.
37. Anderson D. T., Edit. Invertebrate zoology. 1998. Oxford University Press. Melbourne. 467 p.
38. Baba K., Hayashi K.-I., Toryama M. Decapod Crustaceans from continental shelf and slope around Japan. J. Fish. Resources Conserv. Ass. 1986. Tokyo. Japan. 336 p.
39. Bellan-Santini D. Ordre des Amphipodes (Amphipoda Latreille, 1816). 6. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. T. VII. Fasc. IIIA. 1999. Crustcés Péracarides // Mem. Inst. Oceanographique fondation Albert I, Prince de Monaco. № 19. P. 91–176.
40. Boxshall G. A., Lincoln R. J. Nantulocarida, a new class of Crustacea ectoparasitic on other crustaceans // J. of Crustacean Biology. 1983. Vol. 3, № 1. P. 1–16.
41. Boxshall G. A., Lincoln R. J. The Life cycle of the Tantulocarida (Crustacea) // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1987. B 315. P. 267–303.
42. Boxshall G. A. Ordre des Mictacés (Mictacea Bowman, Garner, Hessler, Ileffe, Sanders, 1985). 5. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. 1999. T. VII. Fasc. IIIA. Crustcés Péracarides // Mem. Inst. Oceanographique fondation Albert I, Prince de Monaco. № 19. P. 87–90.
43. Brandis D., Schuster A. Süsswasserkrabben and das Sternbild Krebs — Kulturgeschichte der Süsswasserkrabben in mesopotamischen Hochkulturen // Natur und Museum. 1999. Bd. 129. Heft 3. S. 73–81.
44. Brusca R. C., Brusca G. J. Invertebrates. Second edition / Sinauer Associates, Inc., Publishers. 2002. Sunderland, Massachusetts, 01375. 936 p.
45. Chace F. A., Jr., Hobbs H. H. The freshwater and terrestrial Decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica / Smithsonian Institution Press. 1969. Washington, D. C. 258 p.
46. Chung-hung Hu. Ontogenesis of two middle Cambrian trilobites from the Great Basin of the western United States // J. of Taiwan Musem. Vol. 5 (2). P. 107–117.
47. Dathe H. H. (Ed.) Insecta. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose Tiere. 5. Teil: Insecta) // Gustav Fischer Verlag. Jena. 2003. 961 S.
48. FAO yerbook Fishery statistic/ Capture production // FAO Fisheries Series № 60. 2002. Vol. 90/1. 2000. 619 p.
49. Faxon W. Preliminary descriptions of the new species of Crustacea. Reports on the dredging operations off the West Coast of Central America to the Galapagos, to the West Coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U. S.

fish comssion steamer «Albatross», during 1891 // Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard college. Cambidge. 1893. Vol. XXIV. P. 149–220.
50. Gruner H.-E. 1993. Stamm Arthropoda. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta) // Gustav Fischer Verlag. Jena. 1993. S. 341–442.
51. Hessler R. R. Ordre des Spélaeogriphacés (Spelaeogriphacea Gordon, 1957). 3. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. 1999. T. VII. Fasc. IIIA. Crustcés Péracarides // Mem. Inst. Oceanographique fondation Albert I, Prince de Monaco. № 19. P. 35–38.
52. Holthuis L. B. The recent genera of the Caridean and Stenopodidean shrimps (Cristacea, Decapoda) with an appendix on the order Amphionidacea // Nationaal Natuurhistorisch Museum. 1993. Leiden. 328 p.
53. Holthuis L. B. Marine lobsters of the World // FAO Fisheris Synopsis. № 125. 1993. FAO species catalogue. Vol. 13. 292 p.
54. Huys R., Boxshall G. A. Copepod Evolution. The Ray Society. № 159. London. 1991. 468 p.
55. Jones D. S., Morgan G. J. A field guide crustaceans of australian waters. 1993. REED. 216 p.
56. McLaughlin P. A. Comparative morphology of recent Crustacea. 1983. W. H. Freeman and Company. San Francisco. 77 p.
57. Martin J. W., Davis G. E. An updated classification on the recent Crustacea // Science Series Natural History Museum of Los Angeles. 2001. № 39. 132 p.
58. Mauchline J. The biology of Mysids and Euphausiids // Advances in marine biology. 1980. Vol. 18. 369 p.
59. Monod Th., Cals Ph. Ordre des Thermosbenacés (Thermosbenacea Monod, 1927). 2. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. 1999. T. VII. Fasc. IIIA. Crustcés Péracarides // Mem. Inst. Oceanographique fondation Albert I, Prince de Monaco. № 19. P. 11–30.
60. Moritz M. 1. Unterstamm Arachnata. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta) // Gustav Fischer Verlag. Jena. 1993. S. 66–420.
61. Newman W. A. Two new deep-sea Cirripedia (Ascothoracica and Acrothoracica) from the Atlantic // J. mar. biol. Ass. U. K. 1974. Vol. 54. P. 437–456.
62. Nouvel H., Casanove J.-P., Lagardure J.-P. Ordre des Mysidacés (Mysidacea Boas, 1883). 4. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. 1999. T. VII. Fasc. IIIA. Crustcés Péracarides // Mem. Inst. Oceanographique fondation Albert I, Prince de Monaco. № 19. P. 39–91.
63. Ohtsuka S., Hanamura Yu., Kase T. A new species of Thetispelecaris (Crustacea: Peracarida) from submarine cave on Grand Cayman Island // Zoological Science. 2002. Vol. 19. P. 611–624.
64. Perez Farfante i., Kensley B. Penaeoid and Sergestoid shrimps and prawns of the world. Key and diagnoses for the families and Genera. Mém. Mus. Nat. d'Hist // Natur. 1997. T. 175. 233 p.
65. Richter, R. Crustacea (Paläontologie). In R. Dittler, G. Joos, E. Korschelt, G. Linck, F. Oltmanns, K. Schaum (eds.). Handwörtenbuch der Naturwissenschaften (second edition). 1933. Gustav Fisher Jena. S. 840–864.
66. Simon H.-R. Die Artenzahl der Insekten // Entomologische Zeitschrift. 1994. Bd. 15, № 1. Essen. 25 s.
67. Williams A. B. Marine Decapod Crustaceans of the Carolinas // Fishery Bul. 1965. Vol. 65. № 1. 298 p.
68. Williamson D. I. *Amphionides reynaudii* (H. Milne Edwards), representative of a proposed new order of eucaridan Malacostraca // Crustacean. 1973. Vol. 25. P. 35–50.
69. Yanagimachi R. The life-cycle of Peltogasterella (Cirripedia, Rhizocephala) // Crustaceana. 1961. Vol. 2, part 3. P. 183–186.

Часть 5

НАДТИП AMERA
и дополнение

СОДЕРЖАНИЕ ЧАСТИ 5

Надтип Amera. Общая характеристика 779
Тип Mollusca 780
Подтип Amphineura 783
Класс Polyplacophora 783
Класс Aplacophora 786
Подкласс Solenogastres 787
Подкласс Caudofoveata 790
Подтип Conchifera 792
Общая характеристика раковинных моллюсков 792
Класс Monoplacophora 794
Класс Gastropoda 797
Подкласс Prosobranchiata 813
Отряд Diotocardia 813
Отряд Monotocardia 815
Подкласс Opisthobranchia 818
Подкласс Pulmonata 819
Отряд Basommatophora 820
Отряд Stylommatophora 820
Класс Scaphopoda 821
Класс Bivalvia 823
Отряд Protobranchiata 837
Отряд Filibranchiata 837
Отряд Eulamellibranchiata 839
Отряд Septibranchiata 842
Класс Cephalopoda 842
Внешнее строение 842
Скелет 848
Органы мантийной полости. Целом 849
Кровеносная система 851
Экскреторная система 851
Нервная система 853
Пищеварительная система 855
Репродуктивная система 857
Подкласс Nautiloidea 859
Подкласс Coleoidea 860
Отряд Sepiida 860
Отряд Teuthida 861
Отряд Vampyromorpha 863
Отряд Octopoda 864
Тип Dinophila 866
Класс Dinophillida 866
Тип Sipuncula 870
Тип Echiurida 878
Тип Prosopygia 883
Класс Phoronida 884
Класс Bryozoa 890
Подкласс Phylactolaemata 897
Подкласс Stenolaemata 897
Подкласс Gymnolaemata с двумя отрядами Ctenostomata и Cheilostomata 897
Класс Brachiopoda 898
Тип Echinodermata 905
Общая характеристика 905
Класс Asteroidea 914
Класс Ophiuroidea 919
Класс Echinoidea 922
Класс Holothurioidea 927
Подтип Pelmatozoa 932
Класс Crinoidea 932
Тип Chaetognatha 936
Литература 940

Дополнение 943
Тип Onychophora 943
Тип Tardigrada 949
Тип Pentastomida 953
Литература 959

НАДТИП AMERA (= MOLLUSCOIDEA)

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В надтипе Amera объединены беспозвоночные, характеризующиеся наличием неметамерного целома. Это, казалось бы, очень далеко друг от друга отстоящие и очень разнообразные животные, сильно отличающиеся внешне, анатомически и по образу жизни. Среди них преобладают морские, но есть и пресноводные, и наземные животные. Большинство их — одиночные свободноживущие формы, но имеются колониальные и паразитические. Некоторые из них имеют очень важное промысловое значение. Они настолько разнообразны, что в существующей системе беспозвоночных их располагают в совершенно разных местах филогенетического древа.

Мы отдаем себе отчет, что наше построение — не более чем еще одна гипотеза, которая базируется не столько на новых фактах, сколько на нашем истолковании уже имеющихся данных. Но в наших построениях нет произвола. В своих рассуждениях мы исходили не только из известных фактов, но и из конкретных допущений, которые не использовали создатели других учебников.

Существование амерных целомат бесспорно. К ним без всяких колебаний относят типы Sipuncula, Echiura и Mollusca. Мы добавляем к выше перечисленным червей из типа Dinophila (ранее относимых к отряду Archiannelida типа Annelida), а также типы Prosopygia (= Tentaculata, Lophophorata), Echinodermata и Chaetognatha. Три последних типа большинство специалистов вообще относят ко вторичноротым (Deuterostomia), однако мы, вслед за Н. А. Ливановым, считаем, что разделение всех животных на первично- и вторичноротых избыточно, и не рассматриваем этот подход в данной книге. С другой стороны, Prosopygia и Echinodermata считают не амерными, а так называемыми олигомерными целомическими животными. Утверждают, что их целом состоит из двух или трех пар целомических мешков. Мы же полагаем, что они амерны и олигомерность их целома вторична. Действительно, в соответствии с «миоцель-теорией» Н. А. Ливанова, которую мы разделяем, целом — опорное образование, которое возникает как полость, образующаяся в прилежащей к кишечнику мускулатуре и заполненная жидкостью. Стенками этой полости служат эпителизованная поверхность продольной мускулатуры кожно-мускульного мешка. Лишь у достаточно продвинутых групп кольчатых червей образуется оформленная выстилка целомической полости — целотелий, который и служит стенкой целомических мешков. Но даже в этом случае он представляет собой анатомическое целое с мускулатурой, неотделим от нее и должен рассматриваться в этом единстве. Поэтому стенки, разделяющие между собой смежные целомические мешки (мезентерий или диссепименты), представляют собой многослойные морфоанатомические структуры. Они состоят из двух слоев целотелия и разделяющих их слоев мышц. У иглокожих и прозопигий имеющиеся целомические образования не разделены диссепиментами, так как между целотелиями, разделяющими смежные полости, нет мускулатуры. Следовательно, эти перегородки — вторичные образования, которые Н. А. Ливанов называет диафрагмами. Они образовались в результате подразделения единственной пары целомических мешков в связи с возникновением разделения физиологического труда между их разными частями.

Следующий вопрос, который закономерно возникает: что явилось причиной появления амерного целома? Система замкнутых объемов, заполненных несжимаемой жидкостью, — полимерный целом — благодаря своим гидравлическим свойствам предоставлял широкие возможности его обладателям из-за способности целомических мешков в результате сокращения разных частей мускулатуры менять форму при неизменном объеме. Это привело, в частности, к типичному для кольчатых червей

передвижению по субстрату с помощью синусоидальных (перистальтических) изгибов тела. Невозможность такого способа движения для амерных целомат не требует особых доказательств. Поэтому они демонстрируют другие разнообразные способы передвижения, или неподвижны (см. ниже). Следовательно, должны существовать иные причины возникновения амерного целома, не связанные с особенностями локомоторного аппарата обладателя этой морфоанатомической структуры.

Обращает на себя внимание, что при всем разнообразии амерных целомат у них, независимо от размеров тела, в той или иной степени редуцирована или отсутствует кровеносная система, которая прекрасно развита у подавляющего большинства полимерных животных. Редукция, или отсутствие кровеносной системы, всегда связана с уменьшением размеров животных. У мелких форм кровеносная система может исчезать полностью. Характерно, что у тех из Amera, у которых кровеносная система более или менее хорошо развита, она исходно представляет собой одиночное или двойное кольцо вокруг кишечного тракта. А в пределах всей этой группы неоднократно наблюдается редукция кровеносной системы в самых широких пределах, вплоть до ее полного исчезновения. Это дает основание для предположения, что предки амерных целомат на начальном этапе их эволюции также прошли этап миниатюризации разной степени. Как это уже было показано при описании беспозвоночных из типов Nemathelimintes, Cephalorhyncha и Rotatoria, миниатюризация, как следствие ухода в микробиотопы, — один из путей избежания пресса хищников. Следовательно, та или иная степень редукции кровеносной системы — своеобразный индикатор того, что в филогении группы был период адаптации к обитанию в микробиотопах и закономерно возникающая в результате этого миниатюризация. Возможно, именно это — причина появления амерных целомат.

В соответствии с законом Долло у тех амерных целомат с исходно полностью редуцированной кровеносной системой, которые вторично в процессе эволюции группы снова достигли больших размеров (Sipuncula), кровеносная система вновь не возникла. Ее функция перешла к жидкости, заполняющей полость тела.

Наличие у всех амерных целомат хорошо выраженного целотелия (целомического эпителия) позволяет предположить, что их предками были какие-то достаточно эволюционно продвинутые кольчатые черви, у которых полностью завершился процесс эпителизации апикальных частей клеток продольной мускулатуры.

≡Тип Mollusca≡

Моллюски, которых часто называют улитками, — широко известная любому обывателю группа беспозвоночных. Среди амерных целомат это, без сомнения, доминирующий по объему тип. Он по праву также занимает третье место среди всех животных, уступая лишь насекомым и нематодам. Только современные моллюски насчитывают более 130 000 видов. Они освоили дно и толщу океана от уреза воды и его поверхности до абиссали. Широко распространены моллюски во всех типах водоемов суши. Освоили они и сушу от уреза воды до линии снегов. Среди моллюсков есть донные и пелагические, активно подвижные, зарывающиеся в грунт и сидячие формы. Подавляющее большинство видов — свободноживущее. Но имеются и сильно специализированные паразитические формы. Размеры тела моллюсков варьируются примерно от 1 мм до 1 м. А среди головоногих известны гигантские кальмары рода *Architeuthis*, крупнейший представитель которого вместе с руками достигает длины 21,95 м. Длина тела этой особи была равна примерно 8 м, а масса тела — более тонны.

Для того чтобы составить представление о типе организации моллюсков как амерных целомических животных, мы предлагаем рассмотреть историческую реконструкцию процесса становления важнейших морфоанатомических особенностей организации моллюсков, которые наиболее отчетливо и наглядно проявляются у вы-

сших форм. Этот процесс изложен в максимально упрощенном и схематизированном виде, что позволяет сделать самую общую его оценку

Гипотетический предок моллюсков может быть изображен в виде неметамерного целомического червя (рис. 1 А, Б). В его строении должны присутствовать основные элементы, характерные для кольчецов. Следовательно, он должен иметь тело червеобразной формы, сквозной пищеварительный тракт, который охвачен кольцевым сосудом (или сосудами). Наиболее крупный из них должен выполнять пропульсаторную функцию, то есть служить сердцем. Нерасчлененный целом должен иметь пару метанефридиев. Нервная система в виде окологлоточного нервного кольца и пары брюшных нервных стволов.

Эволюция моллюсков протекала под знаком приспособления к подвижному донному образу жизни, сочетающемуся с пассивной обороной в виде спинного известкового щитка, и к питанию обрастанием. Невозможность перистальтического передвижения, характерного для полимерных целомат, привело к дифференциации разных участков кожно-мускульного мешка для выполнения разных функций и, как и следовало ожидать, к его распаду на отдельные пучки. Так, мускулатура вентральной стороны тела стала выполнять локомоторные функции, в результате чего была гипертрофирована и превратилась в подошву. Возникло так называемое скользящее движение моллюсков благодаря волнообразным сокращениям мышц, облегченное работой ресничного эпителия подошвы (рис. 1 В, Г). Остальная мускулатура со временем стала выполнять функции втягивания или высовывания тела моллюска из раковины, развившейся из дорсального щитка (или щитков). Из-за появления щитка, а затем и раковины, свободная энергоотдача через всю поверхность тела, как это происходит у кольчатых червей, оказалась затруднена, что стало одной из причин разрастания спинной стороны. Это привело к образованию внутренностного мешка, в который переместились внутренние органы. Вместе с кишечником во внутренностный мешок попали брюшные нервные стволы, получившие название плевровисцеральных, и кольцеобразное сердце, пронзенное кишечником.

По мере разрастания внутренностного мешка развивалось противоречие между увеличивающейся массой тела и относительным уменьшением площади подошвы. Оно отчасти компенсируется ее разрастанием в стороны и удлинением тела позади анального отверстия. Так возникает нога современного брюхоногого моллюска. В результате этого анус смещается вверх на дорсальную сторону ноги, оставаясь лежать недалеко от границы внутренностного мешка. Именно благодаря разрастанию внутреннего мешка дорсальный щиток превращается в раковину, которая теперь служит не только органом пассивной обороны, но и опорой мягкому телу моллюска, его наружным скелетом (рис. 1 Д). Интенсификация оборонительной функции раковины приводит к ее дальнейшему увеличению, в результате чего появляется возможность втягивания в нее и ног, и головы в случае необходимости. Дорсальная мускулатура превращается в мышцы-ретракторы (раковинные или колумелярные мышцы). Эпителий, вырабатывающий раковину и охватывающий внутренностный мешок, называется мантией. Но этой функцией роль мантии не ограничивается. Она образует кольцевую складку между краями раковины и телом моллюска — мантийную полость — и начинает выполнять дыхательную функцию, так как свободная поверхность тела моллюска становится относительно очень маленькой. В результате именно в мантийной полости появляется пара перистых жабр — ктенидиев. Благодаря этому объем мантийной полости уменьшается до небольшого участка, позволяя использовать остальную часть кольцевой складки для втягивания головы и ноги моллюска — цефалоподиума. Поскольку сначала под защиту раковины втягивается голова, а затем нога, участок, занимаемый дыхательным отделом мантийной полости, оказывается сзади. Сюда же открывается пищеварительная (анус) и экскреторная системы. Целом, утративший функцию опоры тела, сохранил

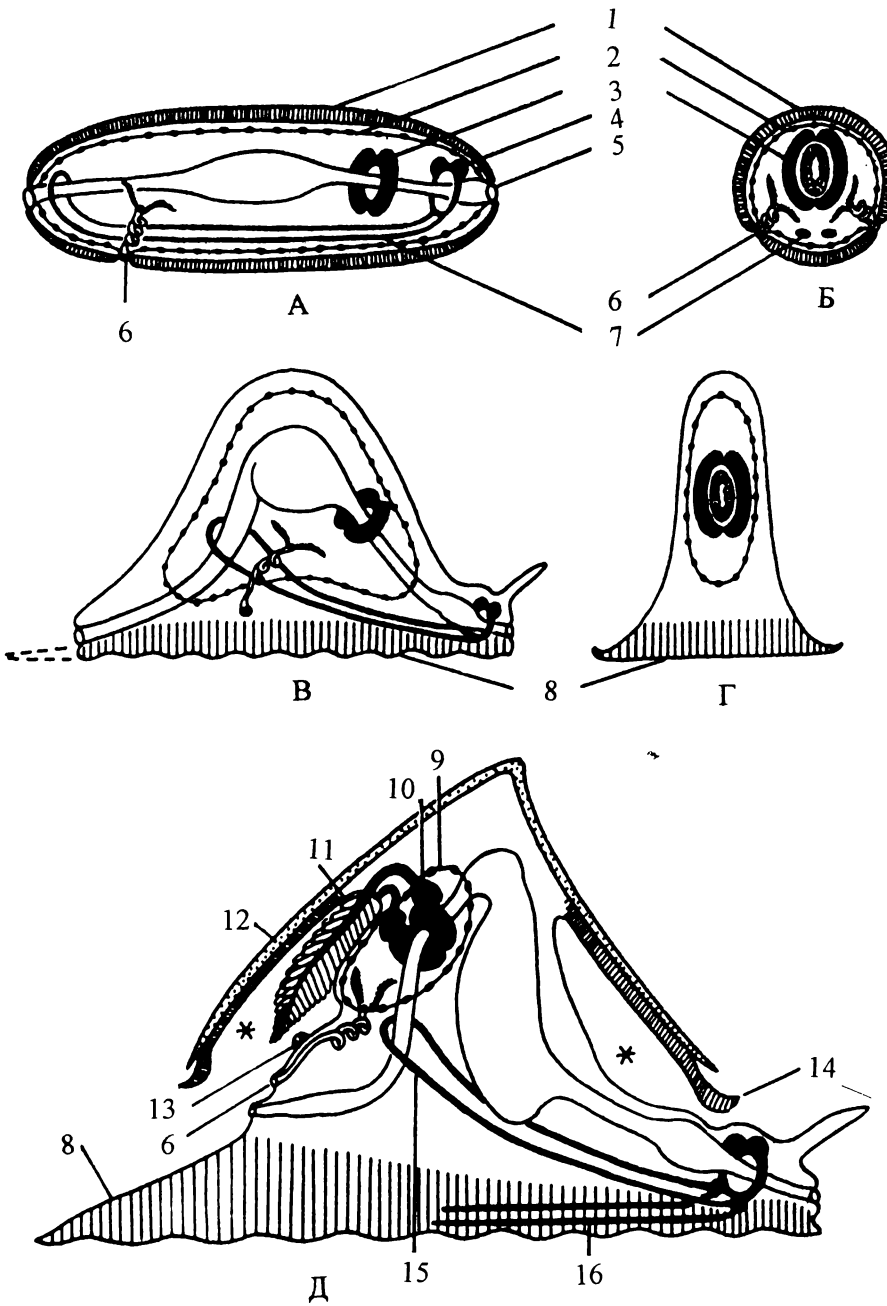


Рис. 1. Возникновение плана строения моллюсков (Заренков, 1989):
А, Б – гипотетический предок моллюсков (А – вид сбоку, Б – спереди); В, Г – разрастание ноги и внутренностного мешка (В – вид сбоку, Г – спереди); Д – схема строения примитивных брюхоногих моллюсков; *1* – кожно-мышечный мешок; *2* – целотелий; *3* – сердце; *4* – мозг; *5* – рот; *6* – метанефридий; *7* – вентральные стволы нервной системы; *8* – нога; *9* – перикард; *10* – предсердие *11* – ктенидий; *12* – раковина; *13* – осфрадий; *14* – мантия; *15* – плевровисцеральные (брюшные) нервные стволы; *16* – ножные (педальные) нервные стволы; мантийная полость

за собой другие — бывшие ранее акцессорными, дополнительными — функции: дыхательную, половую и экскреторную. Пространственно все дериваты целома (сердце, гонады, почки) тяготеют к тому месту мантийной полости, где располагаются жабры и выводные отверстия пищеварительной и мочеполовой систем. Так возникает столь типичный для моллюсков *мантийный комплекс органов*. Полость тела компенсационно заполняется паренхиматозными клетками — мезенхимой, которая образуется из клеток целотелия и имеет эмбриональное происхождение из клеток передней части мезодермальной полоски, закладывающейся еще у эмбриона.

С учетом сказанного, диагноз типа моллюсков выглядит следующим образом.

Первично дорсовентрально уплощенные, билатерально симметричные животные с несегментированным телом. Головной отдел обособлен от широкой ноги с плоской ползательной подошвой, покрытой ресничным эпителием. Спинная сторона обычно покрыта известковой раковиной, состоящей из трех слоев: наружного конхиолинового и двух нижележащих известковых, изредка — кутикулой. Раковина подстилается мантией, заметно выступающей на краях, где можно различить три участка, отвечающие за выполнение следующих функций: формирование раковины, обеспечение чувствительности и выстилки щели между мантией и ногой (мантийной полости, в которой первоначально позади расположены пара жабр). Передняя кишка с теркой (радулой), которая отсутствует (вторично) только у двустворчатых. Полость тела заполнена паренхимой. Сердечная сумка и полость гонад — дериваты парных целомов. Нервная система с парными церебральными ганглиями, а также с парными медиовентральными и латеральными продольными нервными стволами, большинство нейронов в которых сконцентрированы в ганглиях. Имеется пара метанефридиев и открытая кровеносная система. Существует мантийный комплекс органов, в состав которого входят лежащее медиально анальное отверстие, пара нефридиальных и половых пор, пара ктенидиев (перистых жабер) с прилежащими к ним осфрадиями (хеморецепторов).

Данный диагноз характерен для всего типа, но в отдельных классах морфология и анатомия моллюсков претерпевает значительные изменения в зависимости от приспособления к различным условиям жизни в тех или иных биотопах или биоценозах. Поэтому далее мы приводим характеристику отдельных классов моллюсков во всем их своеобразии.

— Подтип Amphineura —

В состав подтипа входят около 1240 видов. Размеры тела от 0,5 до 33 см.

Тело овальное, уплощенное и червеобразное или круглое в поперечном сечении. Спинная сторона, включая голову и туловище, покрыта кутикулой с известковыми чешуйками, иглами или восемью известковыми пластинками, лежащими медиально на дорсальной стороне тела. Лишь вентральная сторона целиком или отчасти лишена кутикулы. Голова отличима от остальной части тела лишь наличием рта. Глаза и щупики отсутствуют. Рот и анальное отверстие всегда лежат субтерминально на продольной оси тела. В средней кишке ферментный («хрустальный») стебелек отсутствует. Статоцисты не развиты. Имеются две пары продольных и параллельных друг другу нервных стволов, достигающих области ануса. Латеральные стволы соединяются посредством супраректальной комиссуры (то есть комиссуры, проходящей над прямой кишкой). Развитие с помощью планктонной личинки.

Морские донные животные. Два класса: Polyplacophora и Aplacophora.

☐ Класс Polyplacophora (= Loricata)

В классе Polyplacophora (или, как их еще называют, хитонов) около 1000 видов. Длина 0,3–33 см. Самый крупный вид — северотихоокеанский *Cryptochiton stelleri*.

Тело хитонов дорсовентрально уплощено, посередине спинной стороны лежит раковина, состоящая из восьми поперечных известковых пластинок, черепицеобразно налегающих друг на друга. Раковина окружена мантией в виде каймы, покрытой кутикулой с многочисленными известковыми чешуйками и иглами. С вентральной стороны имеется широкая нога, которая окружена желобом с жабрами (мантийный желоб, паллиальное пространство) (рис. 2 А, Б).

Покровы спинной стороны представлены однослойным эпителием, клетки которого выделяют раковинные пластинки и кутикулу. Боковые части спинного эпидермиса (эпителий перинотума) вырабатывают кутикулярный перинотум, который усажен многочисленными тесно сидящими чешуйками или иглами, состоящими из органического вещества с известковым наполнением. Перинотум, в отличие от большинства других моллюсков, прикрывает также голову. Кутикула состоит, прежде всего, из слизистого комплекса, содержащего мукополисахариды. Ее внутренние слои химически близки к периостракуму раковинных пластинок.

Пластинки раковины четырехслойные. Эти слои называются (сверху — вниз) периостракум, тегумент, артикуламент и гипостракум. Два нижних слоя очень сильно кальцифицированы. Тегумент имеет органическое происхождение и пронизан клеточными тяжами эпидермального происхождения, так называемыми эстетами (рис. 2 В). Рост раковинных пластинок осуществляется прежде всего вдоль их задней (каудальной) и боковых сторон.

Мускулатура у хитонов сохраняет черты предкового строения, то есть представляет собой кожно-мускульный мешок, открытый вентрально. Там, где его элементы сохраняются, он трехслойный, состоит из наружного слоя кольцевой мускулатуры, подстилающего его снизу слоя продольной, и, наконец, внутреннего слоя перекрещивающихся между собой диагональных мышечных волокон. У хитонов появляется ряд новообразований. Прежде всего, это мышечные пучки, связанные с раковинными пластинками. Имеется восемь пар дорсовентральных мышц, которые прикрепляются одной стороной к пластинке, а другой перекрещиваются с мускулатурой ноги. Мускулатура ноги представлена практически только мышцами стенки тела. Продольной мускулатуры там почти нет. Она сильно развивается в мантийной оторочке («пояске») раковины, прикрывающей тело с боков, спереди и сзади. Благодаря этой мускулатуре хитоны способны сворачиваться «в клубочек».

Нервная система Polyplacophora по сравнению с другими моллюсками (кроме Monoplacophora — см. ниже) характеризуется большим количеством примитивных черт строения. Она лишена нервных узлов в продольных нервных стволах. От окологлоточного нервного кольца, содержащего церебральные ганглии, отходит пара боковых (плевральных) продольных нервных стволов, тянущихся над жаберной бороздой и соединяющихся на заднем конце тела супраректальной комиссурой. Еще два ствола (медиальных) располагаются в ноге. Все четыре ствола соединены между собой комиссурами.

Такие органы чувств, как статоцисты, глаза или щупальца отсутствуют. Есть орган вкуса, располагающийся в кармане внутри ротовой полости (субрадулярный орган). Имеются поля чувствительных клеток в жаберной борозде, около ануса, на внешней стенке тела. Эстеты также выполняют чувствительную функцию: восприятия движения воды. Каждый эстет защищен сверху хитинизированным колпачком и состоит из длинных нитевидных клеток, мешкообразных железистых и заполняющих клеток. Основные эстеты связаны с многочисленными микроэстетами, разбросанными на поверхности тегумента. Кроме обычных кожных органов чувств, у многих хитонов среди эстетов есть так называемые раковинные глаза — светочувствительные органы.

Ротовое отверстие располагается на нижней стороне головы (см. рис. 2 Б). Оно ведет в мускулистую глотку (фаринкс), в которой на специальном выступе нижней

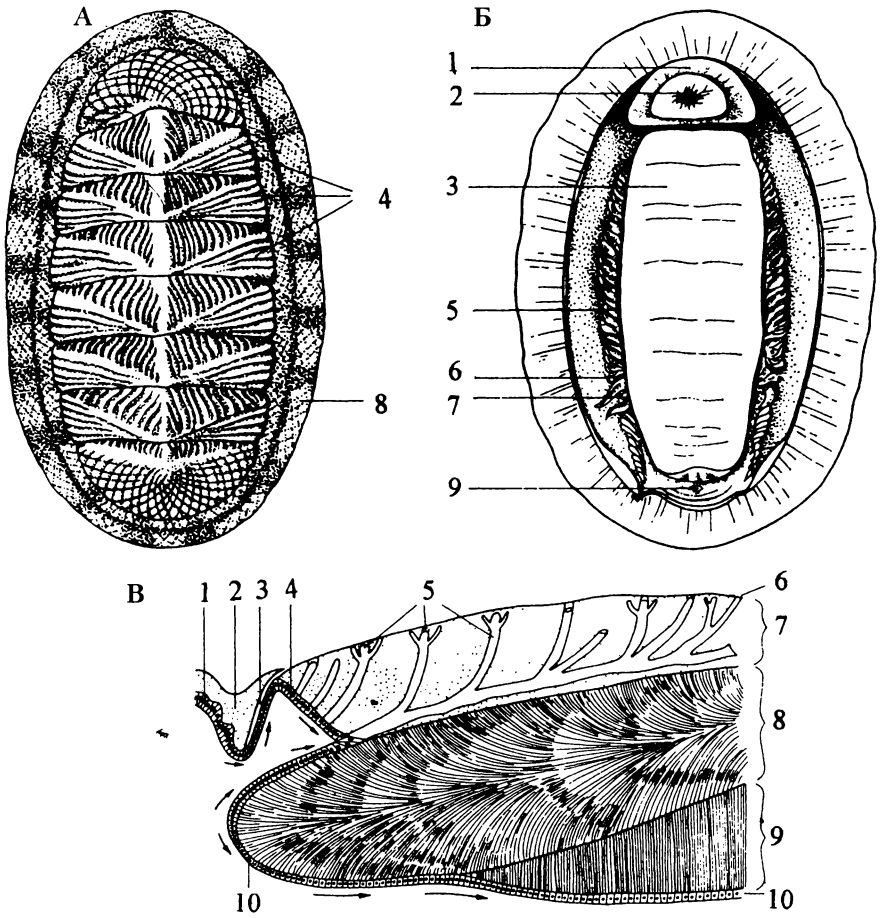


Рис. 2. Строение тела моллюсков из класса Polyplacophora (Kilias, 1993):
А, Б — *Chiton tuberculatus* со спинной (А) и брюшной (Б) стороны: *1* — голова; *2* — ротовое отверстие; *3* — нога; *4* — раковинные пластинки; *5* — жабры; *6* — половое отверстие; *7* — перинотум; *8* отверстие экскреторной системы; *9* — анальное отверстие; В — поперечный срез через границу раковинной пластинки и прикрывающий ее перинотум: *1* — складка перинотума; *2* — кутикула складки; *3* — пограничная борозда между складкой и раковиной; *4* — эпителий тегумента; *5* — эстеты; *6* — периостракум; *7* — тегумент; *8* — артикуламент; *9* — гиностракум; *10* — спинной эпителий

части глотки располагается типичная для большинства моллюсков морфоанатомическая структура — радула (терка). Радула состоит из большого числа поперечных рядов зубцов, в каждом из которых их до 17 штук. Эктодермальная часть кишечного тракта образует эзофагус, в который открывается пара железистых мешков (так называемые сахарные железы), продуцирующих глюкогеназу. Передний отдел средней (энтодермальной) кишки образует расширение — желудок, в который открываются парные пищеварительные железы. Желудок переходит в длинную тонкую кишку, многократно превышающую длину тела, поэтому образующую петли, среди которых лежит левая пищеварительная железа средней кишки. Короткая эктодермальная задняя кишка открывается анальным отверстием позади ноги в мантийном желобе.

Пропульсаторный орган кровеносной системы (сердце) лежит внутри объемистого перикарда ниже и несколько сзади седьмой и восьмой раковинных пластинок.

Оно расположено медианно, состоит из слепо замкнутого желудочка и лежащих латерально симметричных предсердий, связанных друг с другом. У мало специализированных форм предсердия открываются по бокам отверстиями. У большинства же видов существуют более широкие связи предсердия с полостью желудочка. Из него гемолимфа поступает в дорсомедианную аорту и изливается в головной синус. Отсюда через многочисленные щели она поступает к туловищным органам, затем собирается в вентромедиальном синусе внутри ноги, оттуда течет к медианному краю мантийной борозды. Затем, после прохождения через жабры, гемолимфа через краевой синус попадает в предсердия и из них — в сердце.

Дыхательные органы исходно представлены парой жабр гребенчатого строения (ктенидий) (рис. 3). Они имеют тонкий треугольный ствол, на котором с двух сторон сидят чередующиеся ряды поперечных листочков. Количество жабр может быть вторично увеличено, варьируя от 6 до 80 пар. Вода, несущая кислород, заходит, как правило, спереди в мантийный желоб, омывает жабры и вблизи анального отверстия выходит опять наружу. Ее движение осуществляется благодаря ресничным клеткам мантийного желоба и жабр.

В качестве экскреторных органов функционируют парные метанефридии. Их снабженные ресничками воронки открываются в перикардиальную сумку. Отходящие от воронок V-образно изогнутые трубки, направленные вперед, образуют петли и открываются в мантийном желобе на уровне предпоследней раковинной пластинки.

Все хитоны раздельнополы за исключением *Lepidochitona raymondi*, который до сих пор был известен как гермафродит. Гонады первично парные, хотя у большинства видов они сливаются, образуя непарный орган. Расположены дорсомедианно от перикарда и не связаны с последним. Гонодукты открываются наружу в мантийном желобе между шестой и седьмой раковинными пластинками.

Хитоны исключительно морские моллюски. Это донные животные, обитатели преимущественно жестких грунтов, скалистых берегов и камней, большинство видов живут в приливной зоне или на шельфе. Некоторые виды могут, однако, достигать глубин до 4000 м. Встречаются во всех морях Мирового океана. Большинство мелководных видов питаются обрастанием, в состав которого входят водоросли, которые они обскребают с поверхности субстрата своей радулой. Вместе с водорослями потребляются фораминиферы, диатомеи, мшанки и другие мелкие животные. Некоторые виды перешли к образу жизни настоящих хищников-засадчиков.

Несмотря на то что отдельные виды могут достигать довольно крупных размеров, среди хитонов нет промысловых видов из-за того, что они не образуют сколько-нибудь заметных концентраций. Правда, *Cryptochiton stelleri*, достигающий более 30 см, используется в пищу местными гурманами или в качестве наживки в любительском лове рыбы, а на Антильских островах крепкую ногу местных хитонов едят сырой или делают из нее отбивные.

В состав класса входит три отряда: Lepidopleurida, Ischnochitonida и Acanthochitonida с семью семействами.

☐ Класс Aplacophora

Организация этого класса сложилась под знаком достаточно узкой специализации одной части представителей класса к питанию гидроидными полипами и к специфическому способу передвижения в результате этого, а второй — в связи с переходом к роющему образу жизни. Они утратили многие черты сходства с хитонами, хотя сохранилось достаточно дериватов, позволяющих уверенно судить о родстве этих совершенно не сходных с первого взгляда форм (рис. 4).

Общими чертами для всех представителей класса служат червеобразно вытянутое тело с узкой бороздой, тянущейся вдоль его брюшной поверхности или с малень-

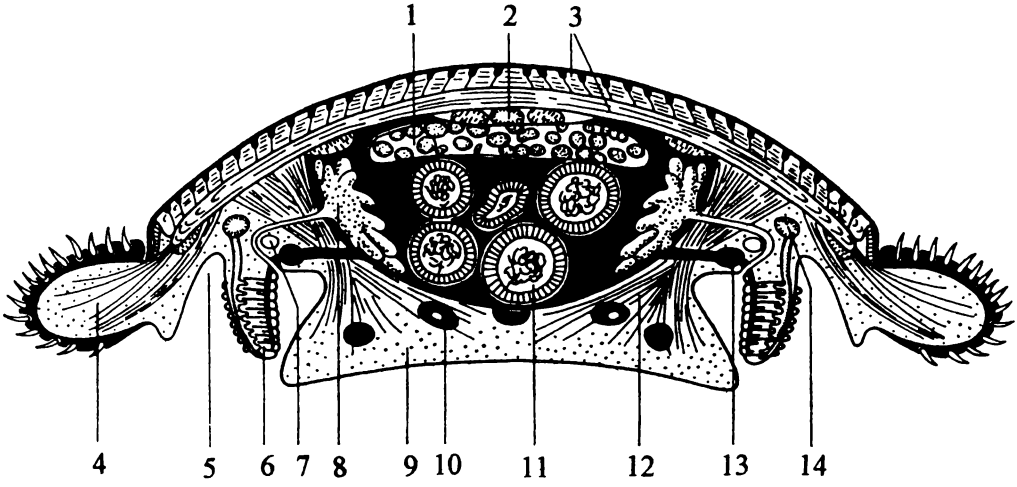


Рис. 3. Схема внутреннего строения Polyplacophora (поперечный срез) (Kilias, 1993):
1 – яичник; *2* – аорта; *3* – раковина; *4* – перинотум; *5* – мантийный желоб; *6* – ктенидий; *7* – латеральный нервный ствол; *8* – почка; *9* – нога; *10* – педальный нервный ствол; *11* – кишечник; *12* – дорсовентральная мускулатура; *13* – жаберная артерия; *14* – жаберная вена

ким околоротовым щитком. Покровы кутикулярные, снабжены многочисленными известковыми чешуйками или склеритами. На заднем конце тела имеется мантийная полость с жабрами или без них. Там же открываются протоки гонад и анальное отверстие. В состав класса входят два подкласса: Caudofoveata и Solenogastres

□ *Подкласс Solenogastres*

Около 180 видов с длиной тела 0,15–30 см. Самый крупный вид — *Epimenia verrucosa.*

Тело обычно вытянутое, червеобразное, округлое в поперечном сечении, но у некоторых видов короткое, закругленное с боков. Поверхность тела за исключением педального желоба покрыта кутикулой, толщина которой варьируется от вида к виду. В кутикуле содержатся известковые чешуйки или склериты. Подстилающий кутиулу эпидермис сохраняет связь с внешней средой благодаря специальным папиллярным клеткам. У некоторых видов имеется подобие спинного киля, у других — бородавчатые возвышения, у большинства — педальный желоб и сопровождающие его продольные складки. Ротовое отверстие лежит субтерминально на брюшной стороне тела. Позади него своеобразным мерцательным углублением (из-за выстилающего его ресничного эпителия) начинается педальная борозда, внутри которой лежит рудимент ноги — узкий выступ, выстланный плоским мерцательным эпителием с длинными ресничками. Он тянется почти до заднего конца тела, где субтерминально располагается мантийная полость, без настоящих жабр (рис. 4 А).

У соленогастров имеется кожно-мускульный мешок. Он состоит из наружного слоя кольцевых мышц, среднего — перекрещивающихся диагональных, и внутреннего — продольных мышц. Степень развития отдельных слоев варьируется от вида к виду.

Нервная система очень сходна по строению с таковой у хитонов, но отличается более высоким уровнем ганглионизации. Особенно сильно развиты церебральные ганглии. Ганглиозные скопления нервных клеток образуются в местах пересечения

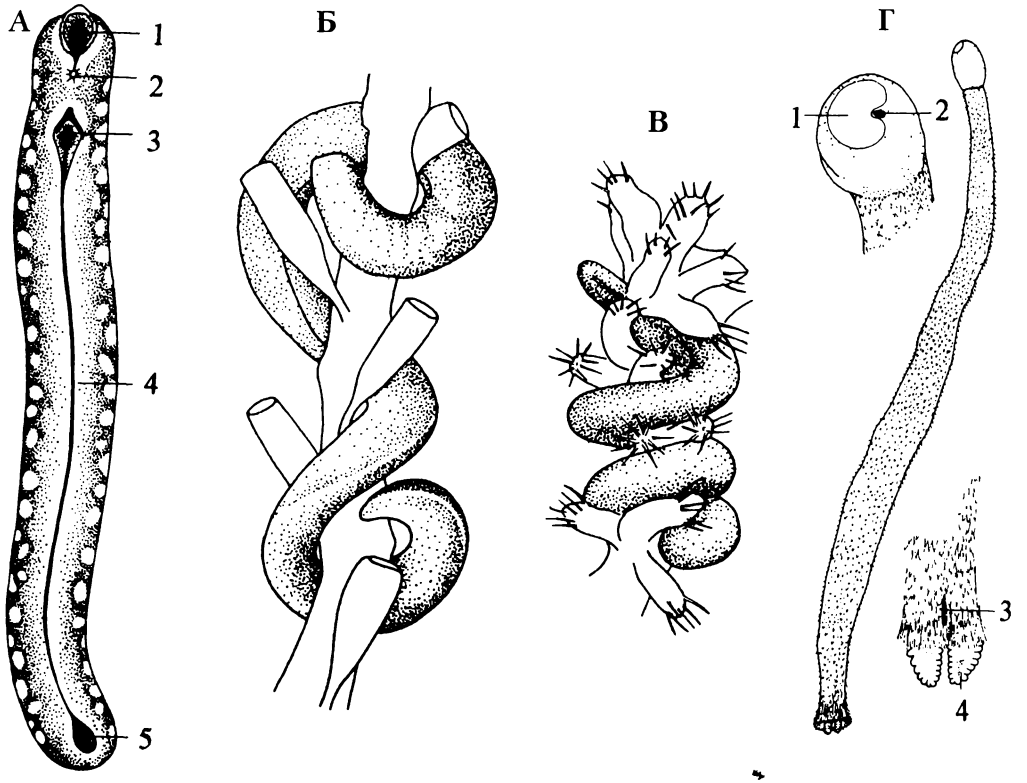


Рис. 4. Представители класса Aplacophora (А–В – подкласс Solenogaster, Г – подкласс Caudofoveata) (Kilias, 1993):
А – *Epimenia verrucosa*: *1* – преоральный орган чувств; *2* – ротовое отверстие; *3* – мерцательная ямка; *4* – педальная борозда; *5* – мантийная полость; Б – *Herpamenia platypoda* из северной Пацифики на гидроиде; В – *Strophomenia ophidiana* из Японии на коралле; Г – Chaetoderma; слева – увеличенный передний отдел тела: *1* – педальный щиток, *2* – ротовое отверстие; справа – увеличенный задний отдел тела: *3* – дорсотерминальный орган чувств, *4* – ктенидии

комиссур с главными продольными нервными стволами. Основные чувствительные органы: преоральный (углубление впереди ротового отверстия или вокруг него), выстланное чувствительными клетками и защищенное длинными крепкими щетинками. Так называемый дорсовентральный орган, образованный кожными чувствительными клетками, лежит субтерминально у заднего конца тела. Оба эти органа, вероятно, состоят из хеморецепторов (рис. 5).

Строение пищеварительной системы в общих чертах напоминает таковое у хитонов. От вида к виду несколько варьируется. Это же касается и строения радулы, которая претерпевает изменения в зависимости от образа жизни и способа питания. У хищных видов ее шипы сильно увеличены, у детритофагов, напротив, уменьшены. Анальное отверстие открывается в верхней части мантийной полости (см. рис. 5).

Только сердце, лежащее дорсально или центрально в перикарде, представляет собой вполне оформленный сосуд. Остальная кровеносная система — это лишь лабиринт из лакун и синусов. Сердце состоит из желудочка и открывающегося каудально вторично непарного предсердия. У некоторых видов сохранились еще парные желудочки и два предсердия. Гемолимфа из сердца поступает прямо в медиальный дорсальный синус. Оттуда она изливается в область головы, а затем скапливается в большом вентральном

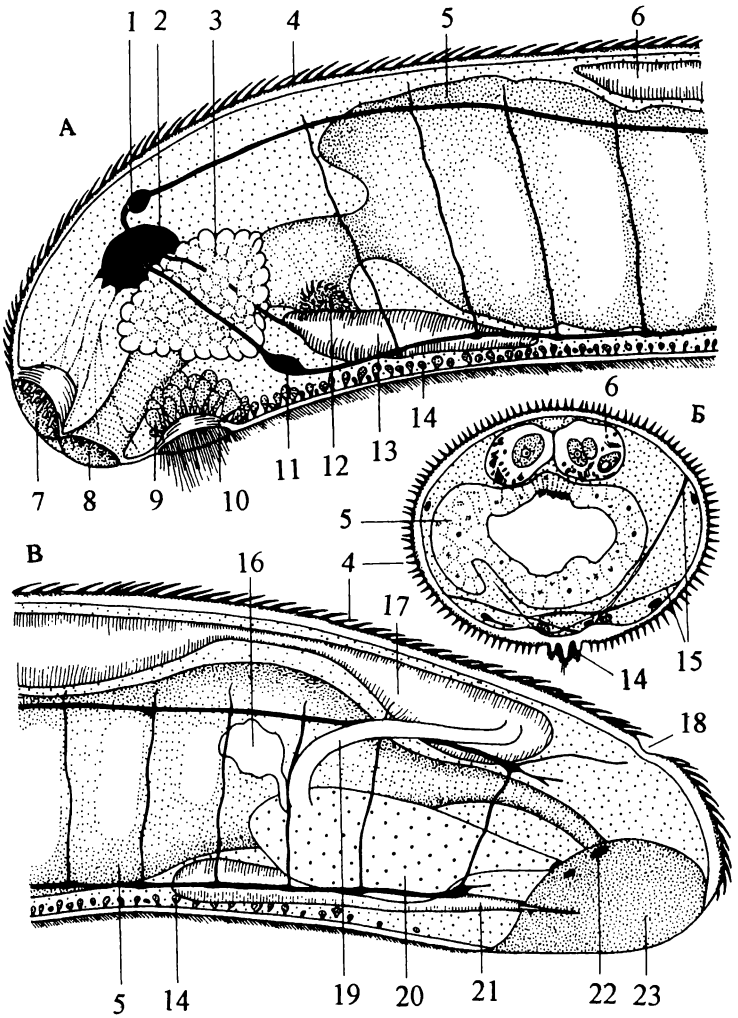


Рис. 5. Подкласс Solenogaster. Схема организации (Kilias, 1993):
А — передний конец; Б — поперечный срез; В — задний конец; *1* — латеральный отдел нервной системы; *2* — церебральные ганглии; *3* — железа передней кишки; *4* — склериты; *5* — средняя кишка; *6* — гонада; *7* — преоральный орган чувств; *8* — ротовое отверстие; *9* — педальная железа; *10* — мерцательная ямка; *11* — вентральная часть нервной системы; *12* — радула; *13* — П-железа передней кишки; *14* — педальная борозда; *15* — дорсовентральная мускулатура; *16* — семяприемник; *17* — перикард; *18* — дорсотерминальный орган чувств; *19* — целомодукты перикарда; *20* — яйцевод; *21* — копуляторный орган; *22* — анальное отверстие; *23* — мантийная полость

синусе позади мантийной полости с ее дыхательным эпителием. Благодаря сокращениям сердца гемолимфа затем опять поступает в предсердие. В качестве дыхательного пигмента используется гемоглобин, который содержится в специальных клетках.

Оформленные органы дыхания (в виде жабр) у современных соленогастров отсутствуют. Диффузия газов происходит прежде всего через дорсальную стенку мантийной полости, которая выстлана мерцательным эпителием. Движение его ресничек обеспечивает поступление в мантийную полость свежей воды и ее вентиляция. Примерно у трети видов дыхательная поверхность образует складки, увеличиваю-

щие ее площадь. Благодаря этому она фактически выполняет функцию исчезнувших ктенидиев.

Экскреторную функцию берут на себя целомодукты перикардия, которые одновременно служат для выведения половых продуктов через перикард. Кроме этого, экскреция осуществляется папиллами покровов и фагоцитирующими клетками в кишечнике (рис. 5 В, *19*) .

Соленогастры в основном гермафродиты, как правило, протерандрические. Парные гонады тянутся над кишечником и перед перикардом, открываясь в последний парой гоноперикардиальных протоков. Половые клетки развиваются на боковых (сперматозоиды) и медиальных (яйца) стенках гонады. Яйца созревают позже, чем сперматозоиды. Половые клетки через гоноперикардиальные протоки попадают в перикард, а оттуда — в целомодукты. Плодовитось маленькая (25–100 яиц). Из яйца выходит лецитотрофная (то есть питающаяся запасами желтка в яйце) плавающая личинка (см. рис. 5).

Большинство видов обитает на поверхности субстрата. Они передвигаются посредством ресничек педальной складки по выделяемой моллюском ленте слизи, которая вырабатывается железистыми клетками мерцательной ямки и отчасти педальной борозды. Скорость передвижения очень мала — несколько миллиметров в минуту. Порядка 20% видов обитают на кораллах разных таксономических групп и на колониях гидроидов, питаясь полипами (рис. 4 Б, В). Есть среди соленогастров и отдельные зарывающиеся виды.

Представители подкласса широко распространены в Мировом океане, освоив глубины до 2500 м. В состав подкласса входят три семейства.

□ *Подкласс Caudofoveata*

Около 60 видов. Длина тела от 0,3 до 14 см. Самый крупный из современных видов *Chaetoderma productum*. По устному сообщению Д. Л. Иванова, одного из крупнейших специалистов мира по каудофовеатам, в Мексиканском заливе на глубине более 2000 м пойман самый крупный представитель семейства Chaetodermidae длиной 40 и диаметром 2 см. Его видовая принадлежность пока не установлена.

Тело червеобразное, округлое, вальковатое, сужающееся к заднему концу, если сдавленное, то с боков, а не в дорсовентральном направлении. Окраска однотонная, от белой до темно-коричневой. Голова обособлена в качестве околоротового щитка, часто отделена кольцевой бороздой (рис. 4 Г). Нога редуцирована и сохраняется лишь у некоторых представителей группы, обозначая границу смыкания краев мантии. Локомоторная функция ноги утеряна. Раковина отсутствует, покровы кутикулярные (за исключением околоротового щитка). В толще кутикулы располагаются специальные клетки, формирующие известковые склериты, полностью покрывающие тело моллюска. Одна клетка-склеритообразователь формирует один склерит. Мантия плотно обрастает все тело, оставляя свободной только терминально расположенную на заднем конце мантийную полость, в которой имеется единственная пара ктенидиев. Органы чувств, характерные для большинства моллюсков (осфрадии), не обнаружены. Мускулатура образует трехслойный мешок с кольцевым, диагональным и продольным слоями мышц. Продольная мускулатура сгруппирована в виде четырех лент. Дорсовентральная мускулатура очень сильно редуцирована.

Передняя кишка подразделяется на буккальную и глоточную части, а также пищевод. Радула раздвоенная, образует два ряда серповидных зубцов. Количество пар зубцов варьируется от одной до многих поперечных рядов. Размеры зубцов также варьируются в широких пределах. Средняя кишка дифференцирована на желудок, печень и кишечник. Задняя кишка довольно короткая, открывается в мантийную полость (рис. 6).

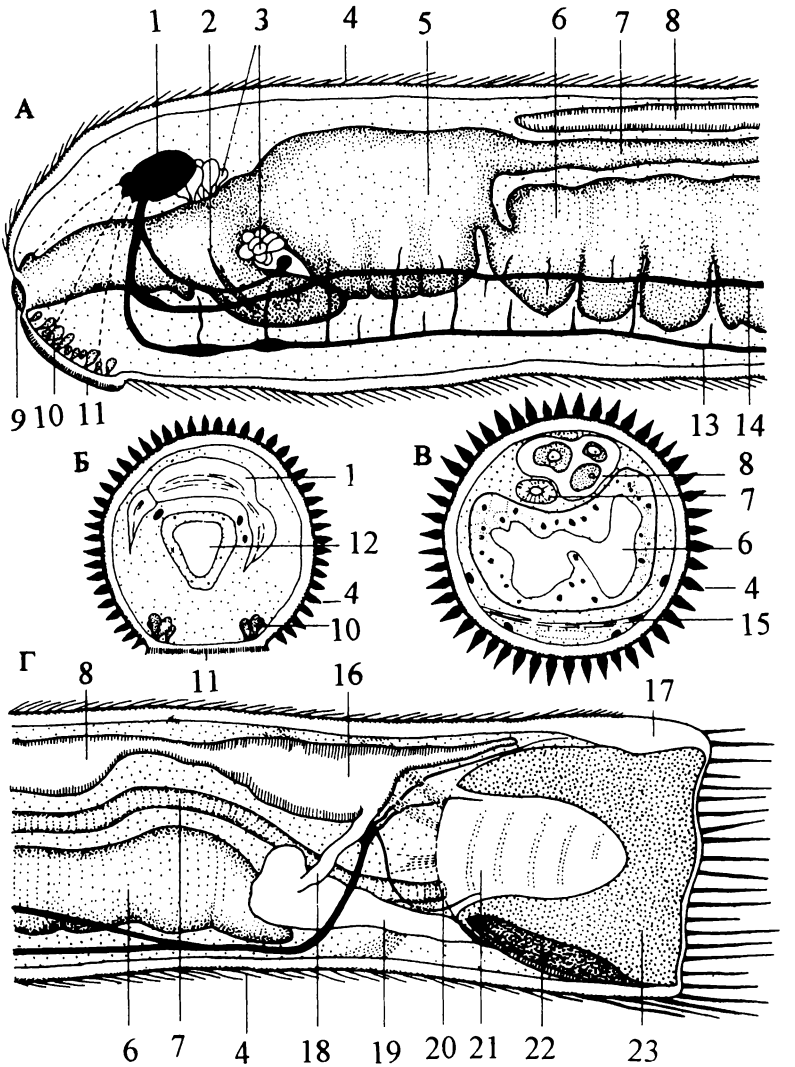


Рис. 6. Подкласс Caudofoveata. Схема организации (Kilias, 1993):
А – передний конец; Б – поперечный (наклонный) срез через педальный щит. В – поперечный срез через среднюю часть теля; Г – задний конец; *1* – церебральный ганглий; *2* – радулярный аппарат; *3* – железа передней кишки; *4* – склериты; *5* – средняя кишка; *6* – непарный мешок средней кишки; *7* – задняя кишка; *8* – гонада; *9* – ротовое отверстие; *10* – педальная железа; *11* – педальный щит; *12* – передняя кишка; *13* – латеральный отдел нервной системы; *14* – вентральная часть нервной системы; *15* – горизонтальная мускулатура; *16* – перикард; *17* – дорсотерминальный орган чувств; *18* – целомодукты перикарда; *19* – железистый проток; *20* – анальное отверстие; *21* – ктенидий; *22* – слизистая борозда; *23* – мантийная полость

Нервная система несет на себе следы церебрализации и редукции, то есть с одной стороны наблюдается образование ганглиев в окологлоточном ее отделе, а с другой – исчезновения целого ряда комиссур, особенно в педальном отделе. Это следствие перехода к роющему образу жизни. Чувствительные клетки на околоротовом щитке, вероятно, хемо- и механорецепторы. Еще одно скопление чувствительных клеток-хеморецепторов имеется на верхней стенке мантийной полости (см. рис. 6).

Кровеносная система тоже сильно редуцирована. От нее остались один желудочек и одно предсердие, расположенные над задней кишкой. Имеется дорсальная аорта и кровеносные лакуны, напоминающие по форме сосуды.

Органы дыхания — перистые жабры, ктенидии. Имеется единственная пара с противопоставленными пластинками, сидящими на общей оси.

Висцеральный отдел целома (полость гонады), парный у ювенильных особей, сливается в единое образование у половозрелых. Перикардиальный целом непарный на всех этапах онтогенеза. Оба его отдела соединены парой протоков. Целомодукты перикардиального целома выполняют прежде всего функцию гонодуктов, то есть служат для выведения половых продуктов. Специальные органы экскреции отсутствуют. Их функцию взяли на себя целомодукты перикарда. Но основную роль в выполнении функции экскреции, вероятно, играют папиллы, которыми усеяны покровы, и амебоидные клетки кишечника (см. рис. 6).

Каудофовеата преимущественно раздельнополы (исключение — *Chaetoderma nitidulum*). Все они зарывающиеся животные. Большинство видов располагаются в грунте так, чтобы задний конец тела с жабрами был выставлен из грунта в воду. Многие виды держатся у самой поверхности субстрата. Представители родов *Scutopus* и *Falcidens* зарываются глубже и теряют контакт с поверхностью субстрата. Питаются мельчайшими организмами, обитающими в грунте.

В состав подкласса входят три семейства, представители которых отличаются друг от друга, прежде всего, по строению радулы.

— Подтип Conchifera —

В состав подтипа входят около 129 000 видов. Длина тела от 0,1 см до 22 м. Крупнейший раковинный моллюск — *Architeuthis dux* (Cephalopoda) — имеет длину тела 8 м, а вместе с щупальцами 21,95 м.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАКОВИННЫХ МОЛЛЮСКОВ

Строение тела моллюсков из типа Conchifera (раковинных моллюсков) очень разнообразно. Спинная сторона тела у них никогда не имеет кутикулы, зато исходно и у большинства моллюсков вообще несет раковину, представляющую собой единое целое. Правда, она может полностью исчезать у некоторых групп моллюсков, или, еще на стадии личиночного развития, медианно может образовывать изгиб, превращаясь затем в левую и правую половины (створки) раковины. Голова выделяется по сравнению с остальным телом только по наличию ротового отверстия и органов чувств (щупалец), и часто также благодаря глазам. Анальное отверстие смещено на спинную сторону из-за разрастания задней части ноги. Всегда имеются статоцисты. Нервная система узлового типа, замкнута позади субректальной комиссурой.

Раковина Conchifera образована одним или двумя слоями углекислого кальция в минеральной форме арагонит, реже — кальцит. Внутренняя структура этих слоев различна. У головоногих моллюсков Nautilus, у представителей многих таксономических групп, в которые входят примитивные брюхоногие и двустворчатые моллюски, а также у крупных пресноводных двустворчатых моллюсков и у жемчужниц раковина состоит из двух слоев. Внешний слой сложен кристаллами призматической формы, прикрытыми сверху органическим периостракумом. Он состоит из вещества конхиолин, по своему составу стоящему ближе к кератину позвоночных, чем к хитину. Известковую часть наружного слоя называют призматическим или иногда фарфоровидным. Внутренний слой скомпонован из огромного количества тонких как бы слегка покоробленных арагонитовых листочков. Они переслаиваются микроскопическими пластиночками конхиолина. Эта система работает как скопление призм,

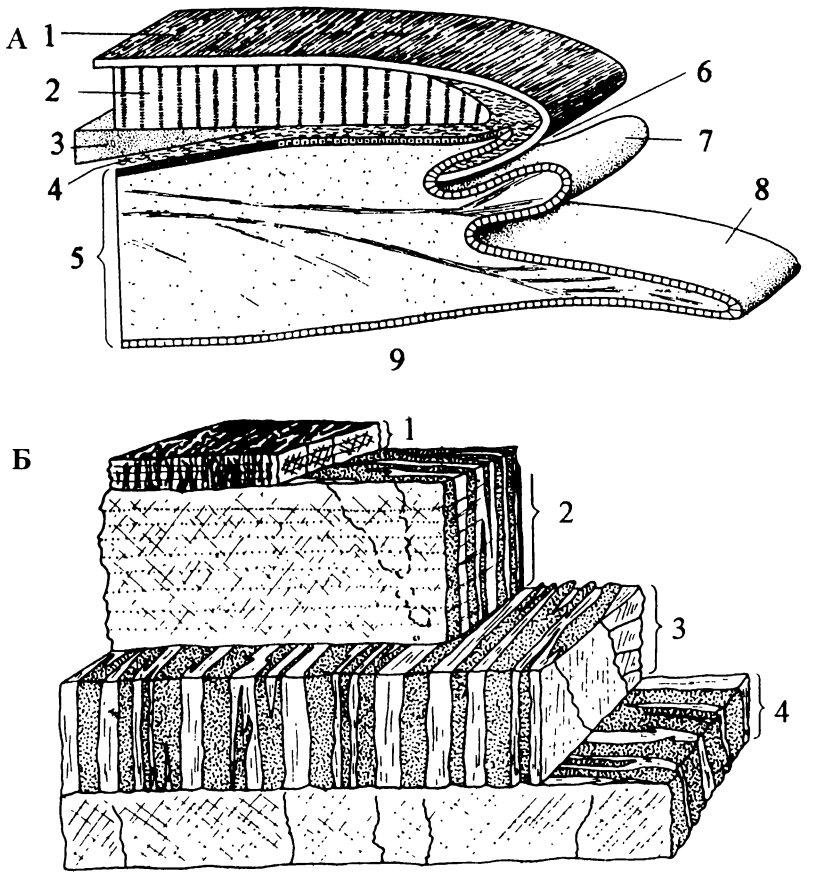


Рис. 7. Строение раковины моллюсков (Kilias, 1967):
А — схема поперечного среза через край мантии и раковины моллюсков: *1* — периостракум; *2* — призматический слой; *3* — перламутровый слой; *4* — слой жидкости между мантией раковиной; *5* — мантия; *6* — мантийный желоб; *7* — рецепторная каемка; *8* — лишенная мышц замыкательная складка мантии; *9* — мантийная полость; Б — структура стенки раковины (периостракум удален): *1* и *2* — слои остракума; *3* и *4* — слои перламутра (гипостракума)

каждая из которых преломляет падающие на нее световые лучи. Так возникает известная всем игра перламутра (рис. 7).

Раковина растет по своему внешнему краю, где между конхиолином периостракума и эпидермисом мантии, содержащим отдельные мышечные клетки, образуется полость, заполненная маточным раствором. Такая же жидкость содержится между мантией и внутренней поверхностью раковины. Здесь происходит увеличение раковины в толщину. Из маточного раствора выпадают кристаллы арагонита, форма которых образуется по подобию кристаллов той части раковины, куда они выпадают. Углекислый кальций моллюски получают с пищей, а также (водные моллюски) из окружающей их воды через поверхность тела. Некоторые наземные моллюски могут получать кальций из субстрата с помощью углекислого газа, содержащегося в воздухе (например, виноградная улитка *Helix pomatia*).

В онтогенезе раковина сначала появляется в виде плоской шапочки на спинной стороне тела. Ее называют личиночной раковиной или протоконхом.

В состав подтипа входят пять классов: Monoplacophora, Gastropoda, Bivalvia (= Lamellibranchiata), Scaphopoda и Cephalopoda.

☐ Класс Monoplacophora

В современной фауне известны лишь около 20 видов. Размеры раковины 2–35 мм. Самый крупный вид — *Neopilina galatheae*. В ископаемом состоянии моноплакофоры известны очень давно. Самые старые находки датируются нижним кембрием (570 млн лет). Наибольшее количество находок приходится на Ордовик и Силур (500–440 млн лет), но считалось, что к верхнему Девону (примерно 350–370 млн лет назад) они вымерли полностью. Однако в 1952 году в тихоокеанском рейсе датского научно-исследовательского судна «Галатея» недалеко от побережья Центральной Америки в одном из тралов, поднятом с глубины 3570 м, были найдены мелкие моллюски с колпачковидной, так называемой пателлоидной, раковиной. Исследования показали, что эти моллюски очень близки к ископаемым моллюскам-триблидиям. Благодаря этому было установлено их положение в типе моллюсков в качестве класса Monoplacophora.

Современные моноплакофоры имеют всегда билатерально симметричное относительно оси, проходящей через ротовое и анальное отверстия, тело более или менее овальных очертаний, с ногой дисковидной формы. Вся спинная сторона — голова и туловище — прикрыты единственной круглой или овальной раковинкой, напоминающей часовое стекло. Она очень тонкая и лежит на моллюске как плоский колпачок. В передней трети раковина сужается от широкого основания к конической вершине, которая изогнута вперед (рис. 8 Б, В). Раковины, изгибающиеся вперед, называются экзогастрическими. По крайней мере, у *Neopilina galathae* привершинная часть колпачка (соответствующая эмбриональной раковине) имеет спиральное строение, правозавернутая (см. ниже).

Раковина состоит из типичных трех слоев, характерных для раковинных моллюсков: перламутрового, призматического и прикрывающего их периостракума. Предполагают, что усиление раковины за счет увеличения толщины перламутрового слоя изнутри, характерного для остальных Conchifera, у моноплакофор не происходит.

Вся центральная часть нижней стороны тела занята плоской ногой с круглыми или овальными очертаниями (рис. 8 А). Внешне она напоминает ногу брюхоногих моллюсков, однако у моноплакофор края ноги сильнее развиты, чем ее средняя часть. Благодаря этому по форме она напоминает поля шляпы. Лишь здесь имеется достаточно сильная мускулатура. Как движется животное, неизвестно, так как моноплакофоры — обитатели очень больших глубин и на поверхность попадают уже мертвыми. Передвигаться благодаря волнообразным сокращениям подошвы они не могут, и не могут использовать ногу в качестве присоски, так как мускулатура центральной части ноги развита слишком слабо, чтобы создать достаточное отрицательное давление.

Для моноплакофор характерно наличие на голове так называемой ротовой лопасти, покрытой ресничками, — поперечной складки, окружающей ротовое отверстие спереди (передняя губа) и с боков (велум). По бокам лопасти имеются по одному крошечному предротовому щупальцу. В настоящее время считают, что именно от этой складки произошли руки и щупальца головоногих моллюсков (см. ниже). Позади ротового отверстия лежит выпуклая нижняя губа, которая с боков изогнута в сторону ноги и по ее заднему краю несет большое количество посторальных щупалец, которые иннервируются от педальных нервных стволов. Нога и голова окружены мантийным желобом, в котором по бокам от ноги лежат 5–6 пар перистых жабр, а позади — анальное отверстие (см. рис. 8 А).

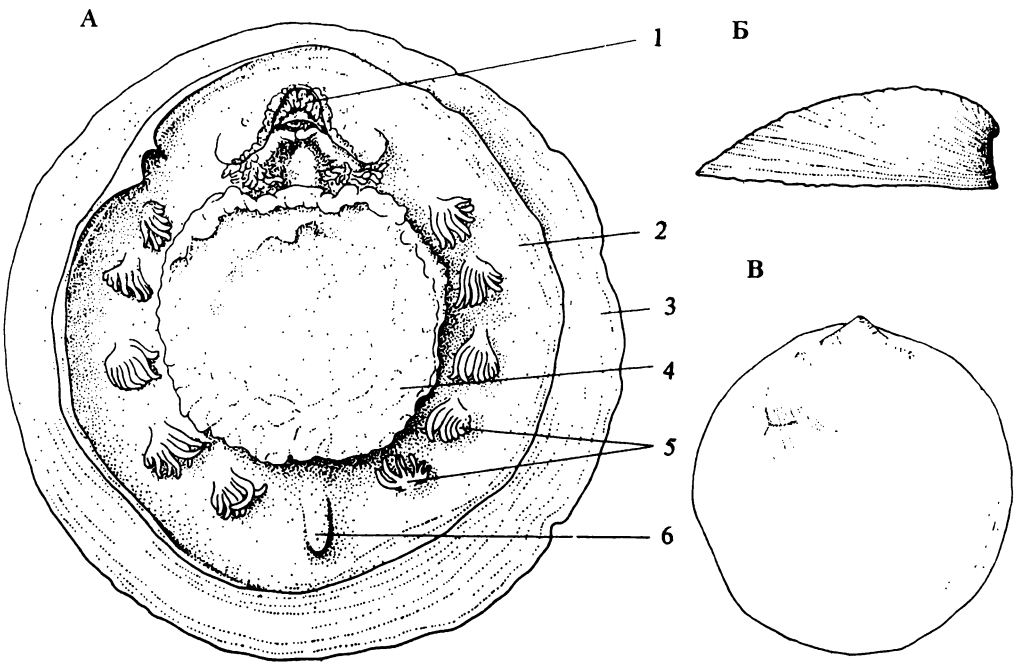


Рис. 8. Класс Monoplacophora. Внешнее строение *Neopilina galatheae* (Kilias, 1967):
А — вид снизу: *1* — ротовое отверстие; *2* — мантия; *3* — раковина; *4* — нога; *5* — ктенидии; *6* — анальное отверстие; Б — вид сбоку (передний конец тела направлен вправо). В — вид сверху (передним концом направлен вверх)

Покровы — однослойный ресничный эпителий, выстилающий нижнюю часть тела. Мышечные тяжи наряду со слабо развитой мускулатурой ноги, имеются в мантийном желобе вокруг ноги. Но в первую очередь в глаза бросаются 8–10 пар дорсовентральных мускулов у основания жабр. Они идут от раковины к краям ноги рядом с медиальной стенкой мантийного желоба. Первая и последняя пара этих мускулов сильно расщепляются, так что нужно говорить о 10 парах дорсовентральных мышц, которые соответствуют 8–16 парам мышц у хитонов (см. выше) или колумеллярной мышце брюхоногих моллюсков (см. ниже).

Нервная система моноплакофор устроена наиболее просто по сравнению с остальными группами моллюсков. Она состоит из окологлоточного (церебрального) кольца и двух пар продольных нервных стволов без сколько-нибудь заметных нервных узлов (ганглиев). Стволы первой пары называются педальными, а второй — плевровисцеральными. Между стволами каждой стороны тела протягиваются комиссуры. Они проходят между дорсовентральными пучками мышц. Между плевровисцеральными стволами имеется лишь одна комиссура. Обе пары стволов переходят один в другой в каудальном отделе тела. В зависимости от того, что иннервируют разные участки нервной системы, она подразделяется на четыре главные отдела. Это церебральный отдел, который иннервирует велум и переднюю губу, плевровисцеральный отдел, иннервирующий мантию, ктенидии и внутренние органы. Педальный отдел, включающий педальные стволы между первой педальной комиссурой и местом слияния педальных стволов, иннервирует собственно ногу. Последний отдел — тентакулярный, включающий, субцеребральную комиссуру, три первых плевропедальных

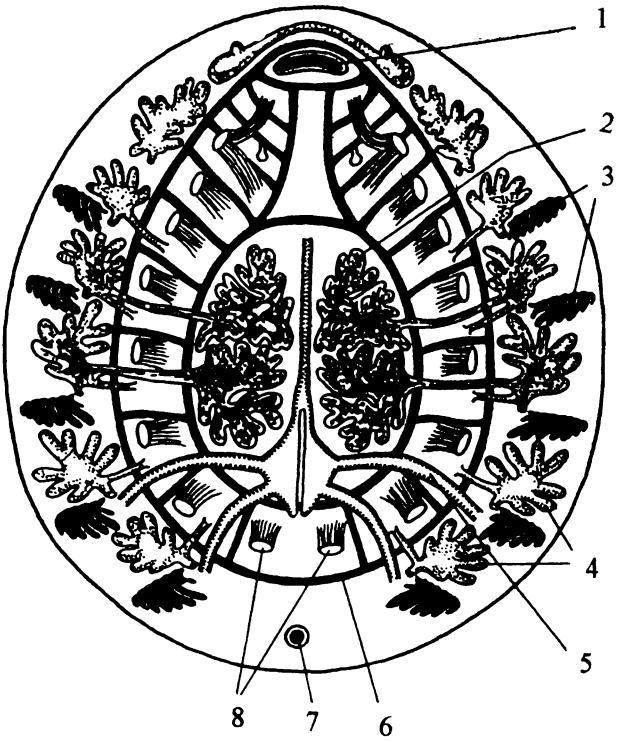


Рис. 9. План организации моллюсков класса Monoplacophora: *1* — ротовое отверстие; *2* — гонады; *3* — ктенидии; *4* — нефридии; *5* — сердце с четырьмя предсердиями и двумя желудочками; *6* — нервная система; *7* — анальное отверстие; *8* — мышечные пучки

коннективов и соответствующие участки педальных и плевровисцеральных стволов. Он иннервирует заднюю губу, посторальные щупальца и статоцисты (рис. 8).

Чувствительные органы моноплакофор — пре- и посторальные щупальца, субрадулярный орган и статоцисты, находящиеся в передней части тентакулярного отдела нервной системы, между педальными и плевровисцеральными стволами.

Пищеварительная система начинается ротовой полостью, которая ограничена передней и задней кутикулярными площадками. В вертикально восходящей глотке (фаринксе) находится радулярный карман с радулой и парой дивертикул, в которых помещаются гомологи сахарных желез Polyplacophora в виде длинных тонких мешков, тянущихся назад до перикардия. В медиально расположенном желудке тоже имеется специальный дивертикул. В нем, как в ножнах, лежит так называемый «хрустальный стебелек» — длинный желеобразный прозрачный вырост, содержащий пищеварительные ферменты. Его дистальный конец все время растворяется в желудке, освобождая ферменты. Стебелек постоянно возобновляется у основания, выделяемого железами дивертикула. Там же расположены отверстия двух пищеварительных желез средней кишки. Последняя образует несколько петель и переходит в эктодермальную заднюю кишку, открывающуюся наружу анусом, находящимся на вершине небольшой папиллы в задней части мантийного желоба.

Кровеносная система открытая. Гемолимфа из жабр поступает в краевой синус, откуда она попадает с двух сторон в парные предсердия. Из предсердий гемолимфа закачивается в желудочки, которые лежат по обе стороны задней кишки. Из желудочков гемолимфа поступает в две аорты, объединяющиеся в непарную головную аорту, а из нее истекает в полость тела (рис. 9).

Пять-шесть пар перистых жабр располагаются на дорсальной стенке мантийного желоба. Их стебли несут жаберные филаменты лишь с одной стороны (см. рис. 9).

Экскреторные органы представлены шестью парами нефридиев — складчатых мешков, каждый из которых открывается тонким каналом в мантийный желоб. Взаимосвязи с целомом и кровеносной системой пока неясны. С нефридиями связаны две пары больших, расположенных центрально гонад. в Половые продукты выводятся наружу через третью и четвертую пары почек (см. рис. 9).

Целом у моноплакофора вполне соответствует тому, что наблюдается у других моллюсков. Это полость гонад и перикардий.

Онтогенез моноплакофор не изучен. В желудках попадается детрит и отдельные клетки диатомовых и радиолярий. У одного вида были найдены спикулы губок и иглы морского ежа. Известно, что моноплакофоры обитают на глубинах 2500–6500 м. Встречаются, но не часто, в северной и восточной частях Тихого океана, в Южной Атлантике, в Антарктике и Индийском океане (Аденский залив). Можно уверенно полагать, что это лишь очень малая часть того, что на самом деле существует в глубинах океана.

В состав класса входит одно семейство Neopilinidae с единственным родом *Neopilina*.

☐ Класс Gastropoda

Класс Gastropoda (брюхоногие моллюски, или улитки) — самый богатый видами класс среди моллюсков. В его состав входят примерно 110 000 видов. Размеры раковины гастропод варьируются от 0,1 до 60 см. Самая крупная раковина у вида *Syrinx aruana*. Самые крупные размеры мягкого тела — у голожаберного моллюска *Aplysia californica*. Длина его тела достигает примерно 1 м.

Как и хитоны, брюхоногие исходно — обитатели жестких грунтов, по которым они передвигаются на видоизмененной вентральной поверхности тела. Наиболее распространенный источник пищи у обитателя такого биотопа — обрастание. Потребление перифитона со всей совокупностью обитающих в нем или связанными с ним тем или иным образом животными обусловило основные черты организации брюхоногих. И наряду с этим, как и у хитонов, наличие пассивного органа защиты, «брони», которая превратилась в процессе эволюции в раковину брюхоногих. Однако она, в отличие от хитонов, исходно представляла собой цельный известковый щиток.

Несмотря на причудливую форму тела и на огромное разнообразие форм, которое демонстрируют брюхоногие моллюски, подавляющее их большинство довольно хорошо характеризуются следующими основными чертами строения:

1. Высовывающееся из раковины тело с уплощенной в виде подошвы ногой.
2. Дорсально расположенный, длинный и спирально закрученный внутренностный мешок с защищающей его раковиной.
3. Обычно заметно отличающаяся от тела голова со щупальцами и глазами. Щупалец бывает одна или две пары. Они пальцеобразной формы и могут под давлением полостной жидкости выворачиваться или с помощью мускулатуры вворачиваться. У некоторых форм глаза сидят на вершине щупалец.

Прежде чем перейти к описанию морфологии и анатомии брюхоногих моллюсков, необходимы некоторые пояснения, позволяющие понять вероятные причины возникновения главных особенностей их типа организации. Излагаемые ниже представления об этом во многом гипотетичны, но они базируются на глубоком сравнительно-анатомическом анализе строения большого количества видов брюхоногих моллюсков. Разные авторы несколько по-разному подходят к этой проблеме. В данном учебнике мы приняли вариант, предложенный Н. А. Заренковым (1989). Эта гипотеза пытается объяснить диссиметрию, характерную для брюхоногих моллюсков. Она образуется в результате сочетания билатеральной симметрии тела моллюска и спиральной симметрии его раковины вместе с помещающимся в ней внутренностным мешком. Гипотеза рассматривает причины перехода от колпачковидной раковины сначала к планоспиральной (то есть такой, у которой все обороты спирали раковины лежат в одной плоскости), а затем к турбоспиральной («улитке»). Она объясняет причины поворота внутренностного мешка, вследствие чего раковина брюхоногих из экзогастрической, как у моноплакофоры, превратилась в эндогастрическую.

Ныне живущие брюхоногие моллюски обычно обладают спирально свернутой раковиной, тогда как их возможные предки имели колпачковидную раковину, образовавшуюся из дорсальной известковой пластинки (рис. 10 А). Она была билатерально симметрична, и ее продольная ось находилась в одной плоскости с осью, проходящей через голову и ногу моллюска. Благодаря этому существовала общая билатеральная симметрия организма.

Эволюция гастропод шла по пути увеличения размеров ноги и внутренностного мешка и, следовательно, раковины, одной из функций которой была защита всего мягкого тела моллюска. Так, колпачковидная раковина превращалась в коническую, более или менее вытянутую. Со школы нам известно, что обязательное условие сохранения остойчивости тела — низкое положение центра тяжести. Высокая раковина не может обеспечить такую остойчивость. Тем более высокая раковина непригодна для моллюска, ползающего по боковой поверхности камней. Но зато конус, свернутый в спираль, при сохранении того же внутреннего объема, значительно более компактен (см. рис. 10 А). Так и могла возникнуть планоспиральная раковина (то есть раковина, все обороты которой находятся в одной плоскости — например, всем известная пресноводная катушка). Завиток раковины находился над головой, то есть она была экзогастрической (рис. 10 Б). Мантийная полость при таком положении завитка находилась позади, над задней частью ноги. Среди современных моллюсков такую раковину имеют наутилусы. Но у них раковина может наполняться газом и в этом случае она служит поплавком. Мягкое тело наутилуса занимает последнюю камеру. Благодаря этому оно как бы подвешено к раковине-поплавку и занимает устойчивое положение. Поэтому предполагают, что предки современных брюхоногих моллюсков могли какое-то время обитать в толще воды.

При переходе предковых форм брюхоногих моллюсков к донному образу жизни нависающий над головой завиток оказался очень неудобным. Поэтому при передвижении, особенно по вертикальным поверхностям, завиток стал отводиться назад против часовой стрелки. И сейчас, если наблюдать, например, за обыкновенным прудовиком в аквариуме, можно увидеть, как моллюск то и дело поворачивает раковину в ту или иную сторону. Это называется торсион. Аналогичное явление произошло в филогенезе, благодаря чему раковина превратилась в эндогастрическую, а мантийная полость с комплексом мантийных органов оказалась повернутой вперед (рис. 10 В). Предположение о том, что торсион — следствие изменения моллюсками образа жизни, имеет подтверждение в онтогенезе: все моллюски рекапитулируют торсион на личиночном этапе онтогенезе. У них закладывается экзогастрическая раковина, которая претерпевает торсион, предваряя переход личинки к донному образу жизни. Длительность торсиона у личинок варьируется. У *Trochus* он занимает 6–8 часов, у *Haliotis* и *Patella* поворот на 90° занимает 6–15 часов, а на завершение процесса требуется еще более одного дня.

Еще одна причина торсиона, возможно, та, что основным органом чувств у донных моллюсков становятся хеморецепторы, так как в условиях такого образа жизни значение зрения отходит на второй план. Главными органами химических чувств служат осфрадии, которые находятся в мантийной полости, поскольку она, кроме всего прочего, выполняет вододвигательную функцию, снабжая осфрадии свежей водой. Благодаря торсиону осфрадии заняли очень выгодное переднее положение. Хотя вряд ли это главная причина.

Сам по себе торсион еще не вызывает появления диссимметрии. Он приводит лишь к возникновению так называемой хиастоневрии: перехлесту плевровисцеральных стволов центральной нервной системы, закручиванию кишечника и двух долей пищеварительной железы. Кроме того, в результате торсиона правая колумеллярная мышца стала отличаться от левой. Раковина же остается в вертикальной (или, что то

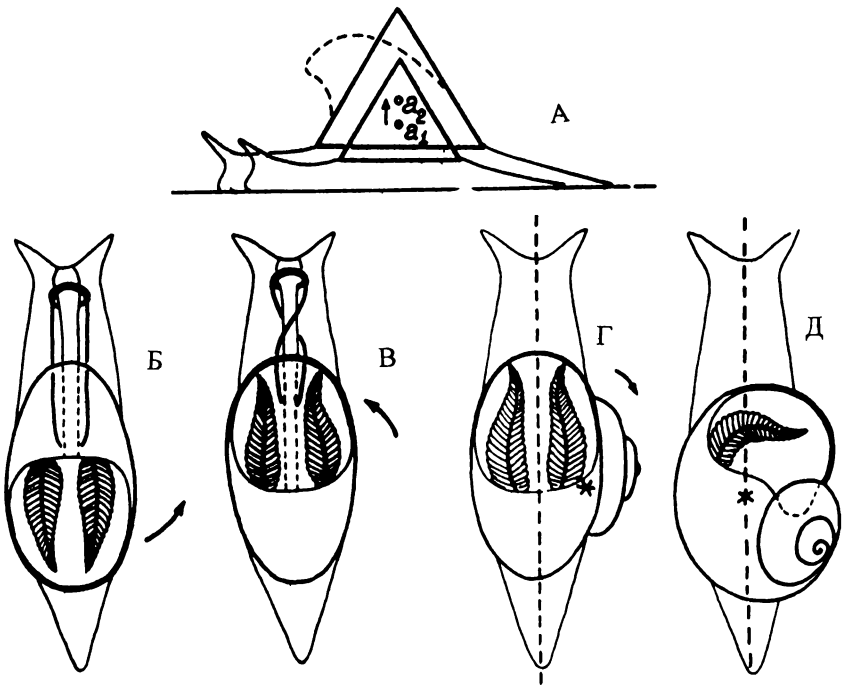


Рис. 10. Становление спиральной симметрии раковины и диссимметрии тела брюхоногих моллюсков (Заренков, 1989):

А – смещение вверх центра тяжести внутренностного мешка у моллюска с колпачковидной раковиной (a_1–a_2) и образование экзогастрической планоспиральной раковины (пунктир); Б–В моллюск с планоспиральной экзогастрической раковиной (Б), который претерпевает поворот внутренностного мешка, вызывающий хиастоневрию, и переход к эндогастрической раковине (В); Г – возможное смещение центра тяжести внутренностного мешка (*) вправо от сагиттальной плоскости (пунктир) вследствие перехода к турбоспиральной раковине; Д – приведение в сагиттальную плоскость центра тяжести внутренностного мешка вследствие частичного раскручивания (деторсия) и наклона турбоспиральной раковины

же самое, сагиттальной) плоскости тела. Диссиметрия возникает в связи с переходом от планоспиральной к турбоспиральной раковине («улитке») (рис. 10 Г). Причины этого до сих пор неясны. Предполагается, например, что турбоспиральная раковина представляет собой большее приближение к сфере чем планоспиральная. Благодаря этому достигается экономия материала для постройки раковины. Доказано также, что турбоспиральная раковина обладает повышенной прочностью по сравнению с планоспиральной. Это объясняется тем, что внутренняя поверхность соприкасающихся оборотов раковины лучше защищена.

Есть и другие предположения. Например, утверждают, что автоматическим следствием торсиона при сохранении планоспиральной раковины было бы возникновение потока воды из мантийной полости, выносящего экскреты и экскременты непосредственно над головой животного. Следствием этого стало бы загрязнение органов чувств моллюска. Изменение траектории этого потока может быть достигнуто или за счет развития щели в спинной части раковины, или одного-двух отверстий (аппертур). И то и другое наблюдается у некоторых брюхоногих моллюсков, но уже с турбоспиральной раковиной. Наконец, может быть утрачен ктенидий на правой стороне тела, в результате чего формируется ток воды с левой стороны мантийной полости на правую, и далее во внешнюю среду. Что и происходит у брюхоногих.

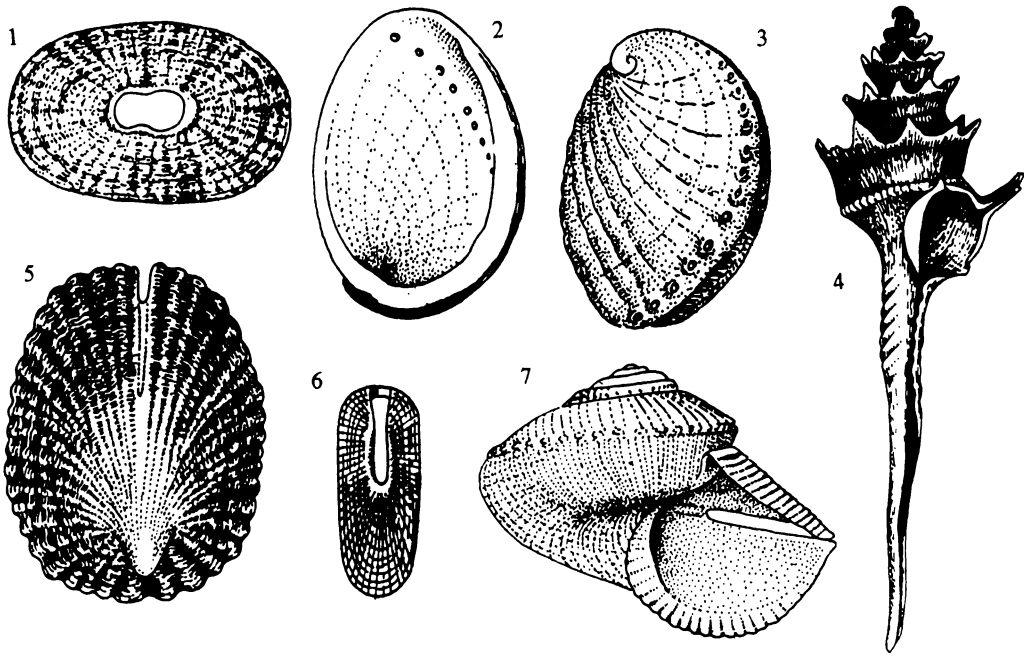


Рис. 11. Разнообразие строения раковины брюхоногих моллюсков (Заренков, 1989):
1 – Monodilepas monilifera (Fissurellidae); *2, 3 – Haliotis vulgaris* (Haliotidae): внутренняя (*2*) и внешняя (*3*) стороны; *4 – Columbarium pagoda* (Columbariidae); *5 – Emarginula rosea* (Fissurellidae); *6 – Macroschisma producta* (Fissurellidae); *7 – Scissurella crispate* (Pleurotomariidae)

Другое предположение исходит из особенностей сохранения моллюском равновесия. Поскольку при возникновении турбоспирали центр тяжести вышел бы из сагиттальной плоскости, нарушив продольную остойчивость моллюска, завиток раковины отводится немного назад, как бы производя частичную деторсию (уменьшение торсиона), и наклоняется так, чтобы ось навивания раковины одним концом была направлена вверх и вправо (рис. 10 Д). Благодаря этому центр тяжести остается в сагиттальной плоскости. Следствием этого тоже должна стать утрата моллюском правой половины мантийного комплекса органов. Что и произошло.

Весьма вероятно, что имели место все процессы, описанные выше. Возможно, они были связаны друг с другом.

Итак, благодаря торсиону, одним из самых ярких внешних признаков брюхоногих моллюсков стала спирально закрученная раковина. Ее разнообразие у брюхоногих моллюсков потрясающе! Остается только удивляться, сколько возможностей для этого дает вытянутая коническая трубка, свернутая в спираль (рис. 11, 12). Пределы вариации – от низкого колпачка, иногда с отверстием на вершине (Patellidae, Fissurellidae) до образующих правильную спираль лишь на ранних этапах онтогенеза, а дальше разворачивающих ее совершенно причудливым образом Vermetidae. Между этими двумя крайними вариантами наблюдаются тысячи переходов. Раковины могут быть аволютными. В этом случае мы можем проследить все особенности ее строения – от эмбриональной раковинки на ее вершине до устья. Есть и инволютные, у которых более поздние ее обороты полностью скрывают предыдущие. Поверхность раковины может быть полированно-гладкой (в тех случаях, когда мантия, разрастаясь, прикрывает поверхность раковины: Cypraeidae, Olividae и т. п.), или

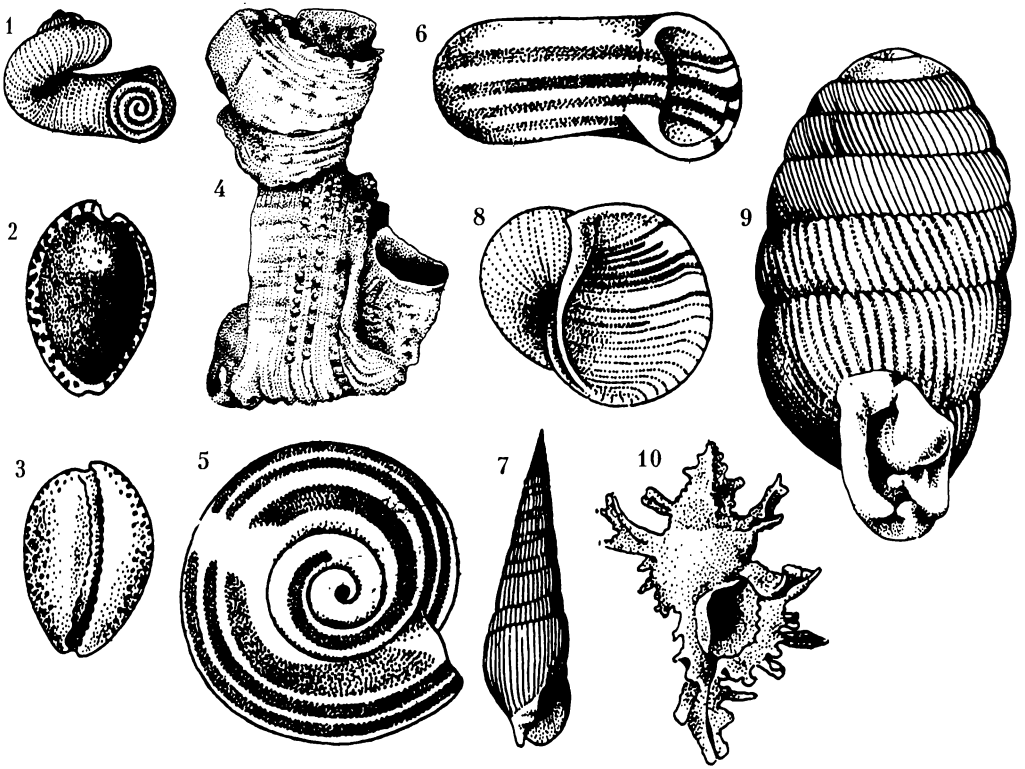


Рис. 12. Разнообразие строения раковины брюхоногих моллюсков (продолжение) (Зренков, 1989): *1 — Cocea ochridiana* (Valvatidae); *2, 3 — Notocypraea angustata* (Cypraeidae) сверху (*2*) и снизу (*3*); *4 — Dendropoma squamifera* (Vermetidae); *5, 6 — Marisa planogyra* (Pulmonata): *5* — снизу, *6* — со стороны устья; *7 — Pervicacea kieneri* (Terebridae); *8 — Asoline megastoma* (Pulmonata); *9 — Gutella viae* (Pulmonata); *10 — Murexul brazieri* (Muricidae)

же покрытой, как кокосовый орех, мощным войлокоподобным слоем периостракума (некоторые Cymatiidae). Или же на поверхности раковины могут образовываться причудливые выросты-вариксы (Muricidae). Обороты раковины могут очень плотно прилегать друг к другу, или же могуть быть несколько отодвинуты, и тогда образуется так называемый пупок — отверстие, ведущее в канал внутри колумеллярного столба, образующегося благодаря срастанию внутренних стенок завивающейся раковины (Epitoniidae, Architectonicidae). Наконец, имеются моллюски, полностью утратившие раковину. Они так и называются: голожаберные (Nudibranchiata).

Но, несмотря на все это гигантское разнообразие, раковины всех брюхоногих моллюсков построены по единому закону — закону логарифмической спирали. Логарифмической называется спираль, каждый следующий оборот которой отличается от предыдущего на величину коэффициента геометрической прогрессии. Форма раковины в первую очередь определяется величиной коэффициента. При малых значениях его спираль приближается к так называемой арифметической или архимедовой спирали, которая подчиняется законам арифметической прогрессии (например, форма раковины моллюсков из семейства Planorbidae). При больших значениях коэффициента геометрической прогрессии каждый следующий завиток раковины очень сильно превышает размеры предыдущего. Это характерно, например, для представителей семейства Haliotidae.

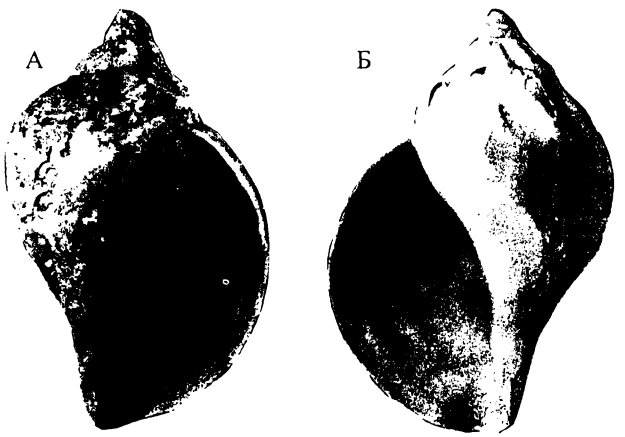


Рис. 13. Право- и левозавернутые раковины брюхоногих моллюсков из подсемейства Volutopsiinae (Кантор, 1990):
А – правозавернутый Pyrulofusus melonis (Курильские о-ва);
Б – левозавернутый Pyrulofusus deformis (Шпицберген)

Благодаря этому раковины брюхоногих приобретают два очень важных свойства. Первое: в процессе роста они, увеличивая свои размеры, не изменяют пропорций. Объекты, обладающие данными свойствами, называются гномонами. Исключение составляют раковины моллюсков с конечным ростом. Большинство гастропод растут в течение всей жизни. Однако есть моллюски (сем. Strombidae, например), которые по достижении половозрелости прекращают расти и их устье разрастается, образуя так называемую губу.

Второе: раковина брюхоногого моллюска, очищенная от мягкого тела, обнаруживает так называемое акустическое качество. При пропускании через нее струи воздуха возникает звук определенной ноты и высоты. Последняя зависит от размеров раковины: чем крупнее раковина, тем ниже звук.

Если, взяв раковину в руки, повернуть ее устьем к себе так, чтобы вершина раковины была направлена вверх, мы обнаружим, что чаще всего устье окажется справа от главной оси раковины, идущей через ее вершину и через оттянутый нижний угол последнего завитка, который называется сифоном. Это так называемые правозавернутые раковины. Большинство брюхоногих моллюсков имеют именно такие. Однако у некоторых видов, в норме правозавернутых, изредка попадаются левозавернутые экземпляры (например, у знаменитой *Turbinella pyrum* они попадаются с частотой 1:10000; такие экземпляры в Индии считаются священными). Есть и отдельные виды, которые представлены формами с только левозавернутыми раковинами (например, *Busycon contrarium* из семейства Melongenidae или *Pyrulofusus deformis*, семейства Buccinidae, подсемейства Volutopsiinae – рис. 13).

Строение стенки раковины типично и в принципе не отличается от того, что было описано выше при общей характеристике моллюсков.

Локомоторным органом брюхоногих служит нога. Она фактически представляет собой вентральную сторону тела моллюска, снабженную широкой подошвой. Движение осуществляется или благодаря метахрональному биению ресничек эпидермиса подошвы, или – у более крупных форм – благодаря мускулатуре, состоящей из продольных и поперечных мышц, по которым спереди назад бежит волна сокращений и расслаблений. Строение ноги варьируется в зависимости от образа жизни. Так, у некоторых представителей Prosobranchiata нога может подразделяться продольной бороздой на две половины, которые могут действовать попеременно, независимо друг от друга, осуществляя таким способом движение моллюска. У других форм нога может подразделяться поперечной бороздой на переднюю и заднюю часть, каждая из которых может выполнять собственную функцию: закапываться в грунт, захватывать добычу и т. п. У некоторых планктонных моллюсков из Atlantoidea (ранее Heteropoda) нога может выполнять плавательные функции. А у травоядных моллюсков из семейства Strombidae нога вместе с видоизмененной в виде своеобразного

когтя крышечкой (оперкулюмом) позволяет совершать моллюску прыжки (рис. 14). Это позволяет ему спасаться от хищных моллюсков, быстро прерывая контакт между хищником и жертвой.

Покровы — однослойный эпидермис, по крайней мере, на подошве — ресничный. Это явление особенно широко развито у водных видов. У некоторых из них ресничными клетками покрыта даже поверхность головы. Эпидермис очень богат одноклеточными железами, которые лежат или непосредственно в нем, или в подстилающей его ткани. Особенно богата железами наружная каемка мантии, которая словно отложной воротник отделяет весь внутренностный мешок от остального тела и выстилает мантийную полость на его переднем конце. У Prosobranchiata верхняя стенка мантийной полости выстлана высоким эпителием, в котором лежат многочисленные так называемые гипобранхиальные железы. Их биологическое значение неизвестно. Но, например, у Muricidae и Mitridae именно эти железы вырабатывают прохромоген знаменитого в античные времена пурпура. Прохромоген может превращаться в синий индиго и красно-лиловый диброминдиго. *Murex brandaris*, например, содержит 6,6-диброминдиго. Но для осуществления этого необходимы специальный фермент, кислород воздуха и ультрафиолетовые лучи. У живого неповрежденного моллюска прохромогены и фермент надежно изолированы друг от друга. При разрушении клеток железы эти ингредиенты вступают в контакт, и начинается фотохимическая реакция окисления прохромогенов кислородом воздуха. Она проходит довольно быстро, буквально на глазах. В процессе ее выделяются молекулы очень неприятно пахнущего газа метил-меркаптана. Проявившись на солнце, эта удивительная краска уже никогда не выцветает. Для получения 1 г красителя надо было переработать примерно 10 000 моллюсков. Несмотря на это, в бассейне Средиземного моря в течение сотен лет существовала целая индустрия получения пурпура и крашения им шерсти.

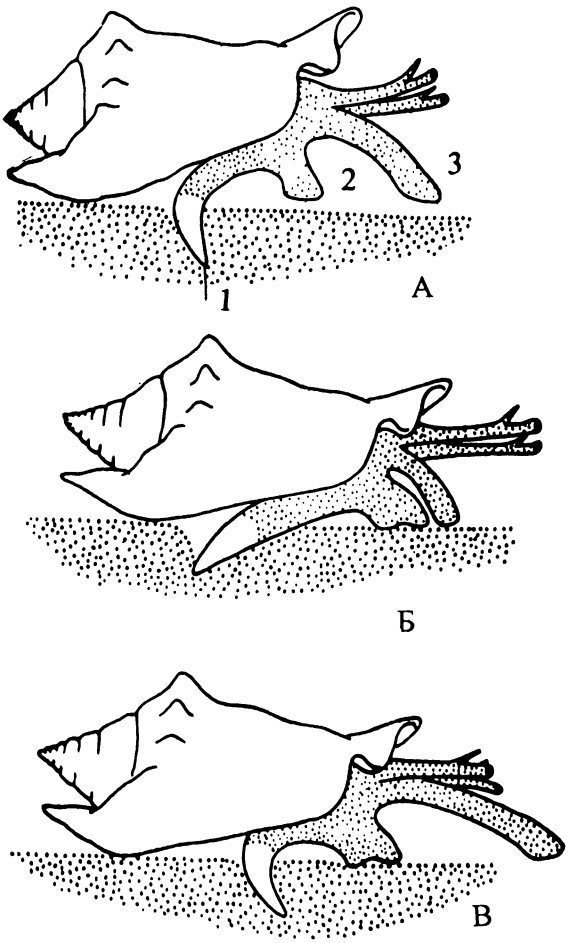


Рис. 14. «Прыгательная» нога у моллюсков сем. Strombidae (Заренков, 1989):
1 — задняя часть ноги с когтеобразным оперкулюмом; *2* — передняя часть ноги; *3* — хоботок

Особое значение имею крупные железы передней части ноги (рис. 15, *4*). Они тянутся на протяжении двух третей ее длины и вырабатывают слизь, облегчающую

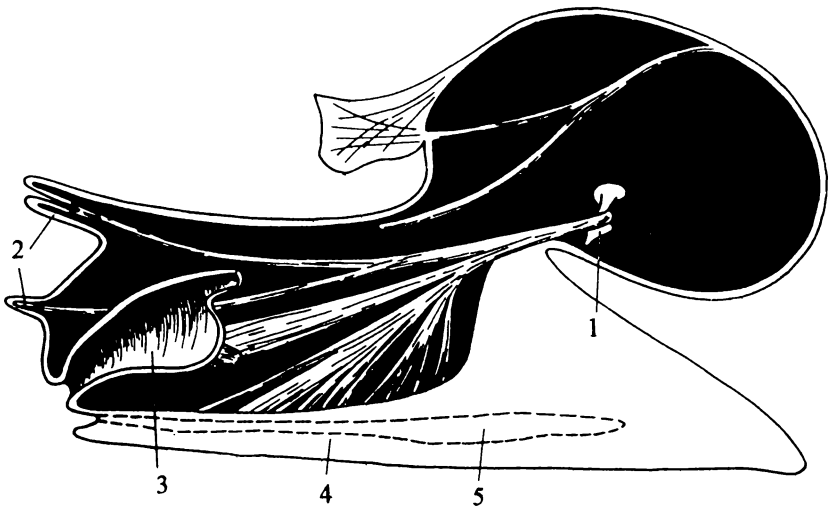


Рис. 15. Схема колумеллярной мускулатуры брюхоногих моллюсков (Kilias, 1967): *1* – колумелла; *2* – щупальца; *3* – фаринкс; *4* – нога; *5* – слизистая железа ноги

моллюскам процесс ползания. Слизь содержит до 95–98% воды и кальция (до 40% ее сухого веса).

У взрослого брюхоногого моллюска тело связано с раковиной благодаря колумеллярным или веретеновидным мышцам, характерным лишь для этого класса моллюсков (рис. 15). Это видоизмененная дорсовентральная мускулатура. Отходящие от дорсальной стороны тела сильные мышцы обвиваются вокруг колумеллы раковины и идут в переднюю часть тела, к его вентральной стороне. Там они расщепляются на отдельные пучки, идущие к щупальцам, глотке и дающие многочисленные ответвления к подошве ноги. Благодаря сокращению соответствующих ответвлений мышц, втягиваются щупальца и разные отделы ноги, или же нога и тело целиком втягиваются в раковину. Антагонистом для этой мускулатуры служит гемолимфа, так как при сокращении мышц в соответствующих участках кровеносных синусов, содержащих жидкость, повышается ее давление. Благодаря этому происходит растягивание, расслабление сократившейся мускулатуры. Кроме колумеллярных имеются еще группы мышц, которые отвечают собственно за передвижение моллюска (скольжение, плавание, закапывание и т. п.), а также мышцы, обеспечивающие работу радулы и копулятивного органа.

Центральная нервная система соответствует общей схеме таковой у моллюсков. Она тоже состоит из четырех отделов и в общих чертах выглядит следующим образом (рис. 16). От пары надглоточных или церебральных ганглиев отходят медиальные педальные и латеральные плевральные стволы. Педальные стволы идут к педальным ганглиям, соединенным комиссурой. Вместе с церебральной комиссурой и педальными стволами они образуют окологлоточное более или менее широкое нервное кольцо. У примитивных моллюсков от педальных ганглиев могут отходить назад педальные нервные стволы, соединенные комиссурами. На боковых плевральных нервных стволах друг за другом располагаются плевральные, париетальные и висцеральные ганглии (рис. 16 А). Висцеральный ганглий чаще всего непарный. У высших брюхоногих наблюдается постепенная концентрация этих ганглиев в передней части тела около фаринкса (рис. 16 Б). У примитивных форм, напротив, париетальные стволы очень длинные, заходят далеко во внутренностный мешок и в результате его торсиона обра-

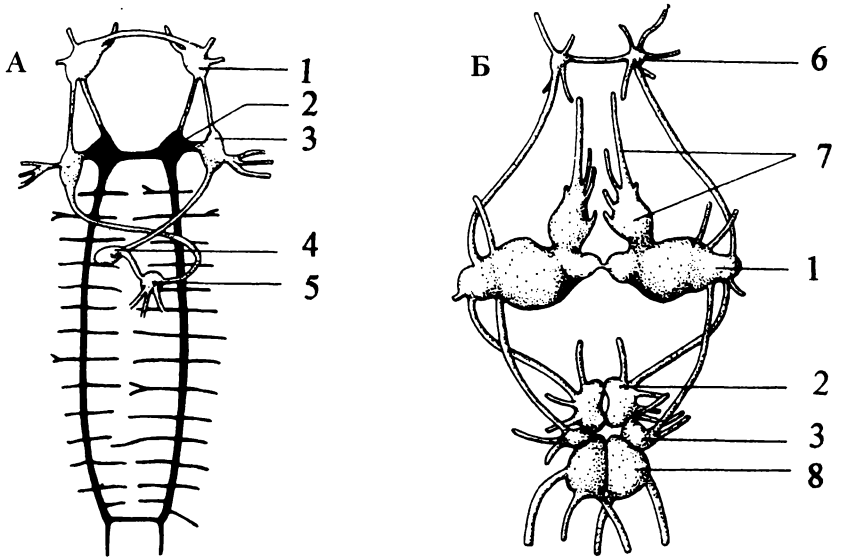


Рис. 16. Нервная система Gastropoda (Kilias, 1993):
А – у примитивных моллюсков (*Patella*); Б – у легочных моллюсков (*Helix pomatia*): *1* – церебральный ганглий; *2* – педальный ганглий; *3* – плевральный ганглий; *4* – париетальный ганглий (правый рудиментарный); *5* – висцеральный ганглий (трудно отличимы друг от друга); *6* – буккальный ганглий; *7* – глазные нервы с бульбообразным утолщением у основания; *8* – париетальный и висцеральный ганглии (в действительности они настолько слиты, что трудно отличимы друг от друга)

зуют перекрест плевровисцеральных коннективов, демонстрируя хиастоневрию (см. рис. 16 А). Это приводит к более полному обособлению педального отдела нервного аппарата от висцерального. Тентакулярный отдел отчетливо сохраняется не у всех брюхоногих. Наиболее полно он представлен у примитивных *Pleurotomaria*: субцеребральная комиссура, одна пара висцеропедальных коннективов и нервы статоциста. В целом тентакулярный отдел в процессе эволюции брюхоногих имеет тенденцию сливаться с церебральным отделом.

Церебральный отдел (с которым сливается тентакулярный) иннервирует голову, статоцисты и органы чувств. Они представляют собой центр управления органами чувств, руководящий кроме этого всеми рефлексами и движениями, которые ими обслуживаются. В этих же ганглиях локализованы нейроны, отвечающие за память. Педальные ганглии иннервируют ногу и ее периферический сенсомоторный нервный плексус. От плевральных ганглиев идут нервы к мантии, от париетальных — к жабрам, осфрадиям, некоторым участкам мантии и покровов. Висцеральные ганглии иннервируют внутренние органы и мантийный комплекс. Глотка иннервируется специальными буккальными ганглиями, связанными с церебральными ганглиями. Для всех моллюсков характерна хорошо развитая нейросекреция, связанная с деятельностью плевральных и висцеральных ганглиев.

Настоящими органами чувств брюхоногих служат осфрадии, глаза и статоцисты. Кроме того, многочисленные чувствительные клетки разбросаны по всему телу моллюска. Больше всего их по краю ноги и в области головы. Среди них преобладают механо- и хеморецепторы. Осфрадии, лежащие рядом с жабрами, служат хеморецепторами, оценивающими качество воды, содержание в ней кислорода. Они редуцируются у большинства заднежаберных (Opisthobranchiata) и легочных (Pulmonata). Статоцисты у брюхоногих обычно располагаются в педальных ганглиях, но иннерви-

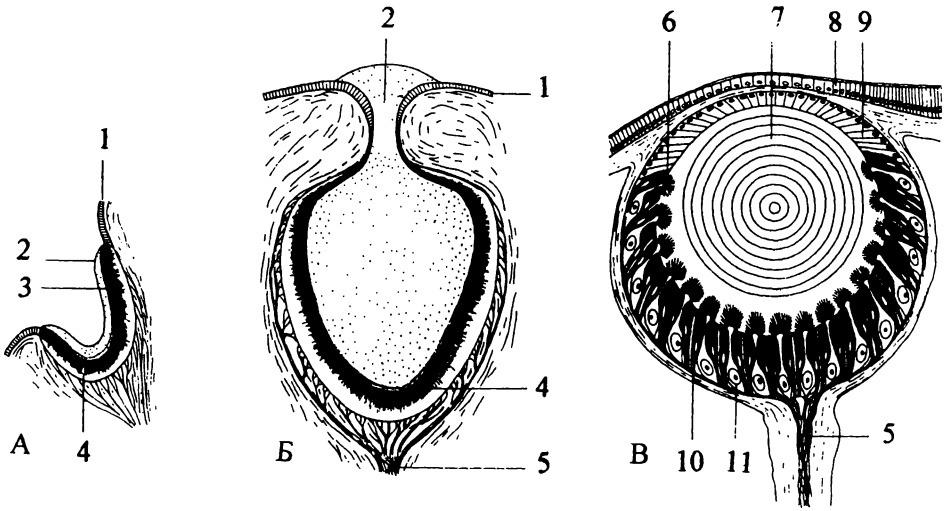


Рис. 17. Типы глаз у брюхоногих моллюсков (Kilias, 1993):
А — простые глазные ямки *Patella* (диаметр 0,12 мм); Б — следующая ступень развития, открытая камера-обскура *Haliotis* (диаметр *1* мм); В — глаз с хрусталиком виноградной улитки (*Helix pomatia*, диаметр 0,3 мм); *1* — эпидермис; *2* — прозрачный секрет (стекловидное тело); *3* — фоторецепторные клетки («палочки»); *4* — сетчатка; *5* — зрительный нерв; *6* — воспринимающие микровилли зрительных клеток; *7* — хрусталик; *8* — эпителий, прикрывающий глазной бокал; *9* — роговица; *10* — пигментные клетки; *11* — зрительные клетки

руются от тентакулярого отдела нервной системы. Они представляют собой или пузырек, содержащий песчинки, или же моллюск сам вырабатывает конкреции из углекислого кальция в виде одного большого статолита или большого количества мелких статокониев. Отвечает за ориентацию моллюска в пространстве.

Рядом с или на вершине первой пары щупалец лежат парные глаза. Строение их варьируется у разных групп моллюсков от зрительных ямок *Patella* (рис. 17 А) или бокаловидных глаз *Trochus* с маленьким отверстием бокала и пузырьковых глаз (рис. 17 Б), до глаз, снабженных специальной линзой и даже с дополнительным глазком, как у многих наземных моллюсков (рис. 17 В). Поле зрения моллюсков невелико и варьируется между несколькими миллиметрами и первыми сантиметрами.

Пищеварительная система очень разнообразна соответственно очень широкому разнообразию типов питания у брюхоногих моллюскам. Это приводит к сильным отклонениям в строении пищеварительных органов от «нормального» типа.

Ротовое отверстие лежит на вентральной стороне переднего конца ноги, у Prosobranchiata образуя своеобразное выпячивание. Оно может превращаться в длинный хоботок. У некоторых видов оно имеет мышцы, благодаря чему хоботок может вворачиваться внутрь и таким образом укорачиваться. У хищных брюхоногих хоботок может втягиваться во влагалище без изменения формы. Внутри хоботка находится фаринкс. Переход между ротовой полостью и фаринксом выстлан кутикулой, которая с каждой стороны может быть усилена площадками с заостренными краями, челюстями.

На вентральной поверхности глотки на специальном выступе одонтофоре располагается радула (рис. 18). Это гибкая хитиновая мембрана с расположенными поперек нее рядами зубчиков. Они образуют у большинства жаберных брюхоногих поразному устроенных медиальной, промежуточной и боковых пластинок, а у легочных (Pulmonata) зубцы в рядах очень сильно похожи. Строение радулы тесно связано с об-

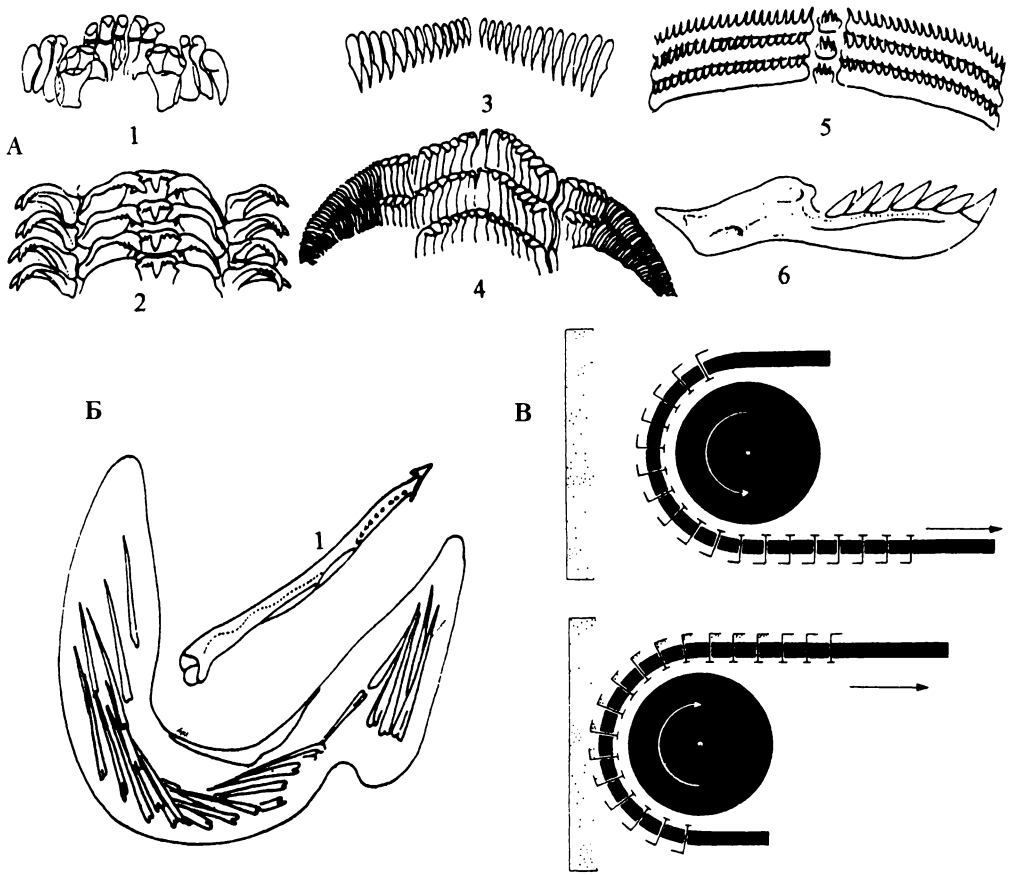


Рис. 18. Строение радулы у Gastropoda (А, Б — Заренков, 1989; В — Kilias, 1967):
А (*1–5*) — разнообразие типов радулярных зубчиков; Б — мешок с «гарпунчиками» и отдельный (*1*) «гарпунчик» моллюсков из рода *Conus*; В — схема движения одонтофора с радулой при соскребывании пищи с субстрата

разом жизни моллюсков и имеет важное таксономическое значение. Количество зубцов в радуле варьируется в широчайших пределах: от небольшого числа до 700–800 тысяч. В процессе функционирования зубцы радулы изнашиваются и она постоянно обновляется сзади, где в глотке располагается радулярный карман с клетками одонтобластами, выделяющими секрет, из которого формируются новые зубцы. Рядом с радулой открываются протоки желез передней кишки, которая может выполнять у различных видов моллюсков разные функции. Чаще всего это слизь, обволакивающая обскобленные растительные частицы и облегчающая их поступление в эзофагус. У некоторых хищных видов, нападающих на другие виды моллюсков, эти железы продуцирую кислоту, с помощью которой они растворяют углекислый кальций раковины их добычи. У других хищных моллюсков (Turridae или, например, *Conus*) эти железы вырабатывают яд нервно-паралитического действия, позволяющий обездвиживать добычу. У всех представителей надсемейства Conoidea, наряду с этим, видоизменяется радула, теряющая базальную хитиновую мембрану и центральные зубцы. Краевые зубцы видозменяются в виде полых заостренных наполненных ядом трубочек («гарпунчиков»), вонзаемых в добычу и парализующих ее (рис. 18 Б).

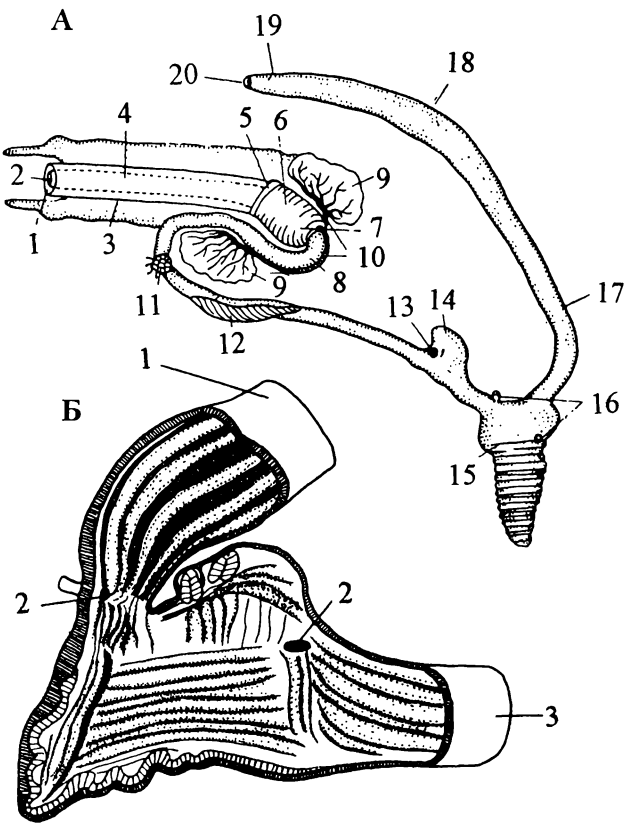


Рис. 19. Строение пищеварительной системы Gastropoda (А — Голиков, 1980; Б — Кантор, 1990):
А — пищеварительная система *Buccinum bayani bayani* (вид сбоку): *1* — отверстие хоботка, ринхостом; *2* — ротовое отверстие; *3* — собственно хоботок (ринходеум); *4* — хоботок и глотка; *5* — мышечное кольцо ринходеума; *6* — подвижная часть ринходеума; *7* — мышцы-ретракторы; *8* — пищевод; *9* — слюнные железы; *10* — протоки слюнных желез; *11* — окологлоточное нервное кольцо; *12* — железа Лейблейна; *13* — колено пищевода; *14* — слепой карман пищевода; *15* — желудок; *16* — протоки печени; *17* — средняя кишка; *18* — задняя кишка; *19* свободный выступ задней кишки; *20* — анальное отверстие; Б — внутреннее строение желудка *Lussivolutopsis emphaticus* (Volutopsinae): *1* — пищевод; *2* — протоки печени; *3* — средняя кишка

Пищевод, имеющий эктодермальное происхождение, может быть самым длинным отделом пищеварительного тракта. Он представляет собой цилиндрическую, образующую в передней части петлеобразный выгиб относительно тонкостенную трубку, диаметр которой значительно меньше такового хобота (рис. 19 А). Выйдя из полости хобота, пищевод резко заворачивает вперед и, сжатый с боков слюнными железами, тянется почти до головы. В этом месте у некоторых видов *Buccinum*, имеется железистое вздутие, известное под названием органа Лейблейна. Затем пищевод круто изгибается назад, проходит через ганглиозное кольцо центральной нервной системы. Петлеобразная форма передних отделов пищевода обусловлена подвижностью хобота, и когда хобот выдвигается через ринхостом вперед, пищевод распрямляется. Железа Лейблейна, если она имеется, выделяет в пищевод ферменты, способствующие перевариванию пищи. Кроме этой железы, у представителей рода *Buccinum* может присутствовать дополнительная пищеварительная железа трубчатого типа, имеющая вид тонкого и длинного цилиндрического отростка. Далее пищевод плавно отклоняется влево, образуя у букцинумов мощный слепой карман. Внутренние стенки пищевода складчатые. На небольшом расстоянии от слепого кармана пищевод открывается в верхнюю часть желудка (см. рис. 19 А).

Желудок представляет собой мускулистое, у моллюсков из семейства Buccinidae неправильно овальное, часто сужающееся книзу мешковидное образование (см. рис. 19 А). Одной стороной желудок прилегает к печени, а другой — к стенке тела, с которой соединен короткими мускульными тяжами. внутренняя стенка желудка складчатая. В той его части, где в желудок впадает пищевод, направление этих складок совпадает со складками пищевода. В остальной части желудка направление

складок совпадает с таковым средней кишки (рис. 19 Б). В желудок впадают протоки двух пищеварительных желез, обычно сильно различающихся по размерам. Большая железа (печень) состоит из множества слепо замкнутых мешочков, занимающих всю верхнюю часть внутренностного мешка. У голожаберных моллюсков она состоит из большого количества отдельных протоков, впадающих в желудок по отдельности. Их пальцеобразные отростки тянутся до кожных папилл спинной стороны. Эпителий желез состоит из известковых и пищеварительных клеток. Последние содержат ферменты, которые служат для внутриклеточного пищеварения и разрушения пищи. Трубчатая задняя кишка в результате торсиона открывается в мантийной полости, в ее передней части, или сбоку.

Мантийная полость и нога в их разнообразных модификациях позволяют брюхоногим питаться разными способами — от фильтрации до хищничества. При питании мелкими пищевыми частицами, добываемыми посредством фильтрации и соскребывания, преобладает внутриклеточное пищеварение. При макрофагии и поступлении в пищеварительный тракт крупных кусков пищи преобладает полостное пищеварение, а распределение пищевого материала в пищеварительном тракте достигается посредством перистальтики кишки. Длина кишечника в ряде случаев зависит от состава пищи. У слизней-фитофагов кишечник длиннее, чем у хищников. Предварительное размельчение пищи у макрофагов происходит в мышечном желудке как у фитофагов, так и у плотоядных форм. Полостное и внутриклеточное пищеварение не исключают одно другого. Например, у морского блюдечка *Otina* сначала осуществляется полостное пищеварение. Пищеварительные ферменты выделяются двумя желудочными выростами. Затем пищевые частицы поступают в желудочные выросты, которые содержат не только секреторные, но и пищеварительные клетки, и там фагоцитируются. В желудке непереваренные частицы пищи обволакиваются выделяемой поступающим из средней кишки протостилем слизью, и образуют фекальный шнур. Протостиль не содержит пищеварительных ферментов, но его можно считать предшественником обычного у двустворчатых кристаллического стебелька. Сравнительно немногие брюхоногие имеют кристаллический стебелек, сохраняющий при этом спиральную слоистость. Такие моллюски лишены пищеводных желез.

Сердце лежит вблизи от органов дыхания, из которых гемолимфа поступает непосредственно в предсердие (рис. 20). У примитивных форм (например, у Pleurotomarioidea из Prosobranchiata) имеется пара жабр и пара предсердий. Они имеются еще у некоторых представителей этого подкласса (Trochoidea, Neritoidea), у которых вторая жабра несколько редуцирована. Все остальные брюхоногие моллюски имеют единственную жабру, и лишь левое предсердие, которое через отверстие с клапаном открывается в желудочек. Сердце перекачивает гемолимфу в аорту, которая расщепляется на две артерии. Одна из них снабжает кровью внутренности, а вторая — голову, глотку, мантию и остальное тело. Из разветвляющихся артерий кровь поступает в лакуны (синусы), а затем — часто благодаря венам — через почки в органы дыхания, а из них — снова в предсердие. У брюхоногих гемолимфа кроме трофической, дыхательной и экскреторной функции выполняет, как упоминалось выше, важную гидравлическую функцию при выворачивании тела моллюска из раковины и расправлении ноги, когда под давлением кровь заполняет все лакуны, имеющиеся в ней.

Гемолимфа большинства моллюсков бесцветна. Но у виноградной улитки *Helix pomatia* имеется медьсодержащий гемоцианин, а у моллюсков из семейства Planorbidae — гемоглобин.

Для брюхоногих, как и для других моллюсков, особенно водных, характерно интенсивное кожное дыхание. Однако главную роль в обеспечении организма кислородом играет пара омываемых кровью перистых жабр (ктенидий). Всегда они имеются лишь у примитивных моллюсков, у которых располагаются по бокам от

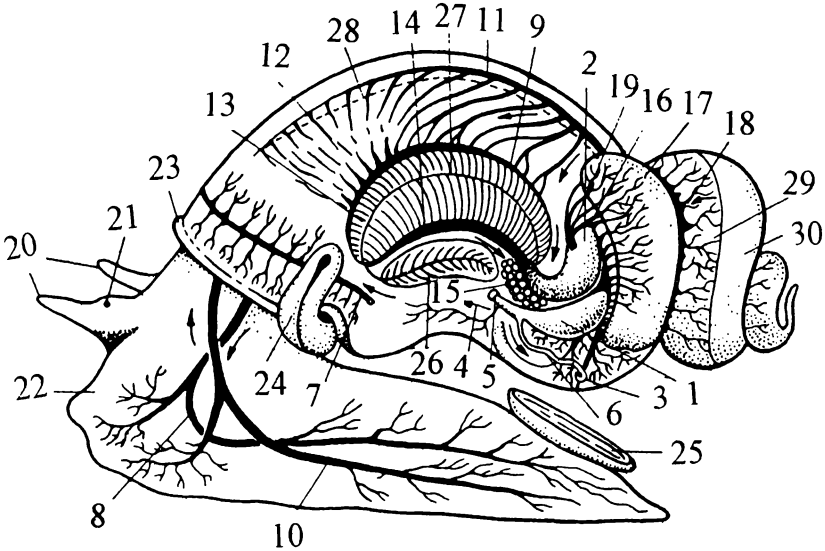


Рис. 20. Строение кровеносной системы и основные пути циркуляции гемолимфы (Голиков, 1980): *1* — желудочек; *2* — предсердие; *3* — главная аорта; *4* — направление движения крови; *5* — головная ветвь аорты; *6* — висцеральная ветвь аорты; *7* — мантийная артерия; *8* — педальная артерия; *9* — жаберная артерия; *10* — педально-головной синус; *11* — рено-гипобранхиальный синус; *12* — сосуды гипобранхиальной железы; *13* — сосуды жаберных лепестков; *14* — жаберная вена; *15* — мантийные вены; *16* — почечная вена; *17* — выносящие почечные сосуды; *18* — висцеральный синус; *19* — нефридиальная вена; *20* — щупальца; *21* — голова; *22* — нога; *23* — мантия; *24* — мантийный сифон; *25* — крышечка; *26* — осфрадий; *27* — ктенидий; *28* — гипобранхиальная железа; *29* — печень; *30* — гонада

анального отверстия. У остальных брюхоногих правая жабра редуцируется, а левая прикрепляется своим стеблем к верхней стенке мантийной полости и образует иногда ряд отдельных листочков (гребенчатая жабра). Поток воды омывает жабру благодаря биению ресничек стенки мантийной полости и самих жабр. У многих жаберных брюхоногих имеется специальный входной желоб для свежей воды, или вентрально отрытая складка с левой стороны мантии, часто превращающаяся в длинный сифон.

У многих видов появляются вторичные жабры. Так, у Patellidae на нижней стороне мантийной полости имеется венчик из длинных жаберных нитей. У морских голожаберных моллюсков кожные придатки дорсальной стороны берут на себя функции утраченных жабр и мантийной полости.

У наземных брюхоногих моллюсков жабры исчезают, и их функцию берет на себя так называемое легкое, в роли которого выступает стенка мантийной полости, образующая сложный рельеф и снабженная очень богатой сетью кровеносных капилляров.

Пара почек (видоизмененных метанефридиев) имеется лишь у примитивных брюхоногих, но левая почка у них рудиментарна и имеет заметно меньшие размеры. Ресничная воронка лежит в перикарде и ведет в целомодукт (реноперикардиальный проток), который образует расширенный мешковидный канал. Этот почечный мешок образуется благодаря многочисленным складкам и септам, образованным стенками канала. В них располагаются кровеносные лакуны, сильно увеличивающие поверхность стенок. Почечный мешок открывается нефропорой непосредственно или с помощью мочеточника в мантийную полость. У морских брюхоногих в качестве экскрета выделяется раствор аммиака и отчасти пурина. Наземные моллюски выделяют мочевую кислоту и отчасти гуанин.

Prosobranchiata почти целиком раздельнополы, тогда как заднежаберные (Opisthobranchiata) и легочные моллюски (Pulmonata) преимущественно гермафродитны. У всех видов выводные протоки гонад непарные. У самцов Prosobranchiata от семенника, как правило, отходит специальный семяпровод, который открывается вблизи края мантии. Есть исключение: у всех Diotocardia семяпровод открывается в правую почку, которая тогда функционирует как половой проток. У большинства видов вблизи головы образуется совокупительный орган (пенис), к которому от полового отверстия ведет по поверхности головы мерцательный желоб или специальный канал. У самок переднежаберных моллюсков отходящий от яичника яйцевод открывается половым отверстием. Внешняя часть яйцевода (утера) имеет железистые стенки, железы которых продуцируют белок яйца и слизистую оболочку для яиц.

Значительно сложнее устроена репродуктивная система гермафродитных моллюсков (рис. 21). От обеих гонад («гермафродитной железы») идет так называемый гермафродитный проток, благодаря чему и те и другие половые продукты выводятся наружу или в мантийную полость. Во многих группах он расщепляется на два канала, поэтому к каждой гонаде идет собственный проток. Каналы или открываются по отдельности, изолировано друг от друга, как мужской и женский протоки, или они объединяются перед тем, как впасть в специальный половой атриум. Обе части репродуктивной системы функционируют поочередно. Так, виноградная улитка (*Helix pomatia*) созревает сначала в качестве самца. При встрече аналогичной особи спариванию предшествует любовная игра, длящаяся иногда несколько часов. Сначала партнеры обмениваются «любовными стрелами» — известковыми иглами, которые синхронизируют состояние их репродуктивных систем. Они развиваются в специальных мешках-стилофорах. Стрела состоит из гранул углекислого кальция, скрепленных протеиновым матриксом. Она имеет форму полого конуса, на наружной поверхности которого обособляются кили или ребра (рис. 21, *18–20*). Они повышают механическую прочность стрелы и увеличивают ее поверхность. Благодаря этому возрастает количество феромона, который вырабатывается слизистыми железами и смазывает поверхность «любовной стрелы».

Затем моллюски обмениваются сперматофорами, которые хранятся в семяприемниках до созревания женской части репродуктивной системы. У многих заднежаберных женский половой проток может раздваиваться на яйцеклад и на влагалище. У гермафродитов женский или мужские протоки имеют специальные железы, вырабатывающие белок яиц и материалы для их оболочек. Там же могут существовать емкости для помещения семени.

Акцессорные органы репродуктивной системы гермафродитных брюхоногих часто служат хорошими таксономическими признаками.

Лишь очень немногие виды брюхоногих способны к партеногенезу (например, *Potamopyrgus jenkinsi*). Для подавляющего большинства видов характерно внутреннее оплодотворение и с этим связано образование пениса у самцов, образование сперматофора, и наличие семяприемника у самок (см. выше). Яйца у брюхоногих относительно крупные, и у них известны все формы развития яиц — от установки на пелагическую личинку до живорождения. Яйцекладущие моллюски редко откладывают яйца поодиночке. Обычно они формируют кладку. Кладка представляет собой скопление яиц, защищенных вторичными и третичными оболочками (первичная оболочка яйца формируется еще в гонаде). Эти оболочки секретируются специальными железами. Чаще всего кладки представляют собой шнуры, сформированные желатиноподобной массой, в которую заключены яйца. Это могут быть капсулы (коконы), в каждой из которой в заполняющей ее жидкости плавают сотни яиц. Данные емкости, имеющие, как правило, видоспецифичную форму, объединены тем или иным обра-

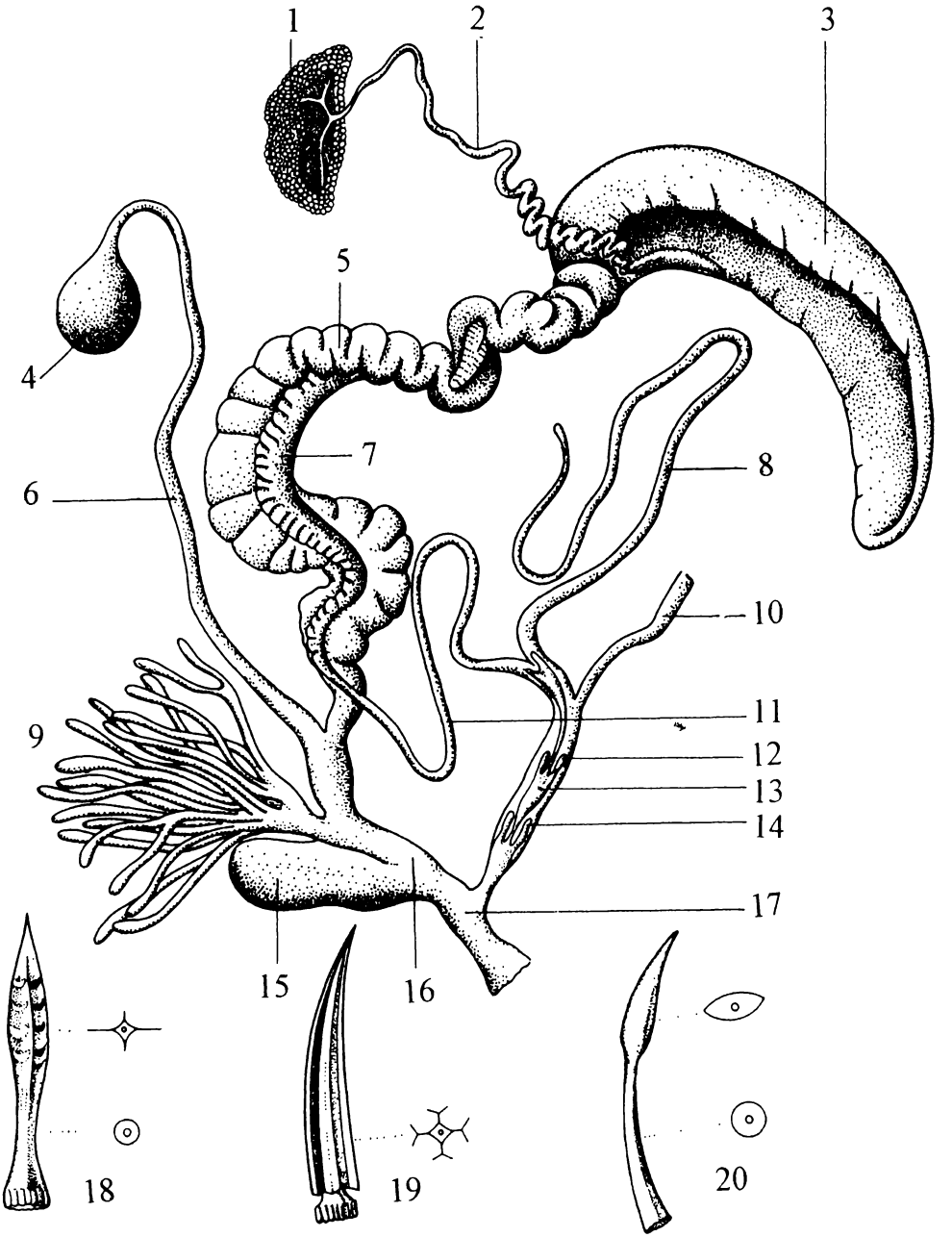


Рис. 21. Репродуктивная система Pulmonata (на примере виноградной улитки *Helix pomatia*) (Kilias, 1993):
1 — гермафродитная железа; *2* — проток гермафродитной железы; *3* — белковая железа; *4* — семяприемник; *5* — проток семяприемника; *6* — яйцевод; *7* — семяпровод; *8* — жгут; *9* — пальцевидные железы; *10* — мышца-ретрактор; *11* — семявыводящий проток; *12* и *14* — складки вывернутого пениса; *13* — пенис; *15* — мешок «любовных стрел»; *16* — влагалище; *17* — половой атриум; *18–20* — «любовные стрелы» *Cepaea nemoralis* (*18*), *C. hortensis* (*19*) и *Arianta arbustorum* (*20*)

зом, в результате чего возникает иногда постройка довольно больших размеров, в которой находятся огромные количества яиц. Форма этой постройки характерна для данного вида. Кладки прикрепляются к твердому субстрату: камням, створкам мертвых раковин, водным растениям, даже к днищам судов. Считают, что именно таким образом дальневосточный моллюск *Rapana thomasiana* и был завезен в Черное море.

Многие морские моллюски откладывают огромные количества яиц, бедных желтком. Из них в течение репродуктивного сезона вылупляются сотни миллионов личинок. По своему строению они относятся к трохофорному типу (превелигер), то есть имеют одно или два преоральных кольца ресничек, а также апикальный ресничный пучок. На этой стадии закладываются раковинная железа, а также нога, статоцисты и радулярная сумка. У пресноводных живородящих моллюсков имеются протонефридии. Из трохофорной стадии развивается велигер. У него из ресничных колец формируется двух- или многолопастной парус (велюм), окаймленный ресничками, на спинной стороне появляется эмбриональная раковина, из которой торчит нога в виде вентрально расположенного бугорка, образуется также мантийная полость в виде небольшого углубления. Время пребывания личинки в воде зависит от количества желтка в яйце. Личинки, вылупившиеся из крупных яиц, богатых желтком, находятся в воде считанные часы или дни, не питаясь. Личинки, вышедшие из яиц, бедных желтком, плавают в воде значительно дольше (до нескольких недель) и вынуждены добывать себе пищу (водоросли, жгутиконосцев). Плодовитость моллюсков, откладывающих мелкие яйца, бедные желтком, очень высока. Так, голожаберный моллюск *Aplysia* в течение пяти месяцев продуцирует около 480 миллионов яиц. Это связано с очень высоким уровнем смертности моллюсков на личиночном этапе онтогенеза. Зато распространение таких личинок, разносимых течением, очень широко.

У многих морских, но прежде всего у пресноводных и наземных моллюсков, развитие яйца происходит внутри яйцевых оболочек. Вылупление из них происходит уже на стадии сформированного молодого моллюска, как это наблюдается у виноградной улитки. У этих видов плодовитость сильно уменьшается. Так, у той же виноградной улитки, откладывающей яйца, как правило, раз в году, плодовитость составляет около 60 яиц, и из них лишь половина без нарушений проходят эмбриональное развитие.

Самые древние находки ископаемых брюхоногих моллюсков известны из раннего Кембрия (*Aldanella* из Сибири, и *Pelagiella* из Великобритании — 570 млн лет назад).

Все брюхоногие моллюски могут быть подразделены на четыре группы, каждая из которых характеризуется собственными особенностями плана организации. В них в какой-то степени законсервированы некоторые этапы эволюции брюхоногих.

□ *Подкласс Prosobranchiata (Переднежаберные)*

Моллюсков, входящих в этот подкласс, называют также Streptaneura, то есть имеющих хиастоневрию. Им противопоставляют лишенных хиастоневрии (вторично) легочных и заднежаберных моллюсков (*Euthyneura*).

• Отряд Diotocardia (Двупредсердные), называемые также Archaeogastropoda (рис. 22)

Свое название они получили потому, что имеют более или менее симметричный мантийный комплекс органов. Благодаря этому их можно считать наиболее примитивными среди ныне живущих брюхоногих. Их внутренностный мешок хорошо обособлен от тела, турбоспирально закручен. Нога с ползательной подошвой и крышечкой. Правда, есть формы с колпачковидной раковиной и без крышечки. У Fissurellidae раковина и мантия с вырезкой посередине переднего края, а у Haliotidae с отверстиями. Сердце, задняя кишка и анус расположены медиально, по бокам от них на-

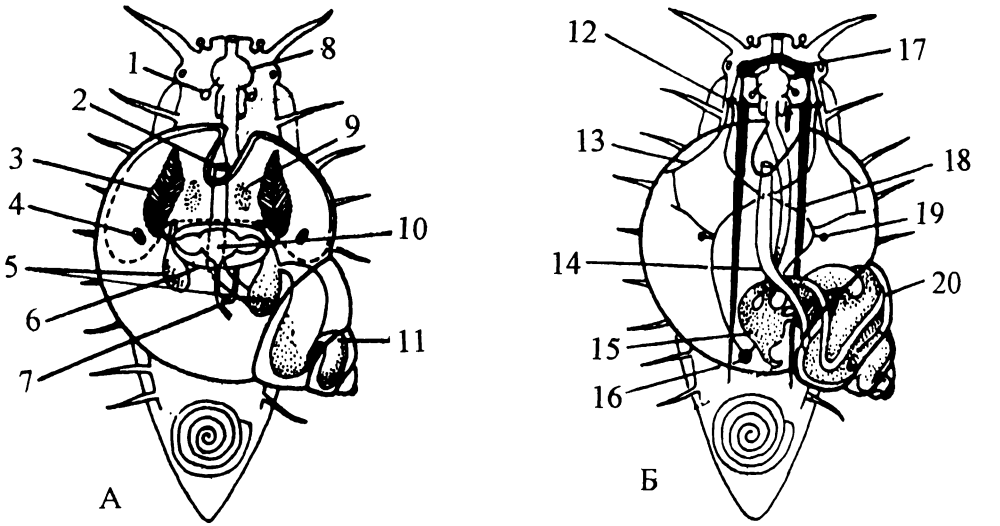


Рис. 22. План организации брюхоногих моллюсков из отряда Diotocardia (Заренков, 1989, с изменениями): А — органы мантийного комплекса; Б — нервная система и другие внутренние органы: *1* — слюнная железа; *2* — анальное отверстие; *3* — ктенидий; *4* — осфрадий; *5* — почки; *6* — перикард; *7* — аорта; *8* – фаринкс; *9* — гипобранхиальная железа; *10* — сердце; *11* — гонада; *12* — плевральный ганглий; *13* — мантийный нерв; *14* — пищевод; *15* желудок; *16* — висцеральный ганглий; *17* — церебральный ганглий; *18* — педальный ствол; *19* — бранхиальный ганглий; *20* — задняя кишка

ходятся ктенидии, осфрадии, гипобранхиальные железы. Сердце состоит из желудочка и двух предсердий и заключено в перикард, который сообщается с парными почками через рено-перикардиальное отверстие. Левая почка обычно меньше правой, через последнюю открывается единственная гонада, занимающая первые обороты внутренностного мешка. Задняя кишка окружена желудочком сердца. Имеются 2 доли пищеварительной железы, каждая из которых самостоятельно открывается в желудок. Центральная нервная система с хиастоневрией: левый плевровисцеральный коннектив проходит над кишкой, а правый — под ней.

В состав отряда входит около 6000 видов, размеры раковин которых варьируется от 0,1 до 25 см. Они сгруппированы в пять надсемейств и 22 семейства, среди которых наиболее известны следующие.

Надсемейство Pleurotomarioidea

Семейство Pleurotomariidae

Это глубоководные моллюски, обитающие на глубинах 1000–3000 м. Для них характерна ширококоническая раковина размерами до 16 см с большим количеством оборотов. Посередине устьевой части завитка (дорсомедианно), параллельно его краю, есть прорезь, которая у некоторых видов очень глубокая. Внутренний слой раковины с мощным и ярким перламутром. Имеется роговой спирально закрученный оперкулюм. Известен с Триаса. Небольшое количество современных видов известны из Карибского моря, Японии, Южного Вьетнама, Молукки. Биология их практически не изучена. Из-за красоты раковин и их редкости плевротомарии — излюбленный объект коллекционирования, очень высоко ценятся.

Семейство Haliotidae (Морские уши или галиотисы)

Раковины галиотисов действительно похожи на ухо. Это связано с тем, что очень велик коэффициент геометрической прогрессией, которая определяет форму рако-

вины и величину ее устья. Размер раковины достигает 25 см. Вдоль ее внешнего края расположены несколько отверстий. Из передних высовываются щупальцеобразные выросты мантийного края, выполняющие роль органов чувств. Из задних отверстий выходит вода, отдавшая в мантийной полости растворенный в ней кислород. Далее назад отверстия в процессе роста закрываются, а на переднем крае раковины взамен образуется новое отверстие. Внутренняя поверхность раковины выстлана очень ярким причудливо переливающимся перламутром. Оперкулюм отсутствует. Величина ноги соответствует огромному устью раковины. Благодаря этому галиотисы приобретают способность прочно присасываться к субстрату и могут жить на скалистой поверхности в прибойной зоне. Они травоядны и питаются, обскребая радулой водоросли со скалистой поверхности. Моллюски с раковиной в 20 см могут жить до 13 лет. Единственный род *Haliotis* с многочисленными видами, обитающими в тропических, субтропических и южнобореальных районах Мирового океана и в Средиземном море. Имеет региональное промысловое значение. Общий вылов галиотисов колеблется около 20 тыс. т. Наиболее известны *H. gigantea,* которого добывают в водах Японии (более 2 тыс. т), *H. rubra* в Австралии (4,6–6,1 тыс. т), *H. iris*, в водах Новой Зеландии (около 1 тыс. т). Нога моллюсков используется в пищу, а раковина из-за очень красивого перламутра — как сырье для бижутерии. Некоторые виды (например, *H. iris* для маори — аборигенов Новой Зеландии) имеют сакральное значение.

Надсемейство Trochoidea

Семейство Trochidae (Морские кубари)

Раковина широко коническая, несколько сдавленная, благодаря чему приобретает форму волчка, юлы. Нижняя сторона раковины уплощенная. Внутренняя поверхность перламутровая. Наружная поверхность часто с бугристой или спиральной скульптурой. Края устья лежат не в одной плоскости. Оперкулюм роговой и всегда спирально закручен. Раздельнополы. Многочисленные виды во всех морях. Самый крупный вид — индо-вестпацифический *Tectus niloticus*. Представители рода *Tectus* служат сырьем для изготовления поделок из перламутра.

Семейство Turbinidae

Моллюски с прочной, турбоспиральной раковиной, гладкими внешними оборотами, иногда с хорошо выраженной скульптурой и вариксами (выростами), всегда с мощным слоем перламутра внутри. Раковина в какой-то степени напоминает таковую трохид, но края устья лежат в одной плоскости и всегда имеется мощный оперкулюм, который чаще всего сильно кальцифицирован и окрашен изнутри. Нога бипедальная, то есть разграничена вдоль, образуя две части, сокращающиеся попеременно. Травоядные моллюски, чаще всего обитающие на литорали, преимущественно каменистой. Характеризуются всесветным распространением. Самый крупный вид — *Turbo marmoratus*: высота раковины достигает 20 см. Благодаря красоте перламутра и размерам раковины этот вид использовался ювелирами Европы XVII–XVIII вв. для изготовления драгоценных кубков. Самый красивый перламутр — у *Turbo sarmaticus* из Южной Африки. В Японии и Корее ведут промысел *Turbo cornutus*. Его вылов в период с 1993 по 2002 год колебался от 16,5 до 21,7 тыс. т.

- **Отряд Monotocardia (Переднежаберные однопредсердные)** (рис. 23)

В состав отряда входит 53 000 видов с раковиной от 0,1 до 60 см.

Монотокардии тоже имеют турбоспиральную раковину и единственную гонаду. Обычно сохраняется хиастоневрия. В левой половине мантийной полости — одинарный набор органов: гребенчатый ктенидий, один осфрадий и единственная гипобранхиальная железа. В свободной половине мантийной полости находятся задняя кишка с анусом и половое отверстие. Семя, вытекающее из полового от-

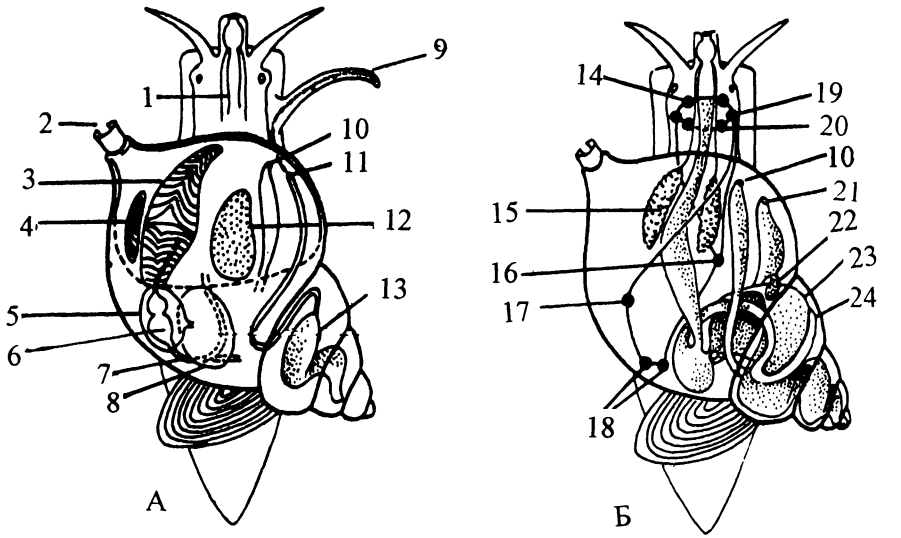


Рис. 23. План организации брюхоногих моллюсков из отряда Monotocardia (Заренков, 1989, с изменениями): А — органы мантийного комплекса; Б — нервная система и другие внутренние органы; *1* — пищевод; *2* — сифон; *3* — ктенидий; *4* — осфрадий; *5* — перикард; *6* — сердце; *7* — аорта; *8* — почка; *9* — щупальце; *10* — анальное отверстие; *11* — пенис; *12* — гипобранхиальная железа; *13* — семенник; *14* — церебральный ганглий; *15* — слюнная железа; *16* — субинтестинальный ганглий; *17* — супраинтестинальный ганглий; *18* — висцеральный ганглий; *19* — плевральный ганглий; *20* — педальный ганглий; *21* — влагалище; *22* — семяприемник; *23* — печень; *24* — задняя кишка

верстия самца, далее по боковой ресничной борозде поступает к пенису, который представляет собой боковой вырост ноги. В связи с редукцией правого ктенидия отсутствует и правое предсердие, перикард сообщается с единственной сохранившейся левой почкой, однако сердце занимает боковое, не медиальное положение, и задняя кишка проходит в стороне от желудочка. Мантийная полость поэтому диссимметрична.

Подотряд Mesogastropoda (= Taenioglossa)

Раковина, если есть, почти всегда спирально закручена, по форме может варьироваться от сильно уплощенной (блюдцеобразной) до высокой башенки, почти шипообразной. Большинство не имеют сифона. Радула тениоглоссная, то есть ленточидная, содержащая в каждом ряду более трех зубцов, чаще всего семь. Среди представителей этой группы есть морские, пресноводные и наземные формы.

В состав подотряда входят 16 надсемейств с 36 семействами. Среди них можно отметить наиболее интересных, например Turritellidae. Считают, что именно средиземноморская *Turritella communis* подсказала Архимеду идею винта. Представители семейства Vermetidae перешли к прикрепленному образу жизни, приобретя вторично червеобразное строение. Некоторые виды этого семейства образуют большие колонии, напоминающие коралловые рифы. Представители рода *Janthina* приспособились к жизни в поверхностной пленке воды (рис. 24). Их относительно крупная раковина (около 2–2,5 см) имеет очень тонкие стенки, окрашена в голубовато-фиолетовый цвет. Она плавает под поверхностью воды на плотике из пузырей, окруженных затвердевающей слизью. И те и другие образованы ногой моллюска. Пузыри возникают каждые 30–40 секунд, склеиваясь между собой в виде спиральной ленты. Внешне такой плотик выглядит пенопластовым. С нижней стороны плотика моллюск при-

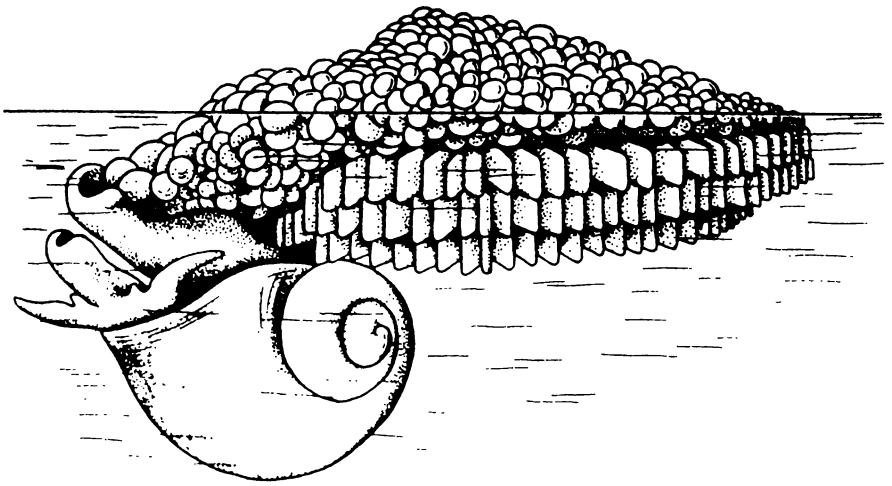


Рис. 24. Моллюск *Janthina*, плавающий на плотике из собственной слюны (Kilias, 1967)

крепляет яйцевые капсулы, число которых может достигать 500. Они содержат до 2,5 млн яиц.

Благодаря своей красоте широко известны представители травоядного семейства Strombidae. Особенно популярен вид *Strombus gigas* — самый крупный представитель семейства. Это обитатель Карибского моря и Мексиканского залива (размеры раковины до 25 см). Из его раковин с нежно-розовым перламутром, называемым также розалином, резали знаменитые багамские камеи, в раковинах изредка встречается розовый жемчуг. Кроме того, нога стромбуса ценится среди гурманов. Промысел этого вида, а также разведение на особых фермах широко распространены в Карибском бассейне. В 2002 году здесь было выловлено 23 тыс. т стромбусов, а в некоторые годы их вылов достигал 40,1 тыс. т. По красоте раковины с ними сравнимы самые крупные представители семейства Cassididae. Из них делали драгоценные кубки, а также резные украшения — камеи.

Наиболее популярны представители семейства Cypraeidae. Раковины моллюсков из этого семейства прельщают всех и своей удивительной яйцевидной формой, и полированной многокрасочной поверхностью. Но наибольшую славу заслужил вид *Monetaia moneta* или каури. Уже из латинского названия видно, что раковины этого вида служили деньгами. И это действительно так. В этой роли они выступали в Китае, Индии и в других странах Юго-Восточной Азии, а также в Африке и, что самое удивительное, в России в XII–XIV веках, в так называемый «безмонетный период». Здесь они были известны под названием «ужовки», «змеевки» и «змеиные головки». В Африку их ввезли арабы еще в XI–XII веках, но интенсивнее всего каури стали завоевывать Африку с XVI века, когда понадобились рабы в Америке. Масштаб этого процесса демонстрируют данные из старых торговых книг купцов. В XIX веке в Африку ввезли, по меньшей мере, 75 млрд раковин общим весом 115 тыс. т. Если бы можно было их уложить в ряд по экватору, он бы тридцать семь раз обогнул Землю! Кроме этого, монетарии считались священными ракушками у многих народов, в том числе живших на территории нашей страны. И сегодня они — непременная часть свадебного убора невесты у хакассов, мордвы, удмуртов, чувашей и марийцев, поскольку сохранились предания о том, что ношение этих раковин защищает женщину и ее детей от всяких несчастий. Представители семейства Carinariidae интересны тем, что

они демонстрируют крайнюю степень специализации к макропланктонному образу жизни. В состав семейства входит лишь монотипический род (с единственным видом) *Carinaria*. Он характеризуется студенистым телом примерно цилиндрической формы, достигающим длины 50 см, очень сильно редуцированными внутренностным мешком и колпачковидной, декальцинированной раковиной. Тело образует подобие плавников, его задняя часть снабжена килем.

Подотряд Neogastropoda (= Stenoglossa)

Для представителей подотряда характерно обязательное наличие спирально закрученной раковины, желобчатого сифона, стеноглоссной (то есть суженной) радулы, содержащей по три зубца в каждом поперечном ряду (срединного и пары боковых), редко больше. К этому подотряду относятся высоко специализированные моллюски, в основном хищные. Реже некрофаги. Известны с Верхнего Мела. В состав подотряда входят четыре надсемейства с 13 семействами. Среди них наиболее известны следующие.

Семейство Muricidae

Характерная черта строения раковины многих мурицид — наличие оттянутого в виде трубки нижнего края устья (сифональной области), бугорчатой скульптуры раковины и так называемых вариксов: шипов или выступов. Их роль не совсем ясна. В частности, считают, что хищная рыба благодаря им не может сомкнуть челюсти на поверхности раковины. Размеры раковины до 30 см (*Murex ramosus*). Мурексы раздельнополы. Преимущественно хищники, питающиеся двустворчатыми моллюсками. Как сообщалось выше, гипобранхиальная железа мурицид содержит прохромоген индиго, который под влиянием ультрафиолета солнечных лучей превращается в окрашенное вещество, так называемый пурпур — драгоценную краску Античности. Пурпур представляет собой разные оттенки фиолетового цвета у разных видов моллюсков — от чернильно-фиолетового до интенсивно красного с фиолетовым отливом. Наиболее известны средиземноморские виды *Murex brandaris, Trunculariopsis trunculus, Thais haemastoma*. Для получения 1 г чистой краски необходимо было переработать 10 000 моллюсков.

Семейство Buccinidae

Раковина преимущественно утолщенно веретеновидной формы, с гладкой или морщинистой поверхностью, или же со скульптурой. Конечный оборот обычно очень большой. Наиболее хорошо известны имеющие промысловое значение рода *Buccinum* и *Neptunea*. Большинство видов обитают в Северном полушарии. Трупоеды или хищники. Отдельные виды достигают размеров 25 см. Яйца откладывают в специальные яйцевые капсулы. В каждой капсуле может находиться до 1000 яиц. Капсулы, как правило, образуют постройки, форма которых видоспецифична, иногда очень крупные — до 30 см высотой. Благодаря тому что некоторые виды имеют не только крупные размеры, но и могут вылавливаться в относительно большом количестве, относятся ко второстепенным промысловым объектам. Ценятся гурманами. Вылов *Buccinum undatum* в водах Северной Атлантики в течение 1993–2002 гг. менялся от 7,4 до 30,1 тыс. т. В наших дальневосточных водах также ведется активный промысел нескольких крупных видов. Их вылов колеблется в пределах 5–5,5 тыс. т.

□ *Подкласс Opisthobranchia (Заднежаберные)* (рис. 25)

Около 45 000 видов. Раковины имеют размеры от 0,1 до 20 см, чаще всего 0,3–5 см. Размеры тела могут достигать 1 м (*Aplysia californica*).

В состав подкласса входят очень разнообразные внешне и внутренне брюхоногие моллюски. У них нет крышечки, может не быть раковины и внутренностного мешка с мантийной полостью, а нога может быть лишена подошвы. Многие из них имеют

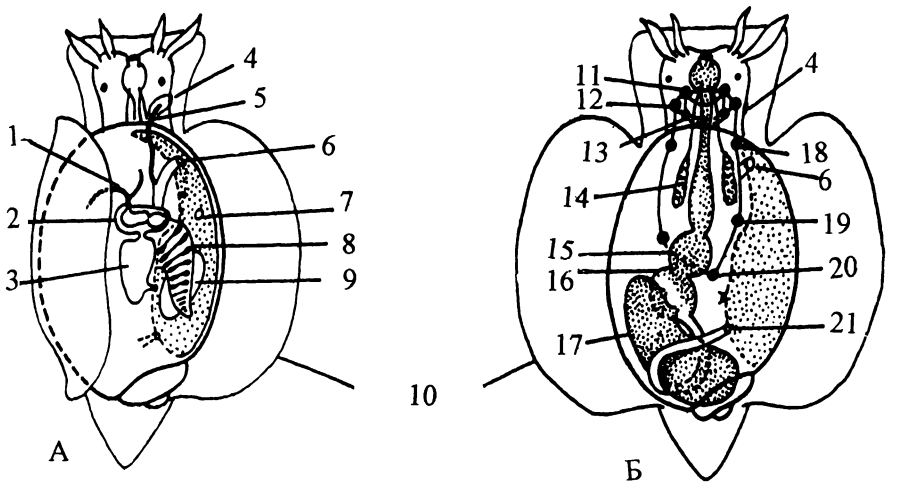


Рис. 25. План организации брюхоногих моллюсков из подкласса Opisthobranchia (Заренков, 1989, с изменениями):

А – органы мантийного комплекса; Б – нервная система и другие внутренние органы: *1* – аорта; *2* – перикард; *3* – почка; *4* – пенис; *5* – семяпровод; *6* – влагалище; *7* – осфрадий; *8* – ктенидий; *9* – гипобранхиальная железа; *10* – параподии; *11* – церебральный ганглий; *12* – плевральный ганглий; *13* – педальный ганглий; *14* – слюнная железа; *15* – мышечный желудок; *16* – желудок; *17* – печень; *18* – паллиальный ганглий; *19* – париетальный ганглий; *20* – висцеральный ганглий; *21* – анальное отверстие

боковые выросты — параподии, которые могут загибаться на спину и закрывать раковину, создавая так называемую псевдомантийную полость. Сохраняющаяся иногда мантийная полость содержит заднюю кишку с анусом и одинарный набор левых органов: гипобранхиальная железа, волнообразно изогнутый ктенидий, сердце в перикарде, связанном с единственной почкой. Центральная нервная система утратила хиастоневрию.

Подкласс подразделяют на шесть отрядов. Наиболее известен среди них отряд Nudibranchiata, голожаберные моллюски. Они полностью лишены раковины, мантийной полости и настоящих жабер. Последние заменены многочисленными спинными выростами в качестве дополнительных жабр. Нервная система очень сильно концентрирована. Все ганглии собраны в окологлоточном нервном кольце. Многие виды очень ярко, контрастно окрашены. Обычно это хищные моллюски, питающиеся гидроидными полипами, актиниями, альционариями, мшанками, асцидиями или икрой рыб. Некоторые виды, характеризующиеся крупными нервными клетками, служат излюбленными объектами исследования физиологов (например, так называемый морской заяц — *Aplysia californica*). В состав отряда входит около 5000 видов, подразделенных на четыре подотряда и около 50 семейств.

□ *Подкласс Pulmonata (Легочные моллюски)* (рис. 26)

Как правило, имеют спирально закрученную раковину, реже колпачковидную, иногда лишены раковины и обособленного внутренностного мешка. Мантийная полость открывается наружу дыхательным отверстием (пневмостомом) и содержит: легкое (система кровеносных сосудов) на месте левого ктенидия, осфрадий, однопредсердное сердце в перикарде, который сообщается с единственной (правой) почкой, мочеточник и задняя кишка с анусом. Крышечка отсутствует. Центральная нервная система утратила хиастоневрию. В состав подкласса входят два отряда.

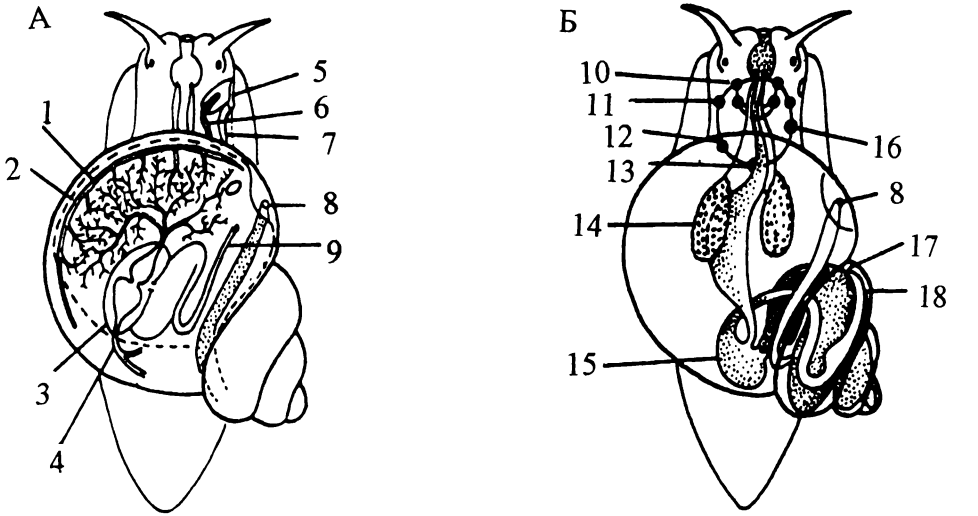


Рис. 26. План организации брюхоногих моллюсков из подкласса Pulmonata (Заренков, 1989, с изменениями):
А — органы мантийного комплекса; Б — нервная система и другие внутренние органы; *1* — кольцевая вена, *2* — мантия; *3* — перикард; *4* — аорта; *5* — влагалище; *6* — семяпровод; *7* — яйцевод; *8* — анальное отверстие; *9* — мочеточник; *10* — церебральный ганглий; *11* — плевральный ганглий; *12* — париетальный ганглий; *13* — висцеральный ганглий; *14* — слюнная железа; *15* — желудок; *16* — педальный ганглий; *17* — печень; *18* — задняя кишка

• Отряд Basommatophora. Водные легочные моллюски

В состав отряда входят около 5000 видов. Размеры раковины достигают 10 см.

Как правило, имеют спирально закрученную раковину. Обычно это турбоспираль, хотя хорошо известны так называемые «катушки» — пресноводные виды из семейства Planorbidae, у которых завитки раковины располагаются в одной плоскости, образуя так называемую планоспираль. У некоторых морских и пресноводных видов (например, *Siphonaria gigas*) раковина колпачковидная. Большинство — обитатели пресных вод, но немало видов приспособилось к жизни в прибрежной и приливной зоне морей. Пресноводные формы, как правило, имеют тонкостенную хрупкую раковину, тогда как для морских, напротив, характерны очень прочные раковины с толстыми стенками. Есть небольшое количество очень мелких видов, перешедших к наземному образу жизни. В состав отряда входит пять надсемейств с 12 семействами. Наиболее широко известны представители семейства Lymnaeidae. Они не только самые обычные обитатели пресных вод в нашей климатической зоне, питающиеся водной растительностью, а также детритом вместе с обитающими на нем микроорганизмами. Многие из них служат промежуточными хозяевами трематод. Наиболее среди них известны *Galba truncatula* и *G. palustris* — промежуточные хозяева печеночного сосальщика (*Fasciola hepatica*), наносящего серьезный ущерб животноводству.

• Отряд Stylommatophora. Наземные легочные моллюски

В состав отряда входят около 32 000 видов. Раковины достигают размеров 20,5 см.

Характеризуются хорошо развитой спиральной раковиной, способной полностью вместить все тело моллюска. Однако имеется довольно большое количество видов, у которых она претерпела редукцию почти до полного исчезновения (слиз-

ни). Как правило, наземные моллюски имеют широкую ползательную подошву. Мантийная полость с богато разветвленной системой кровеносных сосудов («легкое»), что позволяет дышать атмосферным кислородом. Имеется пара сократимых щупалец с глазами на их дистальных концах, и часто также еще с одной парой более коротких щупалец. Преимущественно травоядные животные, хотя среди слизней известны хищные формы.

Завоевание суши наземными улитками началось еще в Палеозое. В состав отряда входят три подотряда с 14 надсемействами и 41 семейством. В настоящее время они освоили широчайший спектр условий существования, приспособившись к переживанию неблагоприятных условий, впадая для этого в анабиоз. Наиболее удивительны с этой точки зрения мелкие степные и полупустынные улитки из рода *Zebrina* с раковиной размерами около 20 мм. Их численность, например, в таврических сухих степях, где буквально на каждой травинке висят два-три моллюска, потрясает. Они способны долгое время выносить прямые солнечные лучи благодаря раковинке белого цвета.

Наиболее широко известны такие представители отряда, как крупная улитка *Achatina fulica*, исходным ареалом которой были влажные леса тропической Африки. Благодаря человеку этот сухопутный моллюск менее чем за 100 лет завоевал все тропические и субтропические районы земного шара, превратившись в серьезного вредителя сельского хозяйства и в излюбленное лакомство гурманов. Широко используется в исследовательской работе в качестве лабораторного животного. Не менее известна виноградная улитка (*Helix pomatia*), популярная в ряде европейских стран как гастрономический деликатес. Этот изначально средиземноморский моллюск, также благодаря человеку, сейчас распространен почти по всей Европе, в том числе и в нашей стране. Еще римлянами была завезена в северную Африку, а в последние столетия виноградная улитка попала в Северную и Южную Америку, где (особенно в последней) тоже широко распространена. Встречается на виноградниках, в садах, кустарниковых зарослях, лиственных лесах, предпочитая местности с известковой почвой. Главным потребителем виноградных улиток остается Франция — 30–40 тыс. т в год.

Серьезными вредителями плодово-ягодных культур служат слизни (семейство Limacidae). Некоторые из них бывают очень крупными (*Limax maximus* достигает длины 15 см). Ущерб, наносимый ими растениям, может быть очень велик, а борьба со слизнями отнимает много сил и средств.

☐ Класс Scaphopoda (Лопатоногие моллюски)

Это маленькая группа, насчитывающая около 350 видов. Размеры раковины варьируются от 0,2 до 13,5 см. Самый крупный из ныне живущих видов *Fissidentalium vernedi*.

Организация лопатоногих моллюсков (рис. 27) сформировалось в результате их приспособления к образу жизни микрофагов, зарывающихся в песок и питающихся обитателями интерстициали. Вытянутое тело моллюска заключено в трубчатую раковину в форме слегка изогнутого усеченного конуса («слоновый бивень»), на переднем и заднем конца которой имеются отверстия. Они могут закрываться до состояния крошечной поры благодаря сокращению краев мантии, которая образует две билатерально симметричные лопасти, охватывающие тело с двух сторон по всей его длине. Они свободны в начале онтогенеза, но позднее срастаются. Эпидермис мантии вырабатывает трубчатую раковину, которая у предков лопатоногих должна была быть двустворчатой. Благодаря своей трубчатой форме мантия образует две мантийные полости — на переднем и заднем концах тела, соединяющиеся между собой. Зона роста раковины располагается вдоль переднего края мантии. Раковина растет вперед.

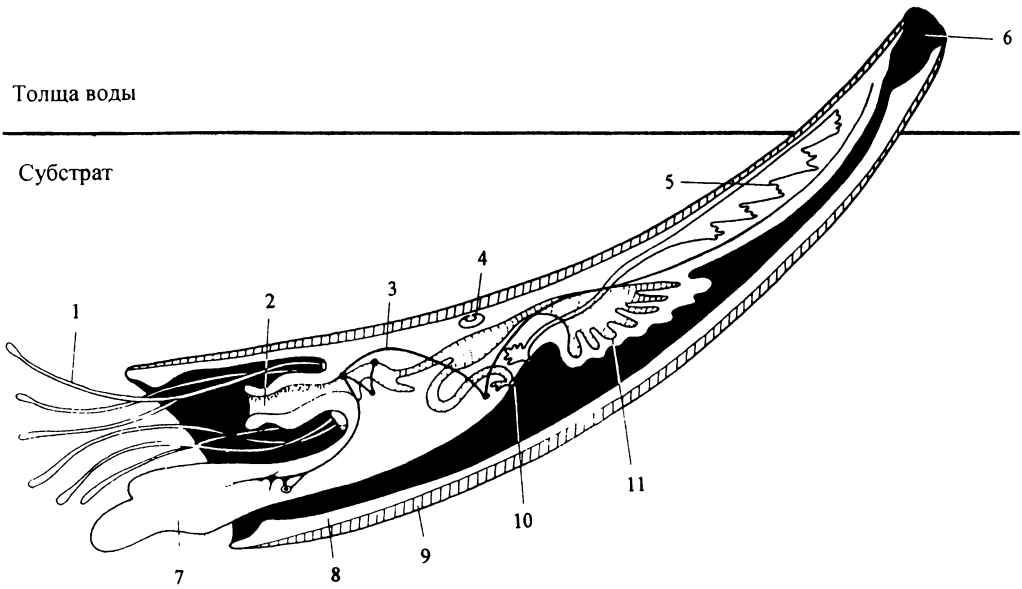


Рис. 27. План организации лопатоногих моллюсков (класс Scaphopoda) (Kilias, 1967): *1* — ловчие щупальца; *2* — ротовое отверстие; *3* — нервная система; *4* — сердце; *5* — гонада; *6* — заднее мантийное отверстие; *7* — нога; *8* — мантия; *9* — раковина; *10* — анальное отверстие; *11* — железа средней кишки (печень)

Голова образует хоботообразный вырост, на вершине которого располагается ротовое отверстие. По бокам хоботка имеются базальные бугорки, образующие большое количества (часто более 130) ловчих щупалец, слегка расширяющихся дистально. Ниже головы лежит вытянутая нога. Она передвигает моллюска по принципу заякоривания: выдвигается вперед в суженном состоянии, затем расширяется, закрепляясь в грунте, и сокращением мышц-ретракторов подтягивает остальное тело. Для этого на переднем краю ноги образуется круглая с изрезанными краями подошва или — субтерминально — пара разворачивающихся лопастей-складок.

Мускулатура в виде пары тяжей между мантией и ногой. Имеется также слой мышц в околоротовом конусе, ретракторы ловчих щупалец и сфинктеры на переднем и заднем краях мантии. Строение нервной системы близко к тому, что наблюдается у двустворчатых моллюсков: церебральные и плевральные ганглии тесно сближены, педальные ганглии широко раздвинуты. Имеются верхний и нижний буккальные ганглии. Тентакулярный отдел центральной нервной системы практически сливается с церебральным. Органы чувств развиты слабо из-за специфического образа жизни лопатоногих моллюсков, зарывающихся в песок. Глаза и отдельные органы чувств отсутствуют. Известны статоцисты как орган ориентации, хеморецепторные клетки на субрадулярном органе и ловчих щупальцах. На последних имеются также осязательные клетки.

Пищеварительная система начинается жесткой глоткой с подковообразными челюстями, располагающейся в головном отделе, и с радулой, которая состоит из рядов по пять зубчиков в каждом. Кишечник идет сначала назад, образуя расширение, напоминающее желудок. В него впадает проток расчлененной на несколько лопастей печени — пищеварительной железы средней кишки. Из желудка пищева-

рительный канал опять идет вперед, делает петлю и открывается в мантийную полость. Кровеносная система сильно редуцирована, без выраженных сосудов. Сердце без предсердий, лежит в маленьком перикарде. Специализированные органы дыхания отсутствуют. Кислород, растворенный в воде, извлекается из образуемого ресничками постоянного потока воды, проходящего через мантийную полость. Он входит через переднее и покидает полость через заднее отверстие. Имеются дольчатые парные почки, которые не связаны ни между собой, ни с перикардом. Гонада непарная, вытянутая вдоль задней трети тела. Специальных выводных протоков нет. Половые продукты по созревании выводятся через правую почку в мантийную полость и оттуда — наружу. Копулятивные органы отсутствуют.

Лопатоногие моллюски исключительно морские животные. Встречаются от уреза воды до глубин 7000 м. Образ жизни — зарывающийся. Предпочитают песчаные грунты. В песке сидят головой вниз, вогнутой стороной раковины вверх так, чтобы более тонкий конец раковины торчал из грунта. Питаются детритом, диатомеями, водорослями, фораминиферами, которых отлавливают с помощью околоротовых щупалец. Например, *Dentalium entalis* — европейский очень обычный вид— специализированный потребитель фораминифер.

Известны с Ордовика (500 млн лет). Распространены космополитически. В состав класса входят два семейства.

Бусы из денталиумов время от времени находят археологи в раскопках древних городищ или захоронений. Некоторые племена (тихоокеанское побережье Северной Америки от Ванкувера до Калифорнии и Новая Зеландия) использовали шнуры с нанизанными на них раковинками денталиумов в качестве средства оплаты, то есть денег. В Новой Зеландии раковинные деньги из денталиумов имели хождение до 1800 г.

☐ Класс Bivalvia (= Lamellibranchiata, Pelecypoda или Двустворчатые моллюски)

В состав класса входят более 20 000 видов. Размеры раковин — от 10 мм до 135 см. Самый крупный из современных видов — *Tridacna gigas*.

План организации двустворчатых моллюсков, как и у лопатоногих, тоже сложился под знаком приспособления к зарывающемуся образу жизни. Однако, в отличие от них, двустворчатые перешли к питанию органической взвесью (или планктонными организмами) из толщи воды и со дна с помощью фильтрации. Это, с одной стороны, привело их к очень сильному уклонению от плана строения гастропод, от которых они ведут происхождение, а с другой — отразилось в его однотипности в пределах класса. Различия между разными группами двустворчатых прежде всего затрагивают строение жабр, пищеварительной системы и раковины.

Тело двустворчатых моллюсков сжато с боков (справа и слева) и одето двумя свисающими сверху эпидермальными лопастями — мантийными складками, вырабатывающими створки раковины, которые полностью прикрывают тело моллюска. Створки соединяются между собой с помощью мускулов-замыкателей. Благодаря этому створки раковины и края мантии прижимаются друг к другу настолько плотно, что могут полностью изолировать моллюска от окружающей среды. Считается, что голова у двустворчатых отсутствует, ротовое отверстие окружено парой ротовых лопастей. Имеется вместительная мантийная полость, ограниченная боковыми складками мантии. Свободный край мантии жестче и плотнее остальной ее части и разделен на три щупальцеподобные складки: секреторную, чувствительную и мускульную. Наружная складка (примыкающая к внутренней части раковины) — самая узкая. Ее верхняя поверхность выстлана эпителиальными столбчатыми клетками, которые вы-

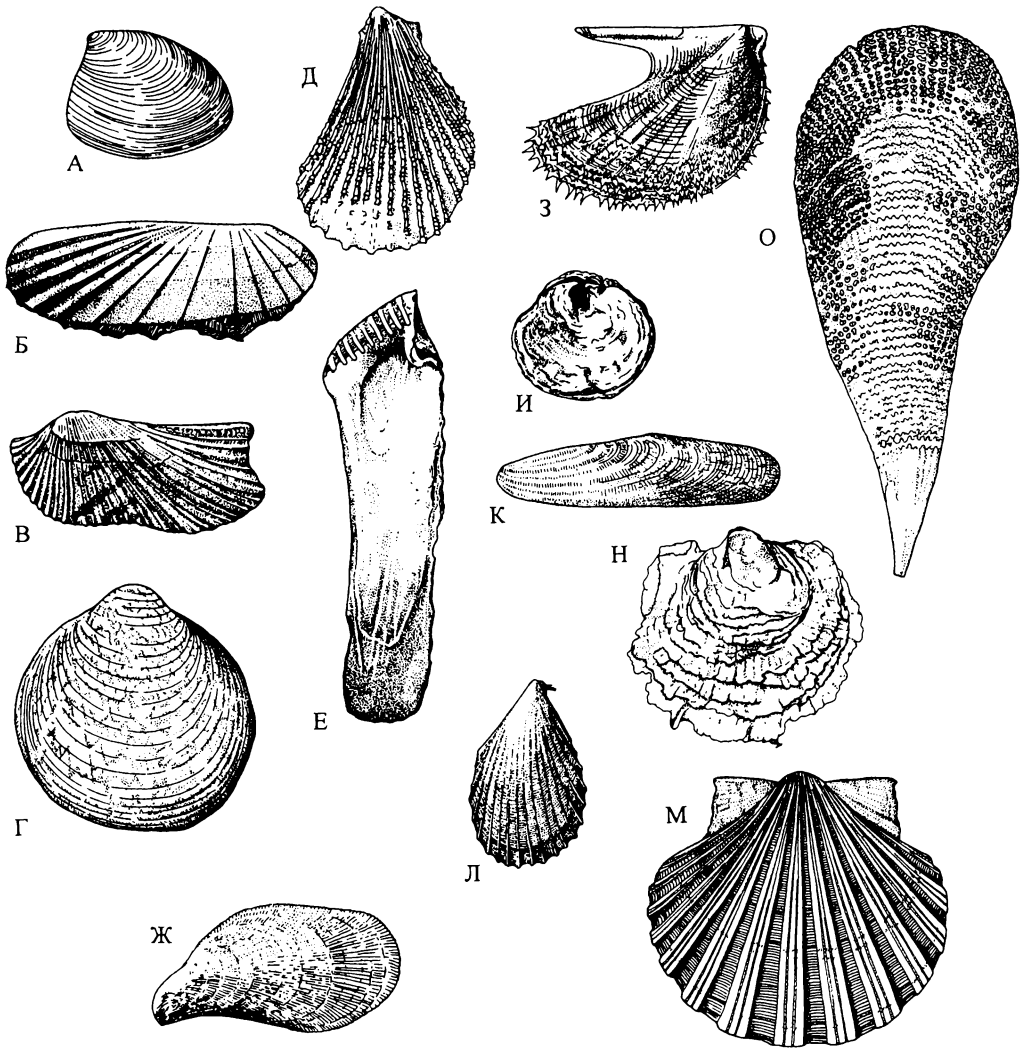


Рис. 28. Разнообразие формы раковины у двустворчатых моллюсков на примере представителей отрядов Protobranchiata (А, Б) и Filibranchiata (В–О) (Kilias, 1993):
А – *Nucula nucleus*; Б – *Solemya togata*; В – *Arca noae*; Г – *Glycimeris glycimeris*; Д – *Lima lima*; Е – *Isognomon isognomon*; Ж – *Septifer bilocularis*; З – *Pteria hirundo*; И – *Anomia ephippium*; К – *Litophaga litophaga*; Л – *Philobrya aviculoides*; М – *Pecten jacobeus*; Н – *Ostrea edulis*; О – *Pinna nobilis*

деляют наружный слой раковины — призматический. Она обычно не видна, так как закрыта растущим периостракумом.

Рот и анальное отверстие открываются в мантийную полость, в ней же находится нога, представляющая собой клиновидный вырост тела, и своеобразно измененная пара жабр.

Раковина двустворчатых очень вариабельна по форме (рис. 28). Обычно она более или менее вытянута и на своей внешней поверхности несет более или ме-

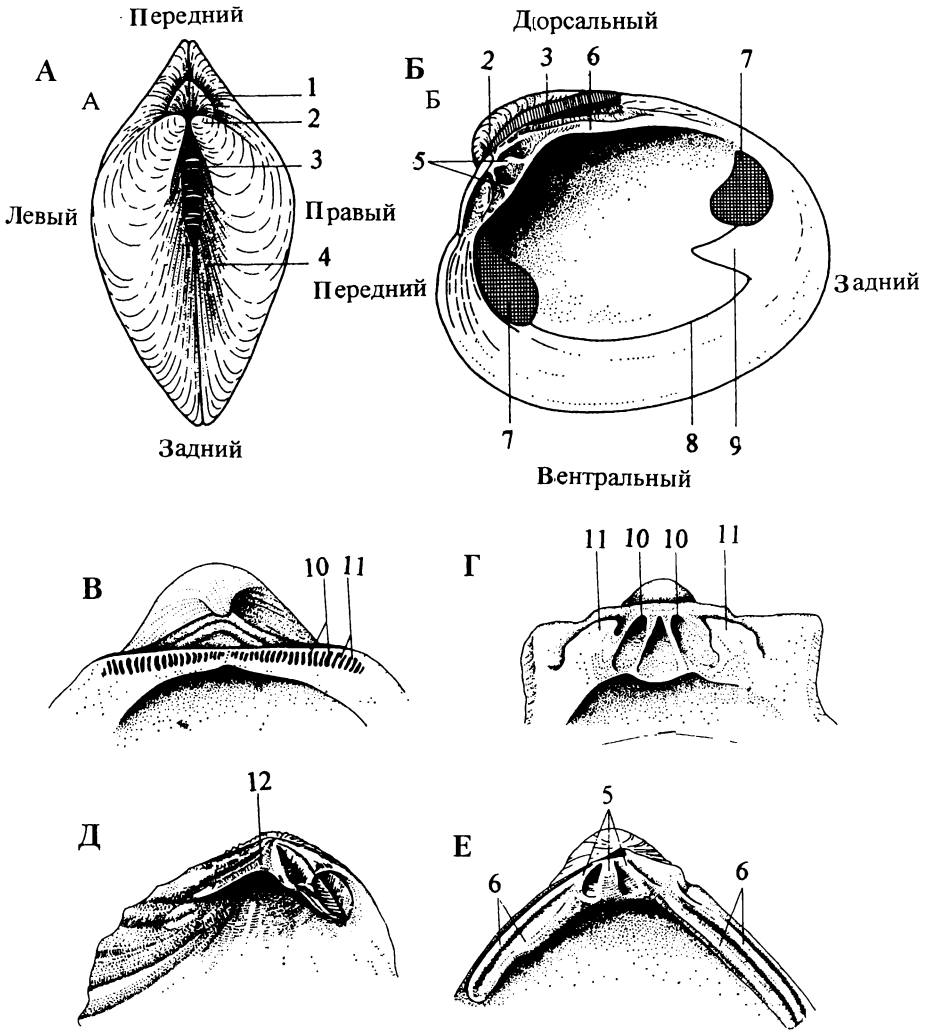


Рис. 29. Строение раковины двустворчатых моллюсков (Kilias, 1993):
А, Б — раковина моллюска *Mercenaria*: А — вид сверху; Б — внутренняя поверхность правой створки; В—Е — формы замков раковины: В — таксодонтный замок *Arca* с многочисленными одинаковыми зубчиками; Г — изодонтный замок *Spondylus* с двумя зубцами и двумя ямками; Д — схизодонтный замок (левая створка) *Neotrigonia* с мощным средним главным зубцом; Е — гетеродонтный замок *Corbicula* (правая створка) с главным и дополнительными зубцами; *1* — лунула; *2* — макушка; *3* — лигамент; *4* — арса; *5* — главный зубец замка; *6* — дополнительный зубец; *7* — мускул-замыкатель; *8* — мантийная или паллиальная линия; *9* — мантийный синус; *10* — замочная ямка; *11* — зубец; *12* — срединный главный зубец

нее выраженную структуру в виде чешуек, бугорков, выступов и ребер, часто ярко и причудливо окрашена. Особенности внешних очертаний раковины и окраски ее поверхности служат характернейшей чертой строения для большинства видов. Самая старая часть раковины — макушка (рис. 29). Отчасти она образована эмбриональной раковиной. Рост раковины происходит по ее внешнему, вентральному краю. Суть его состоит в отложении кристаллов карбоната кальция на органическую (протеиновую) основу — матрицу. Как матрица, так и карбонат кальция выделяются

эпителием мантии в экстрапаллиальную жидкость — тонкий слой между мантией и внутренней поверхностью раковины. Рост прерывист по разным причинам: в умеренной зоне — благодаря чередованию холодной зимы и жаркого лета. Зимой моллюск практически не растет, в результате чего образуются так называемые годовые кольца, позволяющие определять возраст моллюсков. В тропиках существуют иные условия замедления или ускорения роста раковины. Макушки обеих створок соединены упругим конхиолиновым мостиком (лигаментом), который не только скрепляет створки между собой, но и служит пружиной, стремящейся раскрыть раковину. Она служит антагонистом мускулам-замыкателям. На внутренней стороне макушечной части раковины имеется так называемый замок. Это чередующиеся между собой выступы — «зубы», и углубления (см. рис. 29). Благодаря особенностям строения замка створки антисимметричны, то есть каждому зубу соответствует впадина на противоположной створке, и наоборот. В результате предотвращается возможность смещения створок по отношению друг к другу. Форма замка имеет очень важное таксономическое значение (типы замков — рис. 29 В–Е).

На гладкой внутренней стороне створок хорошо заметны места, где прикрепляются мускулы замыкатели (см. рис. 29 Б). Их форма, размеры и расположение также важный таксономический признак. Между ними тянется примерно параллельно краю раковины на некотором расстоянии от него, но часто более или менее извилистый шов или желобок. Он отмечает место, где мантия отступает от внутренней поверхности раковины (мантийная или паллиальная линия), прикрепляясь к ней мантийной мускулатурой. Ближе к заднему краю она образует углубление (мантийный или паллиальный синус). Форма линии и синуса также имеют таксономическое значение. Свободные края мантии у моллюсков срастаются между собой, оставляя, как правило, три отверстия, ведущие в мантийную полость. Одно — ближе к переднему концу тела — служит для выдвижения наружу ноги. Два других располагаются ближе к заднему концу тела или сдвигаются непосредственно на его задний конец. Самое заднее отверстие служит для выведения наружу воды, а лежащее перед ним — для входа воды в мантийную полость. В зависимости от особенностей строения моллюска, обусловленных его образом жизни, система поступления воды в мантийную полость и выведения ее оттуда заметно варьируется. На рис. 30–32 изображено внутреннее строение двустворчатых моллюсков, которые обитают в разных условиях. Беззубка (*Anodonta cygnea*) демонстрирует наиболее широко распространенный среди двустворчатых образ жизни в мягком субстрате, спинной стороной вверх (см. рис. 30). Устрица (*Ostrea edulis*) прикрепляется одной створкой к жесткому субстрату, то есть лежит на боку (см. рис. 31). Наконец, обитающие на коралловых рифах тридакны (в нашем случае *Tridacna crocea*) обращены к субстрату дорсальной стороной, то есть фактически лежат на спине (см. рис. 32). Это приводит к той или иной степени редукции ноги (вплоть до исчезновения у устрицы) и к специальным адаптациям, обепечивающим поступление воды в мантийную полость и выведению ее из нее. На рисунках стрелками, направленными внутрь раковины, обозначены места поступления воды внутрь, а противополжными — места выведения воды из мантийной полости. У многих моллюсков края мантийной полости разрастаются, образуя более или менее большой мускулистый вырост (сифон), внутри которого имеются два параллельных изолированных друг от друга канала, соответственно для входного и выходного потоков воды. Самый длинный сифон развивается у сверлящих или глубоко зарывающихся в грунт видов. Например, у *Zirfaea crispata* (рис. 33) или *Cyrtopleura costata*. Сифоны снабжены собственной мускулатурой и поэтому могут быть очень подвижными (см. рис. 33).

Мантийная полость двустворчатых моллюсков обширна, но подразделяется ногой на две части. Эти два отдела, соответствующие каждый одной из створок ракови-

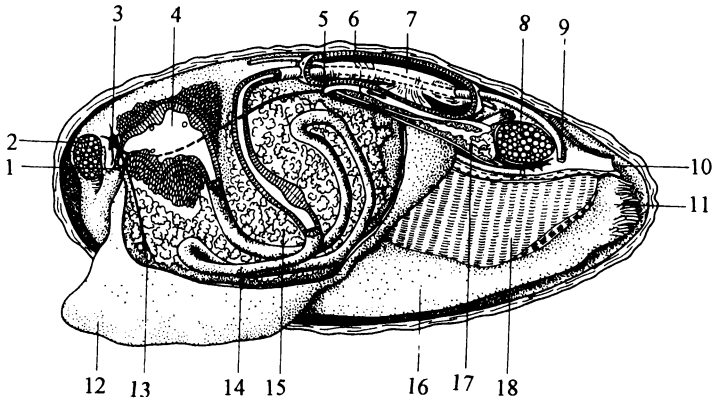


Рис. 30. Внутреннее строение двустворчатых моллюсков: беззубка (*Anodonta cygnea*) (Kilias, 1993): *1* – ротовое отверстие; *2* – передний мускул-замыкатель; *3* – церебральный ганглий; *4* – желудок; *5* – выводное отверстие почек; *6* – перикардий; *7* – сердце; *8* – задний мускул-замыкатель; *9* – анальное отверстие; *10* – отверстие выводного сифона; *11* – отверстие вводного сифона; *12* – нога; *13* – педальный ганглий; *14* – кишечник; *15* – гонада; *16* – мантия; *17* – почка; *18* – правая жабра

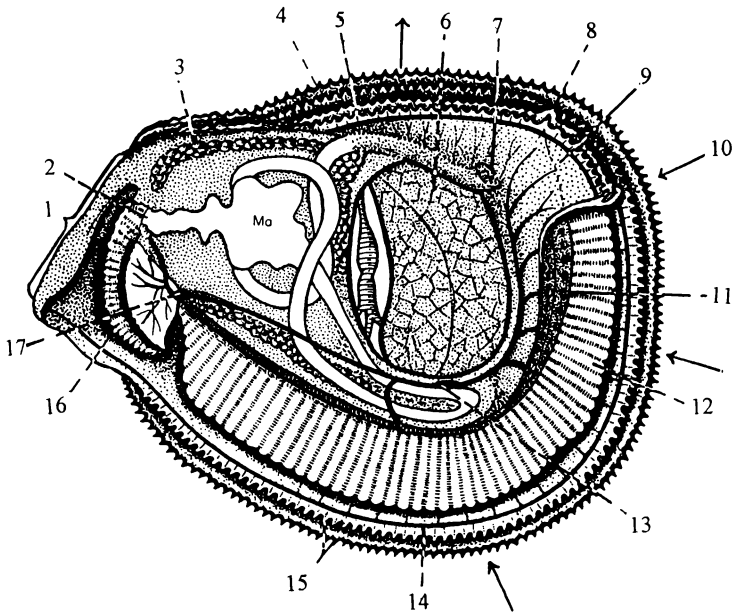


Рис. 31. Внутреннее строение двустворчатых моллюсков: европейская устрица (*Ostrea edulis*) (Kilias, 1993) (моллюск, как и в жизни, лежит на правой створке; удалены левые: створка, ротовая лопасть, часть мантии, а также жабра до стрелки *11*; нога полностью редуцирована):
1 – лигамент; *2* – ротовое отверстие; *3* – гонада; участок между *4* и *8* – отверстие выводного сифона; остальная, много более протяженная часть мантийной щели, служит вводным сифоном; *5* – левый край мантии с двумя рядами папилл; *6* – мускул-замыкатель; *7* – анальное отверстие; *8* – шов, по которому левая и правая мантийные лопасти срастаются с жабрами, разделяя между собой вводной и выводной сифоны; *9* – левая мантийная лопасть; *10* – граница, по которой удалена левая мантийная лопасть; *11* – середина основания обеих левых листков с водоносными каналами между пластинками жабр, ведущими в наджаберное пространство мантийной полости; *12* – внутренний листок правой жабры; *13* – висцеральный ганглий; *14* – мантийный нерв; *15* – правый мантийный край с папиллами внешней и внутренней кромки; *16* – правая внешняя ротовая лопасть, отчасти прикрытая изнутри правой мантийной лопастью; *17* – церебральный ганглий

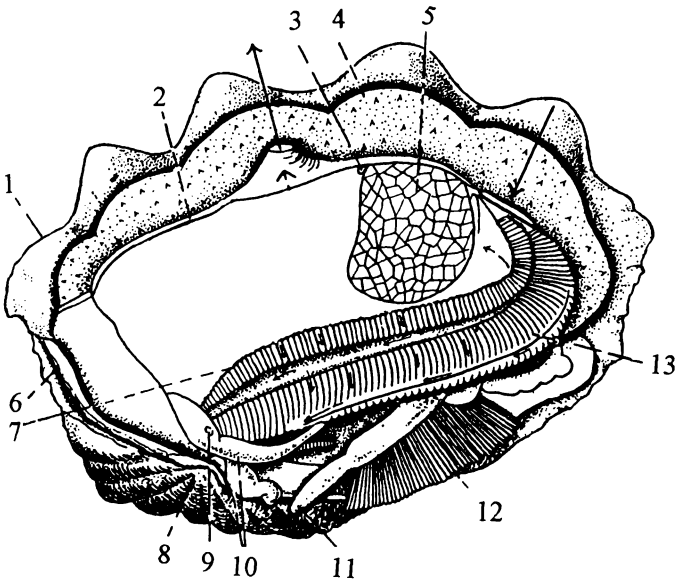


Рис. 32. Внутреннее строение двустворчатых моллюсков: *Tridacna crocea* (Kilias, 1993). Моллюск обитает на твердом субстрате, вентральной стороной тела обращен вверх, как и на рисунке. Левые створка и мантийная лопасть удалены:
1 — свободный край раковины; *2* — линия, по которой левая мантийная лопасть срастается с правой; *3* — анальное отверстие; *4* — правая кромка мантии; *5* — мускул-замыкатель; *6* — лигамент; *7* и *13* — соответственно внутренний и наружный жаберные листки левой жабры; *8* — макушка; *9* — ротовое отверстие; *10* — околоротовые лопасти; *11* — рудиментарная нога; *12* — биссусные нити

ны, симметричны относительно сагиттальной плоскости тела (то есть продольной), проходящей через макушку раковины и ее створки. По отношению к поперечной плоскости, проходящей через макушку раковины перпендикулярно к ее створкам, мантийная полость, напротив, дисимметрична благодаря тому, что ротовое отверстие и собирающие пищу придатки (губы, околоротовые лопасти) находятся в передней, а вода поступает обычно через сифон, располагающийся в задней части тела.

Главные мышцы двустворчатых моллюсков — уже упоминавшиеся выше мускулы-замыкатели, протянувшиеся поперек тела от одной створки к другой (см. рис. 30–32). Каждый из них состоит из двух типов мышечных волокон: быстро и медленно сокращающихся. Последние требуют очень мало энергии для работы, но способны выдерживать большую нагрузку: до 12 кг на кв. см, в то время как быстрые — лишь 0,5 кг на кв. см. Благодаря этому моллюск может быстро захлопывать створки, а потом долго и успешно сопротивляться попыткам вскрыть их. Эти мышцы могут быть использованы и по-другому в зависимости от специализации моллюска. Например, для плавания (у гребешков Pectinidae) или для сверления (у корабельного червя *Teredo navalis*). Еще одна группа крупных мышц — мышцы-ретракторы ноги. Они прикрепляются к створкам раковины между мускулами-замыкателями, спереди и сзади лигамента. Их дистальные концы спускаются вниз, к переднему краю ноги, расходясь там веером и перекрещиваясь.

Нервная система двустворчатых моллюсков претерпела сильную централизацию. Педальный отдел представлен только парой педальных ганглиев, соединенных педальной комиссурой. Ганглии часто сближаются настолько близко, что комиссура становится практически неразличимой. В тентакулярном отделе остается одна пара

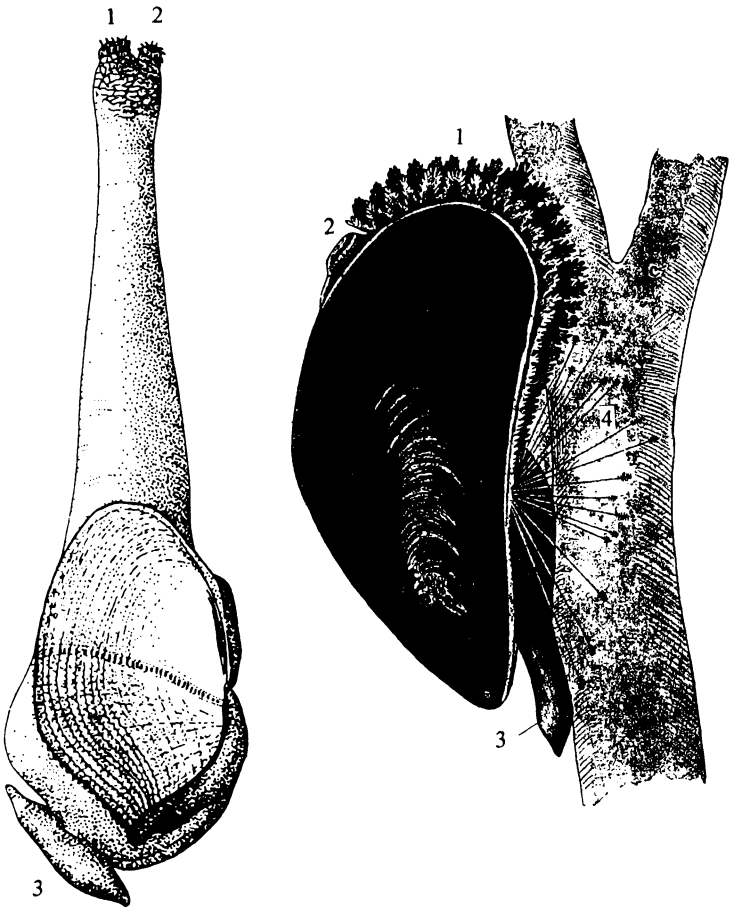


Рис. 33. Строение сифонов у некоторых двустворчатых моллюсков:
А – *Zirfaea crispata* (Kilias, 1967); Б – *Mytilus edulis* (Kilias, 1993): *1* – вводной сифон; *2* – выводной сифон; *3* – нога; *4* – биссусные нити

тентакулярных коннективов, в месте отхождения на плевровисцеральных стволах образуются ганглии, которые имеют тенденцию слияния с церебральными. В результате образуются цереброплевральные ганглии.

В качестве органов чувств функционируют пара осфрадиев и пара статоцистов, а у некоторых двустворчатых моллюсков появляются многочисленные глазки, которые могут располагаться на разных частях тела. Кроме этого, многочисленные чувствительные клетки разбросаны по всей поверхности тела. Среди них преобладают механо- и хеморецепторы. Особенно много их около ротового отверстия и околоротовых лопастей. Они иннервируются от церебральных ганглиев. Скопления этих клеток имеются также около сифональных отверстий и по краю мантии, где могут образовывать маленькие щупики, как, например, у морских гребешков (Pectinidae), у которых на внешнем крае мантии такие щупики чередуются с маленькими, просто устроенными глазками (рис. 34). Главная функция осфрадиев — оценка качества воды.

Пищеварительная система двустворчатых устроена относительно просто (см. рис. 30). Ротовое отверстие представляет собой горизонтальную щель, располага-

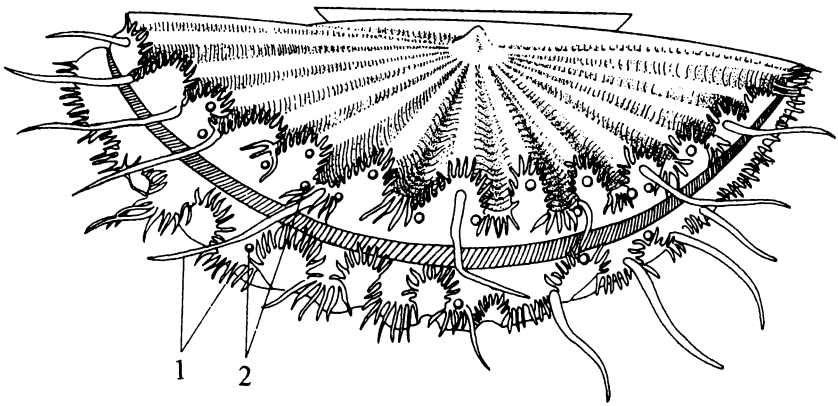


Рис. 34. Pecten jacobaeus. Органы чувств (Kilias, 1993). Взгляд на приоткрытые створки живого моллюска. Широкая наружная кромка мантии несет многочисленные щупики (1) и глазки (2)

ющуюся вблизи переднего конца тела между передним мускулом-замыкателем и ногой. Сверху и снизу или же, соответственно, спереди и сзади имеются эпидермальные выступы, называемые верхней и нижней губой. Они, как правило, достигают переднего края жабр. Поверхность ротовых лопастей усеяна ресничками. Они служат для транспортировки мелких планктонных животных и частиц детрита к ротовому отверстию. Передняя часть кишечника вместе с челюстями, радулой и железами этого отдела пищеварительного тракта полностью редуцирована. Поэтому глотка представляет собой просто устроенную короткую трубку, реснички которой доставляют пищу в среднюю кишку. Этот отдел кишечника чаще всего представляет собой петлю, располагающуюся обычно внутри ноги. Передняя часть средней кишки образует расширение: мешкообразный желудок, который в свою очередь состоит из переднего (желудочного мешка) и заднего (желудочной трубки) отделов. В желудок впадают протоки двух сильно разветвленных пищеварительных желез. У двустворчатых моллюсков существуют пять типов строения желудка. Но в любом случае в желудке имеется пара валиков — тифлозолей, кишечная борозда между ними, связанные с ними сортирующие поверхности, мешочек кристаллического (ферментного) стебелька варьирующего строения: от просто вязкого секрета или маленького стебелька, не выдвигающегося в желудок, до сильно развитого стебелька (рис. 35) и слепых отростков желудка (дивертикул, цекумов), количество которых может достигать семи. Лучше всего развит сортирующий аппарат желудка у моллюсков, питающийся мелкими органическими частицами. У этих моллюсков крупные частицы обволакиваются слизью, образуя так называемые фекальные пеллеты, и выбрасываются в заднюю кишку. Мелкие пищевые частицы попадают в пищеварительные железы, где и перевариваются (рис. 35). Такие массовые моллюски, как мидии, из-за большого количества фекальных пеллет, выбрасываемых ими, могут образовывать промысловые скопления (мидиевые банки) лишь в районах с хорошо развитыми приливо-отливными явлениями. Приливы и отливы дважды в сутки промывают банки, унося фекальные пеллеты. В противном случае последние образуют так называемые пухлые илы с накапливающимся в их толще сероводородом. Он отравляет воду. Задняя кишка у большинства видов проходит через сердце и открывается в задней части мантийной полости.

Кровеносная система двустворчатых моллюсков состоит из сердца с желудочком и двумя предсердиями, а также из впадающих в него и отходящих от него сосудов.

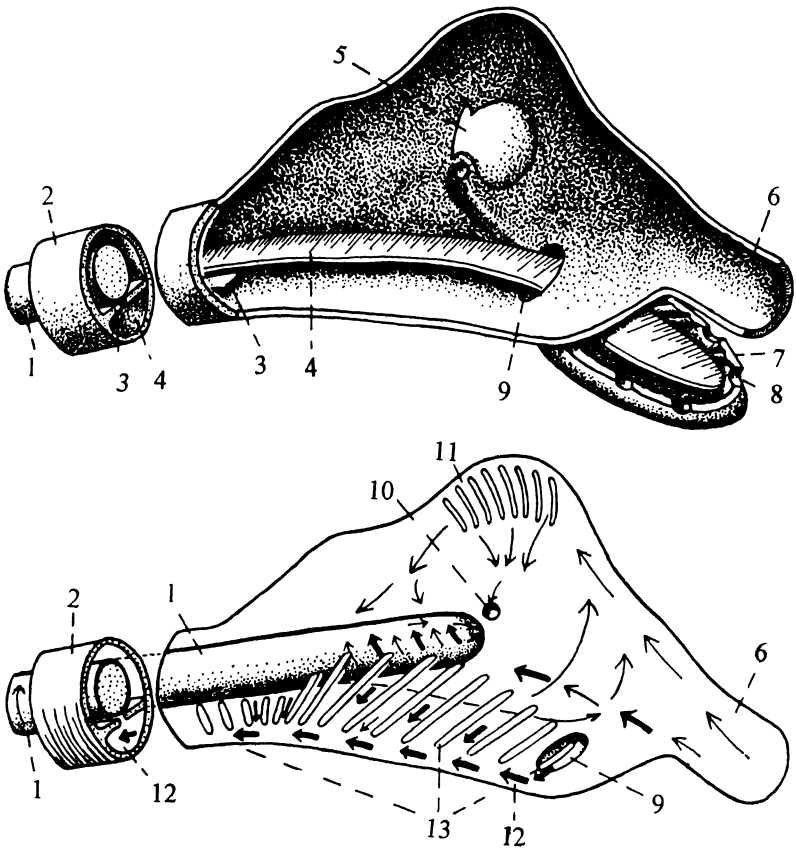


Рис. 35. Схема строения желудка двустворчатых моллюсков (Kilias, 1993):
А – внутренняя сторона левой половины желудка. Изображена лишь проксимальная часть кристаллического стебелька в стебельковом отделе желудка; последний показан в разрезе, благодаря чему видны оба этажа отдела; в слепом придатке желудка (цекуме) сделан вырез, параллельный сенте; Б – правая стенка желудка, вид снаружи, изображена прозрачной. Расположенные внутри валики сортирующего аппарата изображены толстыми линиями. Показан также кристаллический стебелек, проникающий в желудок через отверстие в его левой стенке из дивертикула средней кишки и цекума. Жирные стрелки – путь грубых частиц и склеенных слизью фекальных пеллет. Тонкие стрелки траектории мелких пищевых частиц, направляемых в отверстие железы средней кишки; *1* – кристаллический стебелек; *2* – задний отдел желудка; *3* – правая и *4* – левая сента желудочной трубки; *5* – щиток над отверстием в левую пищеварительную железу; *6* – эзофагус; *7* – цекум с отверстиями (*8*), ведущими в правую пищеварительную железу; *9* – устье цекума в желудочном мешке; *10* – устье левой пищеварительной железы; *11* и *13* – дорсальная и вентральная сортирующие поверхности; *12* – выводной канал и его продолжение в трубчатом желудке

Предсердия и желудочек лежат в перикарде. Они могут лежать над или под задней кишкой, но обычно она проходит сквозь перикард.

Обогащенная кислородом гемолимфа из жабр поступает через левое и правое предсердия (атриумы) в желудочек. Из него через переднюю и заднюю аорты, а также артерии, опять поступает в открытую систему кругооборота гемолимфы. Артерии открываются в лакуны. Из них гемолимфа поступает через хорошо ограниченные, но лишенные собственной клеточной выстилки, синусы, в самый большой — венозный — синус, расположенный под почкой между септами почечных мешков в синусе, ведущем в жабры.

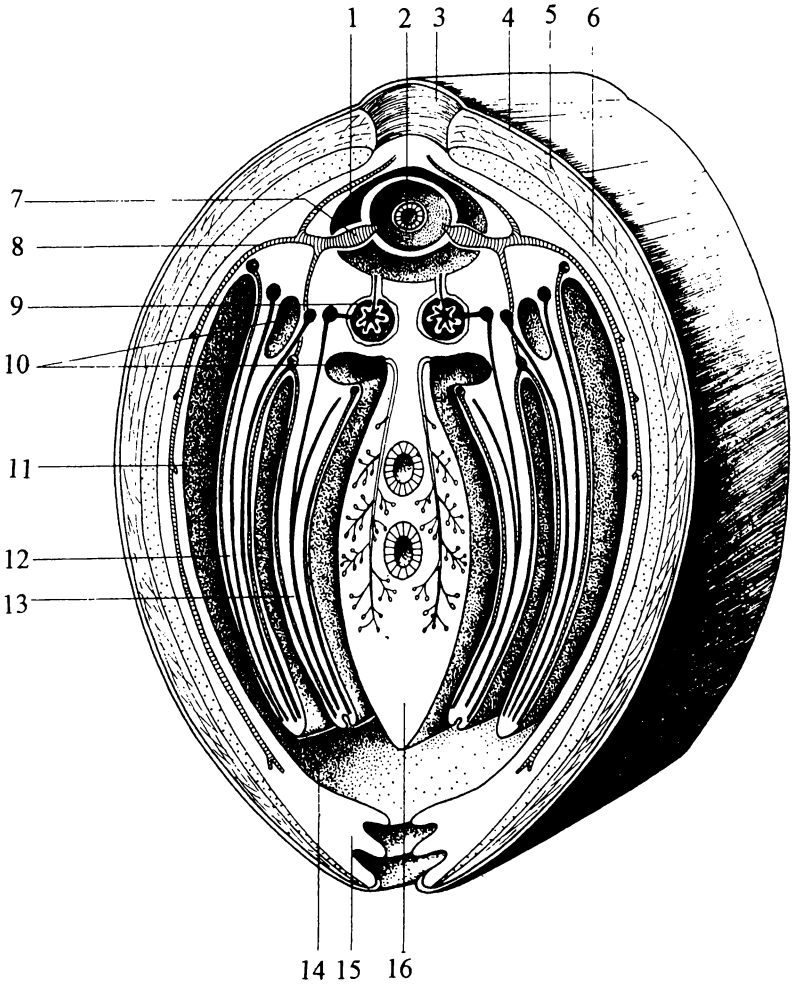


Рис. 36. Схема кровеносной системы двустворчатых моллюсков на примере беззубки *Anodonta cygnea* (поперечный срез) (Kilias, 1993). Сосуды с гемолимфой, насыщенной кислородом, заштрихованы; остальные сосуды — черные:
1 — перикард; *2* — сердце; *3* — лигамент; *4* — периостракум; *5* — призматический слой; *6* — перламутр; *7* — предсердие; *8* — мантийная артерия; *9* — почки с внутренним каналом, разделенным продольными складками; *10* — супрабранхиальное пространство; *11* — мантийная полость; *12* и *13* — наружная и внутренняя жаберные пластинки; *14* — мантия; *15* — мантийный край с тремя складками; *16* — нога

Органы дыхания двустворчатых моллюсков — видоизмененные ктенидии. Они сохраняют строение, приближенное к таковым, лишь у немногих родов двустворчатых, относимых к отряду Protobranchiata. Жабры у этой группы двустворчатых моллюсков представляют собой косо посаженные стержни с сидящими на них рядами широко треугольных листочков. Благодаря покрывающим их ресничкам, отдельные жаберные листочки слабо, но соединены друг с другом, разделяя в результате до некоторой степени мантийную полость на верхний и нижний этажи (супра- и суббранхиальное пространство; см., например, рис. 36, *10*).

У подавляющего большинства остальных двустворчатых моллюсков жабры играют не только роль органов дыхания. С их вододвигательной функцией связано обес-

печение моллюска пищей. Именно с водой, поступающей в мантийную полость и несущей растворенный в ней кислород, приносятся пищевые частицы, сортирующиеся здесь и переправляемые в ротовое отверстие. Совмещение этих двух функций — дыхания и питания — в процессе эволюции привело к разрастанию жабр и образованию совершенной фильтрующей системы.

Основание каждой жабры разрастается так, что впереди почти достигает рта. Возникают жаберные листочки. Поверхность каждого из них очень сильно увеличивается, в результате чего образуются длинные, свисающие вниз так называемые жаберные филаменты. В процессе своего развития они удлиняются настолько, что достигают нижнего, вентрального края мантии. Там они изгибаются вверх. Но наружные филаменты разрастаются теперь вдоль внешней стороны, а внутренние — вдоль внутренней. Между этими четырьмя пластинами, образованными филаментами, возникают связи, степень которых у разных типов жабр различна. Наиболее обычны три типа строения подобных жабр, каждый из которых принадлежит таксономической группе двустворчатых моллюсков высокого ранга.

1. Филибранхии (Filibranchiata). От общего основания, располагающегося с каждой стороны тела между его стенкой и мантией, свисают V-образно изогнутые филаменты (рис. 37, справа). В простейшем случае они свисают параллельно друг другу и не изогнуты. У большинства же видов нити образуют изгиб и восходящее колено. Нити несут по бокам пучки ресничек, благодаря которым соединены друг с другом. В результате восходящая и нисходящая части филаментов образуют две пластины, слабо связанные между собой. Между ними имеется пространство, где свободно циркулирует вода, проходящая через решетку из нитей и ресничек. С каждой стороны тела моллюска возникает сложная система из нисходящих и восходящих колен филаментов с лабиринтом внутри них.

2. Ктенобранхии. У Eulamellibranchiata жаберные нити образуют единую решетчатую систему благодаря возникновению продольных соединительных мостиков между отдельными нитями. Кроме этого, между сформированными таким образом пластинами возникают еще и поперечные мостики, богато снабженные сосудами (рис. 37, слева). Число и ширина продольных и поперечных мостиков сильно варьируются в разных группах двустворчатых моллюсков. У пресноводных Unionidae, живущих в прудах и реках, где количество кислорода в воде относительно мало, число этих мостиков так велико, что их жаберный листок кажется просто очень мелкопористой поверхностью. В результате все вместе — нити и вся совокупность соединяющих их мостиков — образуют огромную суммарную поверхность, играющую очень важное значение для респирации. Внутри нитей и мостиков, их соединяющих, циркулирует гемолимфа. Эпителий на поверхности пластин, мантии и ноги содержит много ресничных клеток. Благодаря их работе образуется ток воды, содержащей растворенный кислород.

3. Перегородочные жабры (Septibranchiata). У представителей немногочисленного отряда Septibranchiata в мантийной полости имеется лишь ажурная горизонтальная перегородка, разделяющая ее на две части: верхнюю и нижнюю. Отверстия в перегородке представляют собой или поры с ресничками и маленькими клапанами, или парные щели, которые частично перекрыты решетками с протекающей в них гемолимфой. Гомологична ли вся септа, или только отверстия в ней, жабрам моллюска, неясно.

В качестве экскреторных органов функционируют хорошо развитые парные почки (см. рис. 30). На стадии эмбрионального развития они представляют собой типичные метанефридии, своими ресничными воронками открывающиеся вентрально в перикардиальный целом. У примитивных двустворчатых это типичные мешкообразные нефридии. В разных группах почки демонстрируют большое разнообразие формы, размеров коленчатого отдела и степени развития складок в мешкообразной части почек и особенностей соединения их с гонодуктами.

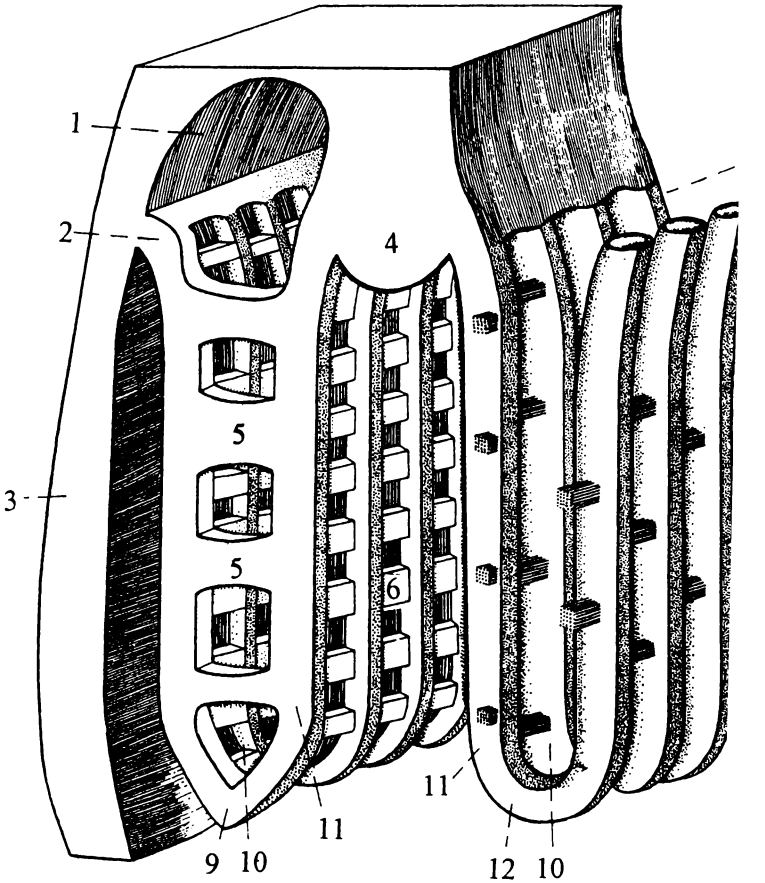


Рис. 37. Схема строения жабер двустворчатых моллюсков (справа — Filibranchiata, с. chiata) (Kilias, 1993):
1 — супрабранхиальное пространство; *2* — срастание восходящей части жаберных ни мантия; *4* — жаберный стебелек; *5* — поперечные мостики между восходящими и ни ми нитей; *6* — продольные мостики между нитями; *7* — концы восходящих частей ж *11* — восходящая и нисходящая части жаберных нитей; *9* и *12* — наружная и внутренн листка; *10* — межламеллярное пространство

Благодаря работе сердца и желудочков ресничные воронки нефр ют отфильтрованную перикардиальную жидкость, и транспортируют из которых одновременно выделяется с помощью так называемой по железы экскрет (чаще всего в виде гиппуровой кислоты). Сами по клеток своих складчатых стенок дополнительно извлекают из геме в виде мочевины. В жидкой форме он поступает в почки. Их опус ходит через дистальное колено в дорсальную часть мантийной поло гой. Кроме этого, во всех отделах тела встречаются амебоциты, такж функцию экскреторных клеток.

У пресноводных моллюсков перикард и почки играют в осморегуляции.

Двустворчатые моллюски раздельнополы. Правда, имеются реди а некоторые виды способны к смене пола. Например, устрица (*Ostre*

функционирует как самец, а в следующие репродуктивные периоды она может участвовать в размножении или как самец, или как самка.

Парные гонады двустворчатых не связаны с перикардиальным целомом и открываются коротким протоком (гонодуктом) через дистальное колено почек в наджаберную полость. Гонады, как правило, очень крупные и подразделены на большое количество лопастей или трубочек (ацинусов), на стенках которых развиваются гаметы. Они лежат в передней части тела перед перикардом или внутри его, отчасти в ноге. Как правило, оплодотворение внешнее, происходящее в воде, куда выбрасываются половые продукты, или в мантийной полости самки, в межжаберном пространстве, куда вместе с водой попадают сперматозоиды. Оплодотворенные яйца покидают в этом случае мантийную полость и развиваются в воде или на грунте. У ряда видов (например, у пресноводных Unionidae) развитие личинок происходит в межжаберном пространстве.

Развитие от яйца до молодого моллюска, несмотря на многочисленные вариации этого процесса у двустворчатых из разных экологических группировок, обычно проходит через две личиночные стадии: трохофору (или превелигер) и велигер. Для превелигера характерно наличие теменного органа с пучком ресничек, а также пред- и послеротовых ресничных колец. Часто вся поверхность тела личинки покрыта ресничками и имеется также пучок преанальных ресничек. На этой стадии личинка уже имеет церебральный и педальный ганглии, статоцист и чаще всего два протонефридия, а также глубоко погруженную под покровы раковинную железу, которая после ее выпячивания на поверхность личинки выделяет личиночную раковину (продискоконх). У морских видов, а также у пресноводных моллюсков из семейства Dreissenidae из трохофоры развивается свободноплавающая личинка велигер, у которой развивается дефинитивный кишечник, а также парные плевральные ганглии и биссусные железы. Позднее закладывается единственная раковина-продискоконх с линией будущего раздела на две створки на месте будущего замыкательного механизма и появляются закладки взрослых органов: сердца, урогенитальной системы и жабер. Длительность пелагической фазы личиночного периода и плодовитость моллюсков зависит от содержания желтка в яйцах. У западноатлантической устрицы *Crassostrea virginica*, имеющей яйца диаметром 100 микрон, бедные желтком, количество откладываемых за репродуктивный сезон яиц колеблется от 15 до 150 млн. Личинки длительное время проводят в пелагическом состоянии, питаясь фитопланктоном. У мидии (*Mytilus edulis*) личинка живет в планктоне до 86 дней. У арктических моллюсков с крупными (до 1000 микрон) яйцами, богатыми желтком, личиночная стадия очень короткая. Наблюдается фактически прямое развитие.

Пресноводные двустворчатые моллюски из семейств Unionidae и Margaritiferidae фактически живородящие. У них прямо в мантийной полости развиваются очень сильно видоизмененные личинки — глохидии (рис. 38). Несмотря на это, представители двух семейств имеют всесветное происхождение благодаря тому, что глохидии, покинув мантийную полость материнского организма, переходят к паразитированию на рыбах, которые и служат для них «транспортом», обеспечивающим широкое расселение.

В межжаберном пространстве самок почти в течение года развиваются 300–400 тыс. яиц до тех пор, пока из них весной не вылупятся глохидии. Каждый глохидий состоит из двух округло-треугольных створок, посередине брюшной стороны которых располагается подвижный, зазубренный крючок. Внутренняя сторона створок выстлана мантией, состоящей из крупных клеток с большим количеством чувствительных ресничек. За исключением замыкателя раковины внутренние органы слабо выражены. Имеется нога и пара жабр. Нога видоизменена в ловчую нить с липкой поверхностью. Механизм попадания глохидий на рыб варьируется у разных видов моллюсков. В одних случаях глохидии, склеившиеся между собой, выпадают

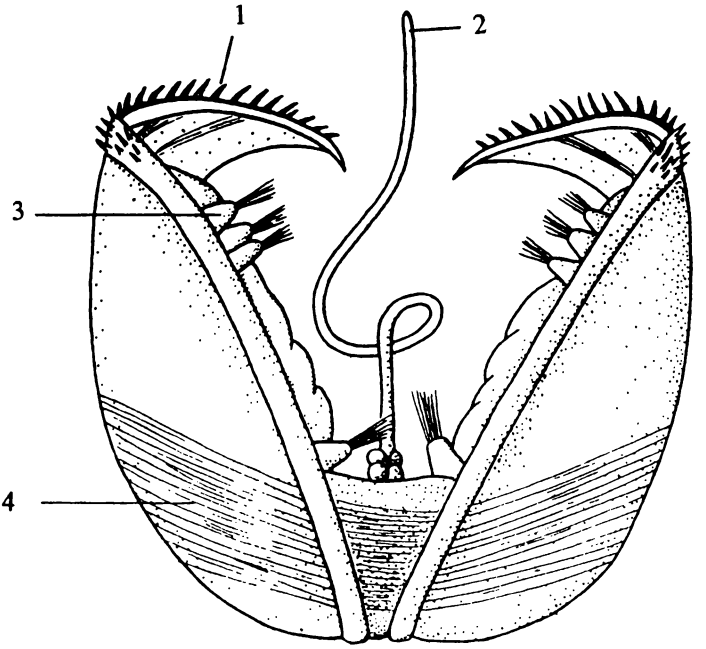


Рис. 38. Схема строения глохидия беззубки (*Anodonta*) (Kilias, 1967):
1 — крючок на внешнем краю раковины, которым глохидий впивается в покровы рыбы; *2* — ловчая нить с липкой поверхностью; *3* — пучки чувствительных ресничек; *4* — мускул-замыкатель

на дно и ждут контакта с рыбой. В других моллюск буквально обстреливает глохидиями проплывающую рыбу, в третьих, как это происходит с рыбой горчак, которая сама откладывает икру в мантийную полость беззубок, заражение происходит как раз в момент откладки ею икры. У австралийской беззубки *Chiridella australis* глохидии попадают в воду в виде склеенных слизью червеобразных скоплений. Рыбы принимают их за червей и заглатывают. У этих моллюсков глохидии превращаются в эндопаразитов.

У большинства видов глохидии впиваются в тело рыбы зазубренными крючками, а ткани рыбы в ответ на раздражении обрастают личинок. Время паразитизма может достигать 10 месяцев, после чего моллюск покидает хозяина и переходит к свободному образу жизни.

Двустворчатые моллюски распространены всесветно в морских (порядка 16 тыс. видов) и пресных (около 4 тыс. видов) водах и, несмотря на то что их план организации сложился под знаком адаптации именно к зарывающемуся образу жизни, они освоили большое количество разнообразнейших биотопов на глубинах от уреза воды до 5000 м. Детальнее это будет обсуждено ниже.

В ископаемом состоянии известны из кембрия, а также палеозоя (*Lima* — верхний карбон, около 320 млн лет назад; *Spondylus* — пермь, около 285 млн лет). В мезозое вид *Gryphaea arcuata* образовывал мощные скопления, наподобие современных устричных банок (Нижняя Юра, около 195 млн лет). В миоценовых отложениях (примерно 25 млн лет) обнаружены уже настоящие ископаемые устричные банки, образованные ныне вымершими устрицами *Crassostrea crassissima*, довольно близкими к современным представителям этого рода. Многие современные виды хорошо представлены в ископаемом состоянии. Мощность горных пород, образован-

ных ископаемыми двустворчатыми моллюсками (так называемые ракушечники), свидетельствует о том, что биологическая продуктивность этих моллюсков всегда была очень высока. Автору, работавшему в 1981 году в водах Западной Сахары, в тралах регулярно попадались живые моллюски *Glycimeris scripta*, напоминающие формой тела двояковыпуклую линзу диаметром 5–6 см. Вместе с живыми особями встречались и створки погибших моллюсков. Это говорило о том, что мы облавливали стабильное поселение вида с длительной историей. Однажды нижняя подбора трала зацепилась за какой-то выступ. В порванных остатках трала автор обнаружил обломки типичного ракушечника, но сложенного из окаменевших остатков этого же вида. Следовательно, поселение *G. scripta* в данном месте существует как минимум несколько миллионов лет.

Существуют две таксономические системы двустворчатых моллюсков. В соответствии с одной из них, предложенной Я. И. Старобогатовым (1992), Bivalvia подразделяются на три надотряда (Nuculiformii, Mytiliformii, Conocardiiformii) с 15 отрядами. Вторая система, на настоящий момент более распространенная, приводится ниже. В соответствии с ней двустворчатые моллюски подразделяют на четыре отряда: Protobranchiata, Filibranchiata, Eulamellibranchiata и Septibranchiata.

• Отряд Protobranchiata

Это относительно небольшая группа, включающая около 550 видов с длиной раковины от 0,1 до 10 см.

Створки раковины округло-треугольные или вытянутые. Внутренняя сторона створок частично с перламутром, частично без него. Замковый край раковины более или менее изогнут и несет чаще всего многочисленные одинаковые замыкательные зубцы; изредка они отсутствуют. Лигамент наружный или погруженный. Мантийный край полностью не срастается, у некоторых видов образуя позади сифоны. Нога с расширенным, зазубренным дистальным диском, без биссуса. Она служит лишь для закапывания в грунт. Жабры, в противоположность всем остальным двустворчатым моллюскам, типичные ктенидии, состоящие из ствола с перистыми пластинками. Имеют свободноплавающих личинок очень примитивного строения, напоминающих таковых у Solenogster.

Известны с Девона (Палеозой, 405 млн лет). Это самые примитивные формы среди современных двустворчатых моллюсков. Обитают на мягких грунтах исключительно в морях всех океанах, но наиболее обычны и многочисленны в холодноводных морях и на больших глубина.

В состав отряда входят два надсемейства с четырьмя семействами. В наших морях наиболее известны представители сем. Nuculanidae (= Ledidae), например *Yoldia arctica*.

• Отряд Filibranchiata

В состав отряда входят около 2200 видов с раковиной длиной от 0,2 до 80 см (*Pinna nobilis*).

Форма раковины варьируется в очень широких пределах — от округлой до вытянутой, от плоской до вздутой. Внутренняя сторона створок с перламутровым слоем или без него. Замковый край раковины преимущественно прямой, отчасти с многочисленными примерно одинаковыми зубчиками, отчасти с небольшим числом зубцов или без них. Из двух мускулов-замыкателей передний заметно редуцирован. Мантийные края всегда несросшиеся, сифоны отсутствуют. Ноги не расширены дистально, у молоди всегда имеется биссусная железа, у взрослых биссус может быть, но может и отсутствовать. Жаберные листки образованы слившимися жаберными филаментами, которые у нижнего края мантии частично изгибаются

вверх, образуя восходящее колено филаментов. В некоторых группах между филаментами есть нерегулярно расположенные тканевые мостики.

Встречаются во всех морях, как правило, входя в состав эпифауны (обитают на поверхности субстрата). Небольшое количество видов сверлят твердый субстрат.

Отряд делится на два подотряда: Taxodonta и Anisomyaria. У представителей первого створки всегда одинаковы, без перламутрового слоя, замковый край с многочисленными, часто одинаковыми зубчиками, у вторых створки часто неодинаковые, имеется перламутровый слой, замковый край без настоящих зубцов.

В состав первого подотряда входят три семейства (Arcidae, Glycymeridae, Limopsidae).

Второй подотряд подразделяется на три надсемейства с 12 семействами. Из них семейство Mytilidae широко известно благодаря мидиям — представителям рода *Mytilus*, прежде всего виду *M. edulis*. Это один из важнейших промысловых моллюсков. Размеры мидий достигают 10 см. В европейских водах они нерестятся 2–3 раза в год, откладывая от 5 до 12 млн яиц. Личинки уже через три дня после оплодотворения представляют собой велигер размерами 0,1 мм со сформированной ларвальной раковиной. После четырех недель планктонной жизни так называемый «спат» оседает на камни, скалы, сваи, причальные стенки, раковины других особей своего вида или на водоросли, прикрепляясь к ним биссусными нитями. Оседая на раковины других особей своего вида, мидии образуют порой крупные сростки, друзы. В результате возникают мидиевые банки — скопления огромного количества моллюсков. Это свойство мидий используют при их разведении. Большое значение для успешного культивирования мидий имеет высота приливов. Поэтому во Франции спат собирают в южных районах, где он очень обилен, а приливы невелики. Для этого возле естественных мидиевых банок в воду спускаются свободно свитые канаты диаметром 13 мм и длиной 3 м. Через две недели между волокнами каната скапливаются мидии длиной 5–10 мм. С мая по август канаты доставляют в Бретань. Там высота приливов достигает 9–15 м. Канаты со спатом обвивают по спирали вокруг дубовых столбов высотой 4 м и диаметром 15–20 см, врытых на 2 м в донные отложения приливной зоны заливов или приустьевых участков рек. Ряды столбов устанавливают перпендикулярно линии берега. Нижняя часть столбов плотно обматывается гладким пластиком, чтобы крабы и морские звезды, а также другие хищники не могли на них взобраться. Зимой мидии не растут, но ежемесячный прирост весной-осенью составляет 0,5 см, так что за год мидии достигают промысловых размеров в 5 см и готовы к реализации. В районе Мон-Сан-Мишель средняя продукция с одного столба составляет 10 кг мидий (или 5 кг мяса) в год. Мировая продукция мидий в течение 1993–2003 года колебалась от 203,4 до 267,6 тыс. т. Выход мяса мидий с гектара во Франции в последние десятилетия составляет 200–250 т в год. Для сравнения: курятины — только 2 т, а говядины всего 300 кг.

Но мидии играют важнейшую роль и в море как мощные фильтраторы, прокачивающие через свою мантийную полость огромные количества морской воды, очищая и осветляя ее.

Не менее известны представители семейства Ostreidae, или устрицы. В состав этого семейства входят около 20 видов, обитающих в морях теплой и умеренной климатических зон. Наиболее популярен европейский вид *Ostrea edulis*, хотя численность этого вида резко снизилась еще несколько сот лет назад. Он был вытеснен дальневосточной *Crassostrea gigas*, которая и составляет основу продукции устриц, выращиваемых и добываемых в европейских водах. В отличие от мидий, устрицы прирастают к субстрату одной створкой. Культивирование устриц распространено не менее широко, чем мидий, хотя и используются несколько иные методы. Мировая продукция устриц в течение 1993–2003 гг. колебалась от 156,3 до 249,6 тыс. т.

Морские гребешки (Pectinidae) также относятся к важнейшим промысловым объектам, но они свободно лежат на субстрате на боку и даже могут активно передвигаться по дну или у дна, хлопая створками и выкидывая благодаря этому воду из мантийной полости. Наиболее важные промысловые виды — представители родов *Chlamis* (*C. islandicus*), *Pecten* (*P. maximus*), дальневосточный вид *Patinopecten yessoensi*, западноатлантический *Placopecten magellanicus*. Их совместный вылов варьировался от 503,4 до 741,5 тыс. т, последние пять-шесть лет постепенно возрастая.

Нельзя обойти вниманием семейство Pteriidae, к которому относятся все морские жемчужницы. Наиболее знамениты представители рода *Pinctada*, и среди них — *Pinctada margaritifera*. Они тоже превращены в домашних животных, которых разводят для выращивания в них жемчуга. Весовое количество выращиваемого жемчуга узнать затруднительно, но 30 лет назад, когда в моду вошли мини юбки, требующие закрытой линии шеи, упал спрос на жемчуг, и в Японии, чтобы удержать падение цен, были выброшены в воду, как песок, лопатами, около 9 т культурного жемчуга.

Несколько слов заслуживают и представители семейства Pinnidae, а среди них — достигающая длины 80 см *Pinna nobilis*, обитатель Средиземного моря. Она славится своим знаменитым биссусом, из которого когда-то получали драгоценную ткань виссон — знаменитый «золотой шелк морей».

• Отряд Eulamellibranchiata

В состав отряда входят около 17 500 видов с длиной раковины 0,1–135 см (*Tridacna gigas*).

Наружная поверхность раковины часто несет складчатую скульптуру. Внутренняя поверхность редко с перламутровым слоем. Замок чаще всего с небольшим количеством зубцов (с центральным — главным, и боковыми — дополнительными), которые образуют характерный рисунок, имеющий таксономическое значение. У некоторых зубцы полностью отсутствуют. Имеются оба мускула-замыкателя. Мантийные края могут быть несросшимися, или срастаться, образуя входной и выходной сифоны, иногда очень длинные. Биссус может иметься или отсутствовать. Жабры благодаря поперечным балкам и перегородкам-септам между пластинами образуют высокоэффективный фильтрующий аппарат.

Eulamellibranchiata среди современных моллюсков наиболее многочисленны и разнообразны. Они обитают как в пресных водах, так и в морях. Часть их поселяется на поверхности дна, часть — закапывается, а некоторые могут активно внедряться в плотные субстраты. В состав отряда входят четыре подотряда, 21 надсемейство и 32 семейства.

Среди них тоже много важных промысловых моллюсков. Они разбросаны по разным семействам и в сумме их вылов в Мировом океане в 1993–2003 гг. достигал от 798,3 до 1058,8 тыс. т. Но самые известные среди них это следующие.

Семейство Margaritiferidae, или пресноводные жемчужницы, довольно близкие родственники обычных наших беззубок. В отличие от них они обладают очень прочной толстостенной раковиной с черным периостракумом и хорошо развитым перламутровым слоем. Длина европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* достигает 12–15 см. Они предпочитают холодноводные речки с быстрым течением и чистой водой. Расселение жемчужниц происходит с помощью лососевых рыб, обитающих и нерестящихся в подобных реках. В нашей стране известны девять видов жемчужниц. Восемь из них относятся к дальневосточному роду *Daurinaya*. Девятый — *M. margaritifera* встречается в европейской части России и в реках Северной Европы. Еще в начале XX века в 75 реках Карелии и Кольского полуострова было немало жемчужниц, которых активно добывали ради жемчуга. Но этот вид может обитать и в бассейнах рек Ленинградской, Архангельской, Псковской, Новгородской областей, в

реках стран Балтии. Исключительно редко можно найти ее в реках Калининградс области. Раньше *M. margaritifera* жила в реках бассейна Днепра, в Московской ласти, в притоках Волги. Южная граница зоны ее распространения приходится на Калининской области.

Остальные виды жемчужниц обитают на Дальнем Востоке. На Камчатке э *D. middendorfi*, в бассейне Амура — *D. daurica*, а на Сахалине — *D. sachalinensis*.

M. margaritifera обитает в чистых быстротечных речках, дно которых сложе кристаллическим сланцем, гранитами, гнейсами или мелким песком с отдельны крупными валунами. Моллюски образуют колонии, площадь которых может дост гать десятков квадратных метров. Численность жемчужниц в колонии может дост гать 80–100, и даже 555 экземпляров на квадратный метр. Продолжительность жи ни *M. margaritifera* очень велика. Находили створки раковины возрастом 132 год Считают, что это вообще самое долгоживущее беспозвоночное животное, которс может достигать возраста 200 лет. Видимо, это связано с тем, что активную жизнеде ятельность жемчужницы проявляют лишь в теплое время года, зимой впадая в ана биоз. Поэтому промысловых размеров (8 см) они достигают только за 15–25 лет.

Каждая особь может продуцировать около 3 млн яиц. Но личинки в мантии моллюска разовьются не изо всех. Глохидии жемчужниц паразитируют в жабрах лососевых рыб: форели, семги. Одна из крупнейших сохранившихся колоний жемчужниц обитает в речке Варзуга на Кольском полуострове. Здесь же существует и крупнейшее стадо семги. Численность колонии моллюсков достигает 50 млн особей. Один взрослый моллюск прокачивает через свою мантийную полость до 50 л воды в сутки, а все население колонии за год в средневодные годы профильтровывает до 30%, а в маловодные — до 90% воды. Этим улучшаются условия выживания икры и личинок семги и кумжи, вместе с которыми жемчужницы эволюционировали в Европе в течение последних 8 млн лет плиоцена. Ареалы благородных лососей и жемчужницы очень хорошо совпадают. Мальки лосося длиной 7–12 см без потери жизнеспособности выдерживают дозу заражения двумя-семью тысячами глохидиев на рыбу. Размеры глохидиев 50–70 мкм. Личиночная стадия моллюска, протекающая в жабрах лососей, длится 8–11 месяцев. Неподвижная жемчужница без этой рыбы просто обречена на вымирание. Но и лососю без нее в грязной реке не жизнь. Связь лососевых с жемчужницами очень тесная. Более того, считают, что именно заражению глохидиями семга и кумжа обязаны тем, что от 10 до 40% рыб не погибают после нереста, а способны нереститься два или три раза. И, по данным польских и немецких специалистов, именно падение в европейских реках численности лососевых рыб, в первую очередь форели, привело жемчужниц в реках Польши, Баварии, Нижней Саксонии на грань вымирания. На всю Баварию сохранилось лишь 150 000, а на Нижнюю Саксонию — всего 3000 особей. Акклиматизация американской форели в реках Польши дела не исправила: оказалось, что европейские жемчужницы не приспособлены к жизни на ней.

Опытные жемчуголовы хорошо знают признаки, по которым, не вскрывая раковины, почти безошибочно можно определить, есть в ней жемчужина или нет. Самые главные — различные деформации створок раковины: искривления, бугры и углубления на ее поверхности.

Добыча пресноводного жемчуга в России достигла апогея в конце XIX века, когда наступила великая депрессия на промысле морского жемчуга в Персидском заливе. Интерес к русскому скатному жемчугу возрос настолько, что лишь Олонецкая губерния (Карелия) поставляла его на 300 000 золотых рублей в год. Считают, что именно эта «жемчужная лихорадка» нанесла первый удар по северному жемчугу. Тем более, что лов часто велся совершенно варварским способом. Затем на численности жемчужниц начал сказываться хищнический лов лососевых. Последнюю точку поставил

лесосплав. Щепа от сплавляемых бревен отравила большинство из трехсот с лишним рек северной России, в которых водились жемчужницы.

В состав семейства Tridacnidae входят всего два рода (*Hippopus* с двумя видами *H. hippopus* и *Tridacna* с шестью видами). Один из видов — *T. gigas*, достигает длины 136,87 см и массы более 100 кг.

Гигантские тридакны живут на отмелях Индийского и Тихого океанов. Личинка этого моллюска после оседания на дно в первый год жизни вырастает до 10 см, в последующие несколько лет удлиняясь на 8–12 см. В десятилетнем возрасте она имеет длину 60 см. Если учесть, что с возрастом рост замедляется, то тридакнам размерами более 1 м не менее 25–30 лет. Ткани наружного края мантии тридакны заполнены зооксантеллами из рода *Symbiodinium*. Они встречаются в специальных полостях-лакунах мантии, в мускуле-замыкателе, и некоторое количество — даже в крови моллюска. Благодаря им края мантии ярко окрашены. В мантии развиваются своеобразные линзоподобные прозрачные клетки, облегчающие доступ солнечного света к водорослям, которые, как и все растения, без него жить не могут. Тридакны до сих пор играют большую роль в хозяйстве многих приморских народов Индийского и Тихого океана. В настоящее время их промысел достиг угрожающих размеров. В тридакнах тоже встречается жемчуг, хотя и низкого качества. Самая крупная жемчужина, когда-либо найденная за всю историю добычи жемчуга, была встречена именно в раковине тридакны. Ее размеры 14 на 24 см и масса 6,35 кг. Жемчужина хранится в музее естественной истории США.

В состав надсемейства Pholadoidea входят два семейства: Pholadidae и Teredinidae. Отличительная черта представителей этих семейств — активное проникновение в твердые субстраты и жизнь там. Первые для этого просверливают отверстия в горных породах, слагающих дно или берега. Вторые поселяются в деревянных предметах, погруженных в морскую воду.

Моллюсков из семейства Pholadidae называют «морскими финиками» из-за периостракума коричневого цвета и из-за формы раковины. На переднем конце раковина слегка сужена и несет зубчики, а также скульптуру из жестких чешуек и ребрышек. У особей, сверлящих мягкий материал, зубчики длинные и острые. У предпочитающих твердые породы они округлы и притуплены. Благодаря попеременным сокращениям и расслаблениям переднего и заднего мускулов-замыкателей моллюск, поворачивая тело, сверлит отверстие в камне. Раковины этих моллюсков находят в известняке, песчанике, глинистом и слюдистом сланцах, торфе, иногда в дереве и даже, что доставляет наибольшие неприятности, — в бетоне. Молодой моллюск сверлит отверстие маленького диаметра. По мере роста диаметр камеры и ее глубина увеличиваются, благодаря чему моллюск оказывается в пожизненном заключении. *Pholas dactylus*, достигающий длины 9 см, кроме этого один из немногих светящихся моллюсков. Очень сильный зеленовато-голубой свет испускают мелкие железы, расположенные в пяти участках его кожных покровов.

Моллюск сохраняет постоянный контакт с водой, засасывая ее сифоном. Отфильтровав из нее мельчайшие органические частицы, водоросли и микроскопических животных, он выбрасывает ее обратно.

Несмотря на свои относительно маленькие размеры, фоласы проделывают огромную работу геологических масштабов. Например, у берегов Англии от уреза воды до глубины 50 м отмечали до 100 экземпляров сверлильщиков на квадратный метр грунта. Благодаря этому фоласы могут ежегодно понижать уровень грунта почти на полтора сантиметра, год за годом изменяя очертания берега. Стачивая плотные породы берегов и дна моря, лежащего под основанием дамб, плотин, свай и других искусственных сооружений, даже не повреждая их, они могут вызывать сильнейшие оползни.

Самый знаменитый представитель семейства Teredinidae с его примерно 150 видами — *Teredo navalis* или корабельный червь. Он был известен еще финикийцам и древним грекам. В Риме его называли «Summa calamitas navia», то есть наивысшее бедствие кораблей. Тело моллюска сильно видоизменено благодаря неравномерному разрастанию заднего мантийного края. Оно чрезвычайно удлинено, приобретя червеобразную форму. Мантия по всей его длине срастается, образуя трубку и оставив единственное апикально расположенное отверстие для ноги. На другом конце тела трубка переходит в два длинных, втягивающихся сифона. Раковина настолько мала, что внутренностный мешок в ней не помещается. Створки раковины широко раздвинуты, охватывая тело кольцеобразно. Раковина утратила функцию защиты тела, и превратилось в сверлящий орган.

Корабельный червь, использующий древесину в качестве пищи, до сих пор наносит очень сильный ущерб деревянным постройкам, омываемым морем. Он разрушает причалы, сваи, днища судов во всех умеренных и теплых морях. Защититься от него очень трудно. *T. norvegica*, достигающий длины 1 м при диаметре 1,5 см, один из крупнейших видов. *T. navalis* мельче (20, максимум 45 см), но он космополит, обитающий в морях с океанической соленостью. В течение года корабельный червь откладывает в общей сложности 1–5 млн яиц, которые оплодотворяются еще в супрабранхиальной полости материнской особи. В течение 14 дней из яйца развивается личинка, через сифон попадающая в море, где в течение 1–3 недель живет в планктоне, достигая за это время длины 250 мкм. Затем личинка должна осесть на деревянный предмет, прикрепившись к нему биссусом. Велум личинки исчезает и она свободным краем раковины начинает сверлить дерево. Через 23 дня моллюск достигает строения взрослой особи и длину 1 мм. Затем рост ускоряется и еще через месяц моллюск достигает длины 5–7 мм, через 130 дней после оседания 14–17 см. Половозрелым он становится при длине 4 см, а длительность жизни — 1–3 года.

• Отряд Septibranchiata

В состав отряда входят примерно 250 видов с длиной раковины 0,5–2,5 см, разделенные на три семейства.

Створки раковины примерно одинаковые. Сифоны короткие. Дыхательный аппарат и пищеварительная системы сильно отличаются от таковых у других моллюсков (см. выше).

□ Класс Cephalopoda (Головоногие моллюски)

В состав класса входят 600–650 видов с длиной мантии от 10 мм (калифорнийский осьминог *Octopus micropyrsus*) до 5 м (гигантский кальмар *Architeuthis dux*; общая длина со щупальцами до 18 м, масса предположительно до 1 т).

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Класс Cephalopoda — двусторонне симметричные моллюски с наружной (*Nautilus*) или внутренней раковиной. Туловище одето кожно-мускульным мешком, мантией, которая служит основным движителем при быстром (реактивном) плавании. Внутри мантии находятся органы мантийного комплекса — жабры (одна пара у двужаберных головоногих и две — у наутилуса) и органы пищеварительной кровеносной, половой и выделительной систем. Крупная голова у моллюска обычно отделена от туловища и несет высокоразвитые (кроме наутилуса и абиссального осьминога *Cirrothauma*) глаза, венец конечностей, окружающих ротовое отверстие и воронку. У двужаберных головоногих их восемь или 10 пар: у кальмаров и каракатиц восемь рук и пара щупалец; у вампироморф имеется пара филаментов в дополнение к восьми рукам; у осьминогов есть только восемь рук. Конечности у

головоногих снабжены присосками. Присоски рук кальмаров и каракатиц имеют в норме полушаровидную форму и сидят на стебельке. Они расположены обычно в два, но иногда в четыре ряда. Присоски булавы щупалец сидят обычно в четыре, но у некоторых — в восемь и более рядов. У кальмаров и каракатиц присоски вооружены роговыми кольцами. Край кольца может быть гладким или нести зубцы. У некоторых кальмаров присоски превращаются в крючья. У вампироморф и осьминогов руки вооружены только присосками. Присоска осьминога диаметром 2,5 мм способна удержать массу в 57, а 6 мм — 170 г. Они сидячие, без стебельков и рогового кольца. У вампироморф и плавниковых осьминогов вдоль ряда присосок на каждой руке протягивается справа и слева по одному ряду усиков (цирри).

У зрелых кальмаров часть одной руки, редко двух видоизменяется для выполнения половой функции. Чаще всего изменяется брюшная левая или правая рука, иногда обе. Измененная часть руки называется гектокотиль. Форма гектокотиля заметно отличается от нормальной руки. У осьминогов из Argonautidae гектолизированная рука отрывается, чтобы перенести порцию семени в мантию самки. Для этого она приобретает способность к самостоятельному движению.

Мантия головоногих очень разнообразна по форме. У каракатиц она уплощенная и овальная, у кальмаров в норме веретеновидная, но бывает конической, бокаловидной и даже шарообразной. У осьминогов, наконец, она по форме приближается к яйцевидной или мешкообразной. Мантия нектонных кальмаров и каракатиц имеет следующее строение: снаружи кожа (то есть сложные покровы, состоящие из дериватов разного происхождения), потом наружная подкожная оболочка (туника) с многочисленными коллагеновыми волокнами и тонким слоем продольных мышц, затем собственно мантия — мышечный слой, тонкая внутренняя туника и тонкая кожная выстилка мантийной полости, в отличие от наружной кожи лишенная хроматофоров и пр. Собственно мантия — основная съедобная часть кальмаров и каракатиц — имеет толщину, в зависимости от степени активности головоногого, от 0,5–1 до до 2–3 см. Она состоит из чередующихся колец поперечных (кольцевых) и радиальных косоисчерченных мышц. Они чередуются, направленные попеременно вправо и влево, и как бы навиваются спирально на мантию, образуя упругую конструкцию. Попеременное сокращение кольцевых и радиальных мышц обеспечивает расширение и сокращение мантии, то есть забор воды в мантийную полость и выброс ее через воронку. Эластичность коллагеновых волокон помогает восстановлению формы мантии после мышечного сокращения. Отклонения от такого строения наблюдаются у планктонных и полупланктонных головоногих, мышцы которых заметно обводнены.

У всех каракатиц и кальмаров, а также у части осьминогов, имеются плавники. Они всегда мускулистые, даже у медузообразных головоногих. По форме их можно разделить на пять типов: плавниковая кайма; ромбический или сердцевидный; почковидный; округлый и языковидный.

Плавниковая кайма — узкая полоска, протягивающаяся вдоль всей мантии, характерна прежде всего для настоящих каракатиц. Каждая из прочих форм плавников связана со скоростью и особенностями плавания их владельцев. Самый необычный плавник — у маленьких кальмарчиков из рода *Ctenopteryx*. У них имеется широкая пленчатая боковая кайма, проходящая вдоль всей оси мантии и растянутая на плотных соединительнотканных балках-трабекулах (рис. 41 Г). Это делает их похожими на мягкие лучи рыбьих плавников. Плавники — движитель, служащий головоногим при медленном плавании. При быстром плавании они оборачиваются вокруг тела или прижимаются к нему.

На нижней стороне головы в задней ее части симметрично продольной оси тела располагается воронка (рис. 39 А, *6*; 40 А, *13*; 42 Д, *3*; 44, *12*). Это коническая

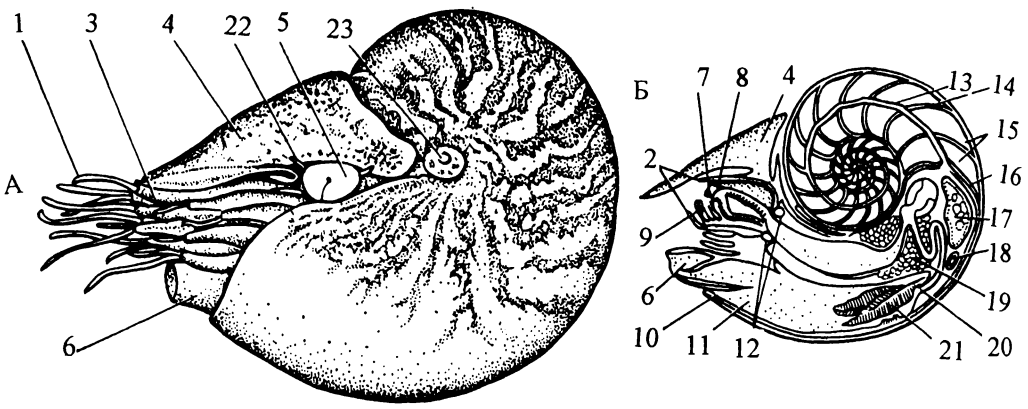


Рис. 39. Класс Cephalopoda, отряд Nautilida. Строение самки *Nautilus macromphalus* (Несис, 1982): А — внешний вид; Б — продольный разрез; *1* и *2* — внешние и внутренние руки; *3* — чехлы, в которые втягиваются руки; *4* — капюшон; *5* — глаз; *6* — воронка; *7* — радула; *8* и *9* — верхняя и нижняя мандибулы; *10* — мантия; *11* — мантийная полость; *12* — нервные ганглии; *13* — сифон; *14* — септа; *15* — камерная жидкость; *16* — задний конец мантии; *17* — яичник; *18* — сердце; *19* — пищеварительная железа; *20* — анус; *21* — жабра; *22* — глазное щупальце; *23* — щупок

трубка, расширенная сзади и сужающаяся впереди. Мускулатура воронки очень совершенна. Действием продольных мышц воронка может подтягиваться назад и вверх, разворачиваться в стороны. Слой кольцевых мышц в стенке самой воронки обеспечивают сужение или расширение ее просвета. Передний конец воронки очень подвижен и может поворачиваться вбок и даже назад. Благодаря этому обеспечивается возможность поворота и даже заднего хода. Эффективная работа воронки невозможна без изменения формы или закрывания мантийного отверстия с помощью специального замыкательного аппарата. При «вдохе», то есть раскрытии мантийного отверстия, вода поступает в мантийную полость вдоль боковых сторон шеи, ближе к затылку. Она омывает жабры и при закрытии мантийного отверстия с помощью системы хрящей-замыкателей и сокращении мускулатуры мантии, выбрасывается через воронку.

Покровы головоногих, как уже упоминалось выше, представлены тонкой, но сложно устроенной кожей. Верхний слой — эпидермис — образован однослойным цилиндрическим эпителием с многочисленными слизистыми клетками. Слизь делает тело головоногих скользким и облегчает передвижение в воде. Ниже лежит соединительнотканный слой, содержащий мышечные волокна, хроматофоры и иридоциты. Под ним уже располагается внешняя туника. Поверхность кожи может быть гладкой или шероховатой, бугорчатой, бородавчатой.

Общеизвестна способность головоногих моллюсков маскироваться, изменяя цвет своих покровов. Осьминоги способны имитировать рисунок субстрата, на котором они находятся. Это осуществляется сложной системой, основу которой составляют хроматофоры — клетки, содержащие пигмент (рис. 43 А, Б). Они лежат несколькими слоями. Различают собственно хроматофоры (красные, оранжевые и желтые) и меланофоры (черные или бурые). В хроматофорах имеется как минимум три разновидности пигментов. К тому же один и тот же пигмент может давать разную окраску в зависимости от концентрации окрашенных компонентов. Разные типы хроматофоров распределены слоями независимо друг от друга. Меланофоры обычно образуют самый верхний слой, а самые светлые хроматофоры — нижний. Хроматофор имеет звездообразную форму и состоит из центрального резервуара

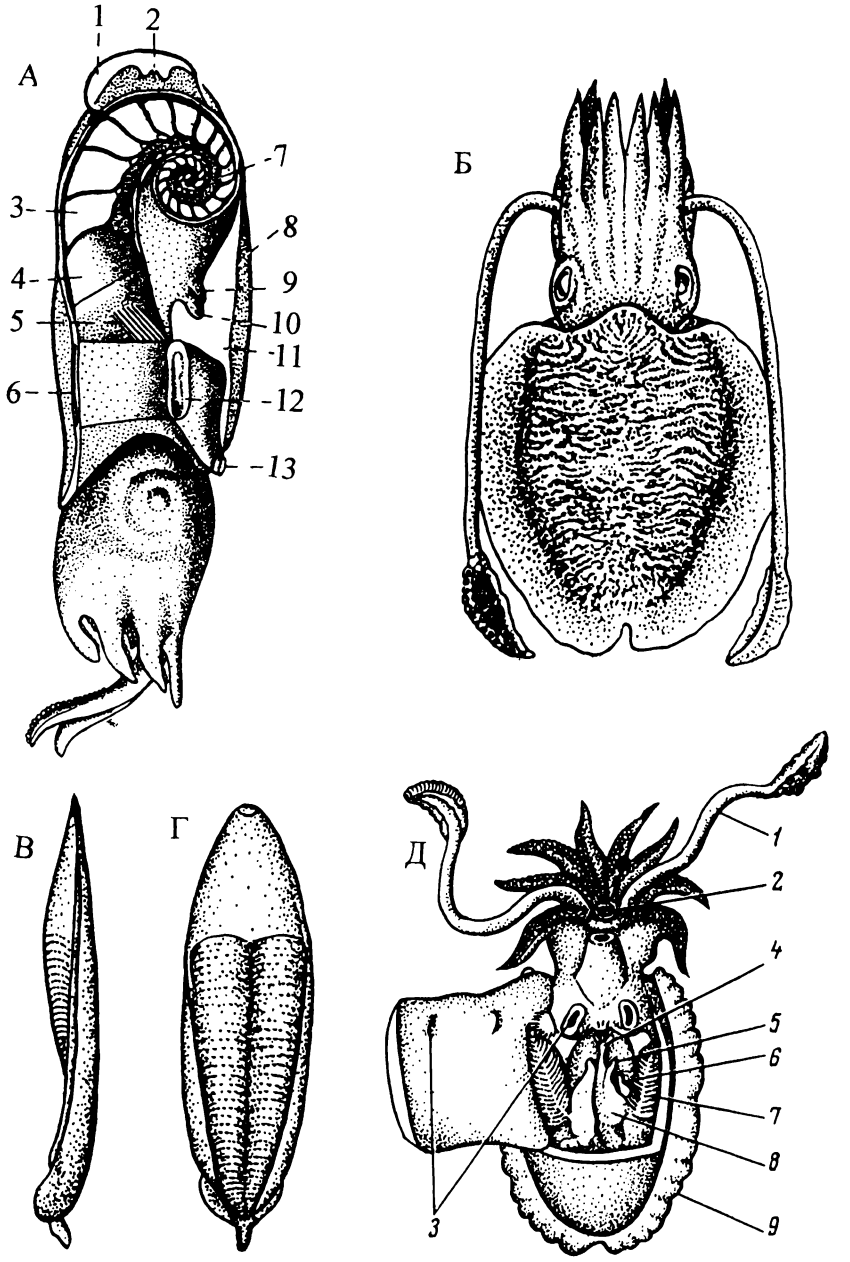


Рис. 40. Класс Cephalopoda, отряд Sepiida:
А — подотряд Spirulina. Строение *Spirula spirula* (Kilias, 1993): *1* — плавник; *2* — светящийся орган; *3* — самая последняя газовая камера раковины; *4* — часть пищеварительной железы; *5* — мышца-депрессор воронки; *6* — замыкательный хрящ; *7* — сифон; *8* — задняя стенка мантии; *9* — выводное отверстие почки; *10* — анальное отверстие; *11* — мантийная полость; *12* — ямка вороночного хряща; *13* — воронка; Б–Д — подотряд Sepiida (Несис, *1982*); Б — *Sepia qfficinalis*, общий вид со спинной стороны; В, Г — ее сепион, вид сбоку (В) и с вентральной стороны (Г); Д — самка *S. officinalis*, внешний вид и общая анатомия мантийного комплекса: *1* — щупальце; *2* — буккальная воронка; *3* — замыкательные хрящи; *4* — анус; *5* — почечное отверстие; *6* — половое отверстие; *7* — жабра; *8* — внутренностная масса; *9* — плавник

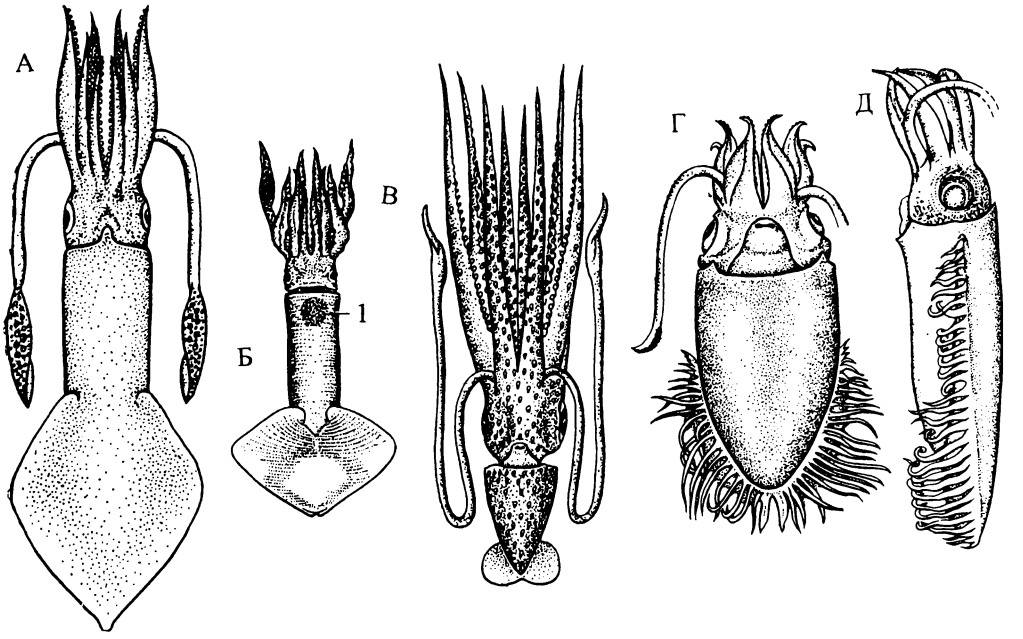


Рис. 41. Класс Cephalopoda, отряд Teuthida (Несис, 1982):
А — подотряд Myopsida, *Loligo pealei*; Б–Д — подотряд Oegopsida; Б — *Sthenoteuthis pteropus* (*1* — дорсальный фотофор); В — *Histioteuthis hoylei*; Г — *Ctenopteryx sicula* (с брюшной стороны); Д — он же, вид сбоку

(саккулуса), содержащего пигмент, мышечных клеток, расходящихся от него по радиусам, и сети поддерживающих, нервных и глиальных клеток. Когда животное находится в спокойном состоянии, пигмент сконцентрирован в середине саккулуса, и хроматофор представляет собой хорошо ограниченную цветовую точку. При возбуждении хроматофорных нервов мышечные волокна сокращаются и растягивают пигмент по всей клетке, образуя цветное пятно в виде неправильного многоугольника. Хроматофоры находятся под двойным контролем — местным и центральным. Нервные волокна соседних хроматофоров соединены, благодаря чему такая группа реагирует как единое целое, образуя единицу окраски, например крохотные глазчатые пятна. Из них складывается общий фон окраски большинства кальмаров. Отдельные единицы управляются разными нейронами, поэтому при возбуждении по телу кальмара могут пробегать цветные «волны» или «облака».

Кроме хроматофоров имеются иридоциты — клетки, в которых содержатся поразному ориентированные пластинчатые кристаллы, служащие, в зависимости от угла, под которым на них падает луч света, призмой или зеркальцем (рис. 43 Б).

Благодаря богатым возможностям изменения окраски и подгонки своей окраски под окружающий фон благодаря «зеркальцам», отражающим окраску окружающего субстрата, каракатицы и в особенности донные осьминоги способны «надевать маски» — покровительственные, отпугивающие, дезориентирующие врага, привлекающие самку и т. п.

Отдельно надо остановиться на органах свечения. Они имеются у очень многих представителей класса. Различают два типа свечения: симбиотическое (бактериальное) и собственное (внутриклеточное). При симбиотическом светятся бактерии рода *Photobacterium*, живущие в железах, расположенных на чернильном мешке по обе стороны кишки. Эти органы имеются главным образом у шельфовых донных

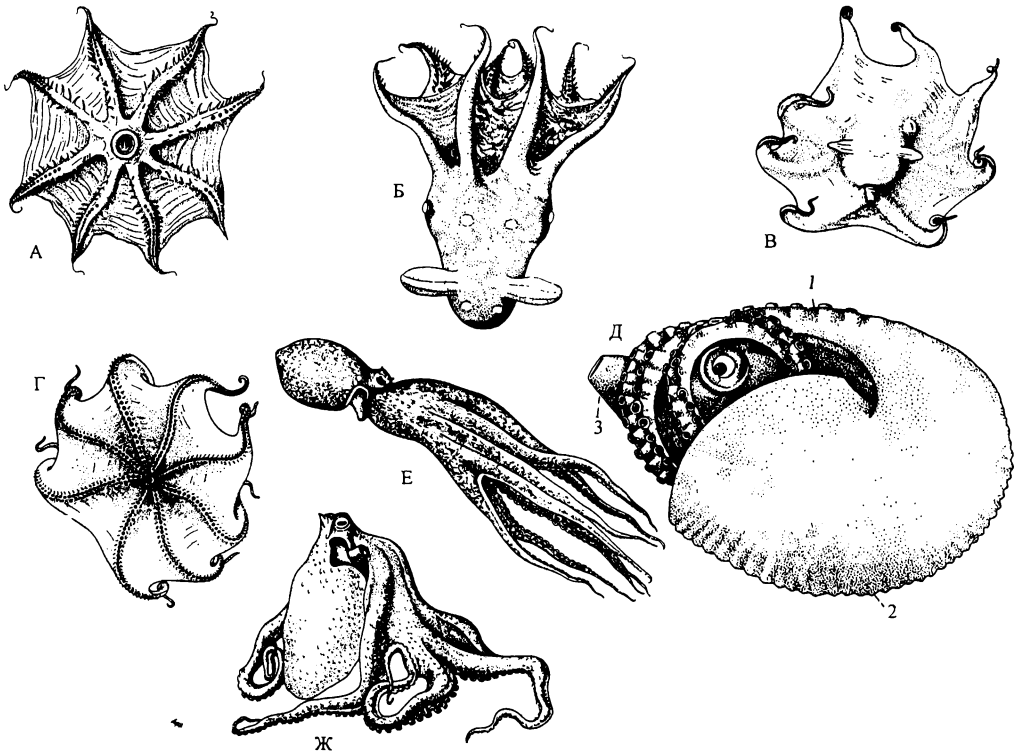


Рис. 42. Класс Cephalopoda (Kilias, 1993):
отряды Vampyromorpha (*Vampyromorpha infernalis*: А — с оральной стороны, Б — дорсально) и Octopoda (В, Г — подотряд Cirrata, *Opisthoteuthis extensa*: сверху — дорсально, снизу — с оральной стороны; Д–Ж — подотряд Incirrata: Д — *Argonauta argo*, самка в раковине; *1* — рука, строящая раковину и охватывающая ее своим дистальным расширением (*2*); *3* — воронка; *Octopus vulgaris* плывущий (Е) и сидящий (Ж))

головоногих. Бактерии могут светиться внутри железы. Слизь со взвешенными в ней бактериями может также выбрасываться наружу через воронку, образуя светящееся облако («стрельба огнем»).

Собственное свечение обусловлено реакцией окисления вещества люциферин атомарным кислородом. Катализатором реакции служит фермент люцифераза. Этот процесс был изучен у японского кальмара-светлячка *Watasenia scintillans*. Люциферин ватасении имеет формулу $C_{26}H_{23}O_{10}N_3S_2$. При внутриклеточном свечении свет испускают особые клетки — фотоциты. Светящееся вещество не покидает пределы клеток. Строение светящихся органов — фотофоров — очень разнообразно. Простейший тип строения фотофоров — крохотные овальные или округлые желтоватые тельца, погруженные в соединительнотканный слой кожи и рассеянные по всему телу, за исключением щупалец и плавников. Каждое тельце — скопление фотоцитов, пронизанное кровеносными сосудами и одетое оболочкой из вакуолизированной ткани. Свечение у головоногих зеленовато-синее. Собственно цвет фотофоров зависит от наличия «светофильтров» — соотношением преломления и отражения света в светоотражающих и светораспределяющих структурах. Он может быть белым, желтым, красным, зеленым, металлическим ирризирующим. Строение фотофоров и их распределение имеют важное таксономическое значение.

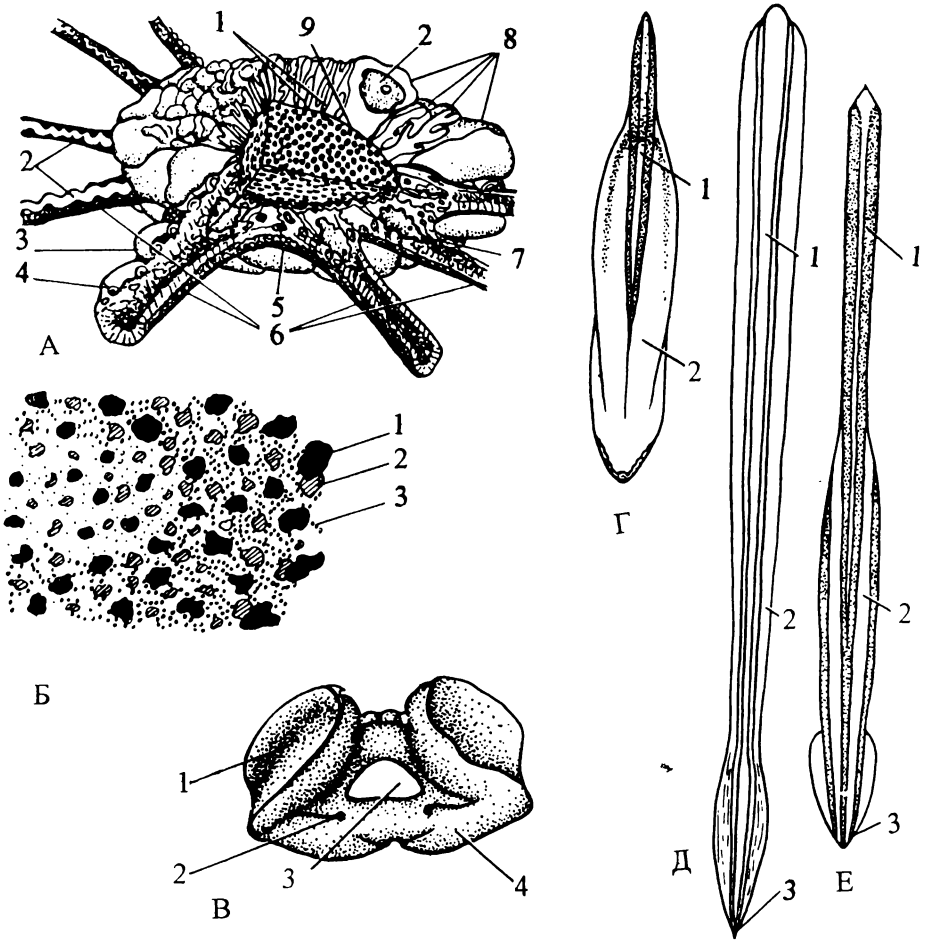


Рис. 43. Класс Cephalopoda. Хроматофоры и скелет головоногих моллюсков (Несис, 1982):
А — строение хроматофора кальмара *Loligo opalescens*: *1* — поддерживающие клетки; *2* — нервные окончания; *3* — глиальные клетки; *4* — аксон; *5* — мышечные клетки; *6* — мышечные волокна; *7* — ядро мышечной клетки; *8* — складки клеточных мембран; *9* — центральный контейнер пигмента (саккулюс); Б — расположение черных (*1*) и желтых (*2*) хроматофоров и иридоцитов (*3*) в коже осьминога; В — головная капсула осьминога *Enteroctopus dofleini*: *1* — углубление для глазного яблока; *2* — отверстие для сосуда; *3* — заднее отверстие капсулы; *4* — капсула для статоциста; Г–Е — гладиусы *Loligo* sp. (Г), *Todarodes pacificus* (Д) и *Gonatus tinro* (Е): *1* — ствол (рахис); *2* — перо; *3* — конечный конус

СКЕЛЕТ

В качестве скелета у головоногих моллюсков функционируют раковина (наружный скелет) и ее дериваты: гладиус, сепион и некоторые другие морфоанатомические структуры (внутренний скелет) (рис. 40 В, Г; 43 Г–Е).

Настоящая раковина, которая служит наружным скелетом и поплавком одновременно, среди современных моллюсков сохранилась только у представителей подкласса Nautloidea. Она крупная, до 20–25 см в диметре, двусторонне-симметричная, спирально закрученная так, что снаружи заметен лишь последний оборот (инволютная). Наружная поверхность блестящая, фарфоровидная, белого цвета, с изогнутыми радиальными рыжими полосками, внутренняя — перламутровая, пе-

реливающаяся, очень красивая. На продольном распиле раковины видно, что она состоит из обширной последней — жилой — камеры, в которой помещается тело моллюска, и многочисленных предшествующих (нежилых) камер, служащих гидростатическим аппаратом. Перегородки этих камер (септы) в середине пронизаны сплошной трубкой (сифоном), проходящим через все камеры от самой первой до жилой. С помощью сифона наутилус может откачивать жидкость из камер и тем самым компенсировать увеличение массы раковины по мере роста (см. рис. 39).

Гладиус — скелетная пластинка внутреннераковинных головоногих. Она лежит на спинной стороне тела по средней линии под слоем кожи или мантийных мышц (рис. 43, 44). Гладиус кальмаров и сепиолид состоит из прочного ствола (рахиса), тонкого пера и конечного конуса, образованного свернутыми фунтиком краями задней части пера. Форма гладиуса варьируется, но постоянна в границах рода, поэтому может служить родовым таксономическим признаком. Она определяется образом жизни моллюсков. У быстрых нектонных кальмаров с ромбическим плавником, например, гладиус — прямой, негибкий, тонкий стержень с узким, смещенным назад пером и коротким конусом. Гладиус утратил функцию защиты мягкого тела моллюска от повреждений и служит опорой для мускулатуры плавников и мускулов-ретракторов воронки.

Сепион, характерный для каракатиц, это толстая известковая пластина овальной или языковидной формы, закрывающая всю спинную часть тела животного, и прикрытая сверху только кожей (рис. 40 В, Г). Он состоит из множества тонких пластин — септ, сложенных толстой пачкой и наклоненных назад. Система пластин называется фрагмокон. У тропических каракатиц новые септы формируются ежедневно.

У спирулы (*Spirula spirula*) имеется настоящая раковина — раскрученная плоская спираль, свернутая эндогастрически. Это образование с системой изолированных камер, разделенных перегородками — септами. У взрослых она состоит примерно из 35 камер. Раковина занимает заднюю часть тела и лежит так, что ее плоскость совпадает с сагиттальной плоскостью тела (см. рис. 40 А).

Сепион каракатиц и раковина и спирулы служат для регуляции плавучести животного, как и у наутилусов, но они утратили значение защиты тела от механических повреждений.

У осьминогов раковина полностью исчезает. Сохраняется лишь ее рудимент в виде хрящевой скелетной пластинки. У плавниковых осьминогов она имеет седловидную, пряжко- или подковообразную форму и служит опорой для плавников. У донных осьминогов из семейства Octopodidae сохраняются лишь две хрящевые палочки, лежащий в толще мантийных мышц по обе стороны средней линии тела. Главная их функция — опора для мускулов-ретракторов воронки.

Но у головоногих появляется новообразование, неизвестное у других моллюсков: хрящевой скелет в виде головной капсулы («хрящевой череп»). Капсула имеет сложную форму и состоит из трех обособленных отделов, в которых находятся мозг и статоцисты. В вогнутых боковых сторонах головной капсулы помещаются глаза и оптические доли мозга, глаза защищены небольшими удлиненными хрящами, примыкающими к головной капсуле спереди. Имеются отверстия для прохода пищевода, нервов и сосудов (рис. 43 В).

ОРГАНЫ МАНТИЙНОЙ ПОЛОСТИ. ЦЕЛОМ

Вторичная полость головоногих, как и у прочих моллюсков, утратила функцию «гидроскелета». Она подразделяется на два отдела: перикардиальный и висцеральный, или половой целомы (рис. 44). У большинства головоногих целом обширен и оба его отдела широко сообщаются друг с другом гоноперикардиальным протоком. У наутилуса половой целом развит очень хорошо, включая в себя гонаду, желудок, часть кишечника и заходит в сифон. Перикардиальный целом охватывает только

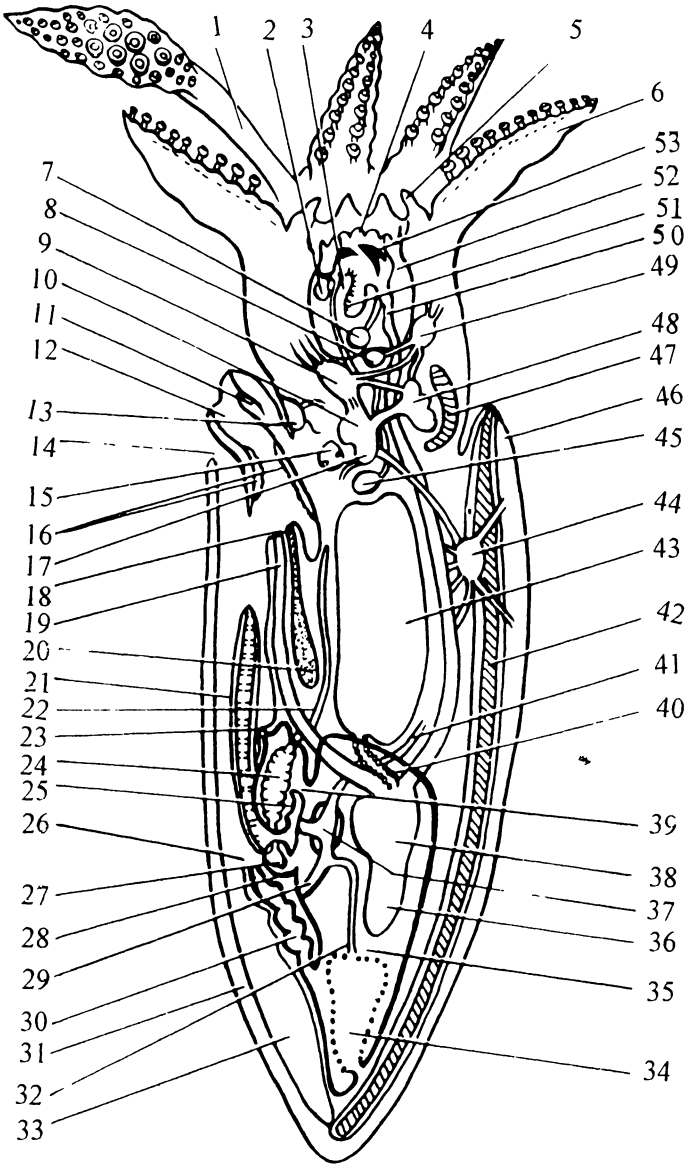


Рис. 44. Класс Cephalopoda. Внутреннее строение (на примере самки кальмара) (по Несис, 1982): *1* — щупальце; *2* — подъязычная слюнная железа; *3* — одонтофор; *4* — губа; *5* — буккальная мембрана; *6* — рука; *7* — передняя слюнная железа; *8–10* — нижний буккальный (*8*), брахиальный (*9*) и педальный (*10*) ганглии; *11* — вороночный клапан; *12* — воронка; *13* — обонятельная папилла; *14* — мантийное отверстие; *15* — статоцист; *16* — вороночный орган; *17* — паллиовисцеральный ганглий; *18* — проток чернильного мешка; *19* — кишка; *20* — чернильный мешок; *21* — жабра; *22* — головная вена; *23* — почечное отверстие; *24* — почечные придатки; *25* — почка; *26* — половое отверстие; *27* — жаберное сердце; *28* — перикард; *29* — задняя аорта; *30* — яйцевод; *31* — мантия; *32* — половая артерия; *33* — мантийная полость; *34* — яичник; *35* — целом (очерчен жирной линией); *36* — цекум; *37* — желудочек сердца; *38* — желудок; *39, 40* — рено-перикардиальный и пищеварительный протоки; *41* — передняя аорта; *42* — гладиус; *43* — пищеварительная железа («печень»); *44* — звездчатый ганглий; *45* — задняя слюнная железа; *46* — передняя часть мантии; *47* — головная хрящевая капсула; *48* — надглоточные первные ганглии; *49* — верхний буккальный ганглий; *50* — пищевод; *51* — радула; *52* — глотка; *53* — клюв

сердце и открывается в мантийную полость двумя отверстиями, независимыми от отверстий полового целома и почек. У кальмаров и каракатиц обширный перикард содержит сердце, жаберные сердца и перикардиальные железы и соединяется с почечными мешками. Целом осьминога сильно редуцирован по сравнению с другими головоногими. Сердце у него лежит за пределами целома. Перикард очень мал и состоит только из сумок жаберных сердец и коротких протоков, соединяющих с водоносными каналами, через которые полость гонады сообщается с почечными мешками.

Основные функции целома у двужаберных головоногих состоят в защите сердца, участии в процессах экскреции и выведения половых продуктов.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система состоит из сердца, жаберных сердец, жаберных желез и сосудов (рис. 45). У каракатиц и кальмаров она почти замкнутая, а у осьминогов имеются кровеносные синусы (головной и кишечный), внутри которых кровь перемещается между органами. Кровь почти бесцветная, слегка голубоватая. Она содержит дыхательный пигмент гемоцианин. Вместо атома железа (как в гемоглобине) он содержит атом меди.

Движение крови обеспечивается биением сердца и обоих жаберных сердец. У наутилуса жаберных сердец нет, и перемещение крови обеспечивается ритмическими сокращениями почечных придатков и перикардиальных желез. Сердце состоит их желудочка и двух (у наутилуса четырех) предсердий. Из желудочка выходят две аорты: передняя (головная) и задняя (брюшная, мантийная). Передняя аорта снабжает кровью голову, конечности, мозг, ротовой аппарат, воронку, переднюю часть мантии, желудок и печень; задняя — мантию, плавники, гонады, кишку и чернильный мешок. Венозная кровь из передней части тела собирается в головную вену, которая переходит в пару полых вен. Задняя часть головной и полые вены окружены почечными придатками, относящимися к выделительной системе, но неразрывно связанными с кровеносной системой. Полые вены впадают в жаберные сосуды, а те — в жаберные сердца. Туда же поступает кровь из задней части тела — через брюшные вены. Жаберные сердца — мускулистые, толстостенные мешочки, лежащие у основания жабр (рис. 45 А, *21*). Кроме мышц в их стенках имеются железы. Ритмически сокращаясь, жаберные сердца проталкивают кровь в жабры. Обогащенная в жабрах кислородом, она поступает в предсердия. Кровеносные сосуды также имеют пульсирующие мускулистые стенки. Их пульсация помогает трем сердцам прокачивать кровь через капилляры, особенно сильно развитые в конечностях и задней части мантии.

Место синтеза гемоцианина — жаберная железа, которая протягивается вдоль жабры там, где она прирастает к мантии. Гемоцианин растворен в крови. Оформленных носителей дыхательного пигмента у головоногих нет.

У наутилуса две пары жабр, а у остальных головоногих моллюсков — одна пара. По строению они сходны с жабрами других моллюсков. Все головоногие очень чувствительные к содержанию кислорода и при недостатке его быстро погибают.

ЭКСКРЕТОРНАЯ СИСТЕМА

Органы экскреторной системы у головоногих очень разнообразны и всегда тесно связаны с органами кровеносной и дыхательной систем. Экскреторная система включает почечные мешки, перикардиальные железы (придатки жаберных сердец), реноперикардиальный канал, почечные придатки полой вены и имеющиеся только у каракатиц придатки пищеварительного протока (панкреатические придатки) (рис. 45 Б).

Почечные придатки полой вены и есть настоящие почки головоногих моллюсков, их основной экскреторный орган. Они участвуют также в осморегуляции.

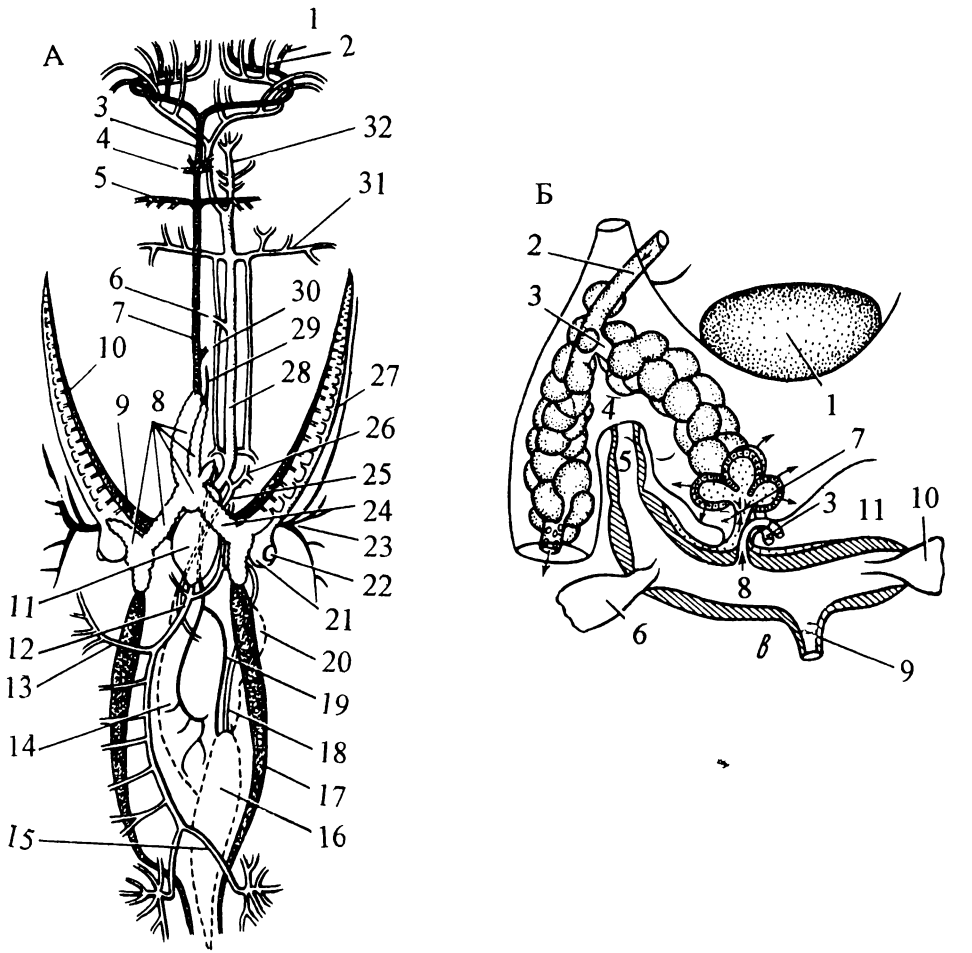


Рис. 45. Класс Cephalopoda. Кровеносная, экскреторная и дыхательная системы (Несис, 1982):
А — кровеносная система кальмара *Todarodes pacificus* с брюшной стороны (артерии светлые, вены темные): *1* и *2* — вены и артерии рук; *3* — общая вена рук; *4* и *5* — мозговая и вороночная вены; *6* — артерия пищеварительной железы; *7* — головная вена; *8* — почечные придатки полой вены; *9* — предсердие; *10* — жаберная вена; *11* — желудочек; *12* — задняя аорта; *13* — мантийная артерия; *14* — контуры цекума; *15* — плавниковая артерия; *16* — контуры гонады; *17* — брюшная вена; *18* и *19* — половые артерии и вена; *20* — контуры желудка; *21* — жаберное сердце и его придаток (*22*); *23* — мантийная вена; *24* — полая вена; *25* — желудочная артерия; *26* — панкреатическая артерия; *27* — жаберная артерия; *28* — передняя аорта; *29* — кишечная вена; *30* — вена пищеварительной железы; *31* — артерия переднего края мантии; *32* — глоточная артерия; Б — почечные придатки и сердце картакатицы *Sepia officinalis*: *1* — дорсальный почечный мешок; *2* — полая вена; *3* — генитально-мезентериальная вена; *4* — правый вентральный почечный мешок; *5* — передняя аорта; *6* — правое предсердие; *7* — передняя почечная артерия; *8* — половая артерия; *9* — задняя аорта; *10* — левое предсердие; *11* — перикардиальный отдел целома

Почечные отверстия открываются в мантийную полость впереди основания жабр на маленьких сосочках. Дополнительный секреторный орган — перикардиальные железы. Они также называются придатками жаберных сердец и сплетаются сосудами с ними. Комплекс жаберное сердце—перикардиальная железа — это орган ультрафильтрации. Здесь под давлением крови растворенные в плазме вещества, подлежащие удалению, переходят из жаберного сердца в полость перикардиальной

железы. В экскреции принимают участие и жабры. Сами почечные мешки — главным образом хранилища мочи, но они выполняют и секреторную функцию. У головоногих моллюсков основной компонент мочи — аммиак.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА (рис. 46)

Уровень развития нервной системы головоногих выше, чем у любых других моллюсков.

Головной мозг двужаберных головоногих помещается в хрящевой головной капсуле над и под пищеводом и состоит из четырех основных отделов: надглоточного, подглоточного, оптических долей с оптическими трактами и прилегающими к ним нервными узлами и железами, буккального и брахиального ганглиев. Все отделы соединены между собой многочисленными комиссурами. Над- и подглоточные отделы подразделяются на доли, которых у осьминога, например, 64. Все отделы симметричны и состоят из правых и левых половин, соединенных коннективами. Буккальный ганглий иннервирует буккальный отдел пищеварительной системы, клюв, радулу, слюнные железы. Брахиальный (или церебротентакулярный) — руки и щупальца. Самый большой отдел мозга, занимающий у кальмаров 4/5 его объема, это оптические доли. Сильнее всего они развиты у быстроплавающих нектонных кальмаров. Оптические доли соединяются с мозгом толстыми оптическими трактами. На них располагаются оптические железы — важнейшие железы внутренней секреции, регулирующие половое созревание и развитие вторичных половых признаков.

В подглоточном отделе мозга расположены: центры управления тонкими движениями рук; центр регуляции окраски головы и конечностей; педальные доли, руководящие комплексом движений разных органов: глаз, рук, щупалец, реактивным плаванием и т. п., вплоть до работы мускулатуры стенок кровеносных сосудов.

Периферическая нервная система развита очень сильно. Ее важнейшие части следующие. От брахиального ганглия (ганглия рук) отходят нервы рук и щупалец. Особый нервный ганглий имеется у основания каждой присоски. В конечностях осьминога имеется около 350 млн нервных клеток — вдвое больше, чем в центральной нервной системе. Благодаря этому конечности обладают некоторой степенью самостоятельности.

Глазные нервы управляют работой мышц, поворачивающих глаза. Ольфакторный нерв иннервирует обонятельный центр. От буккального ганглия, кроме упомянутых выше, отходят два симпатических нерва, проходящих вдоль пищевода назад и соединяющихся с крупным желудочным ганглием. Он иннервирует основную часть пищеварительной системы. От висцерального ганглия отходит пара крупных висцеральных нервов, иннервирующих органы кровеносной, экскреторных систем, жабры, половые органы, нейросекреторную систему полой вены, воронку и ее ретракторы. Паллиальный нерв, отходящий от подглоточного отдела мозга, иннервирует самый крупный ганглий из лежащих вне мозга — звездчатый. Пара звездчатых ганглиев расположена на внутренней поверхности мантии в ее передней части. От каждого отходит свыше десятка нервов, состоящих из одного гигантского аксона толщиной 0,5–1 мм.

Органы чувств головоногих — глаза, внеглазные фоторецепторы (светочувствительные пузырьки), статоцисты, обонятельные папиллы и ямки, хемо- и механорецепторы присосок, губы и др.

Глаза двужаберных головоногих (рис. 46 В, Г) очень велики и устроены столь же совершенно, как глаза позвоночных. Они обычно помещаются в углублении хрящевой головной капсулы и имеют роговицу, радужную оболочку со способным к сужению и расширению зрачком, подвижный хрусталик и сетчатку. Роговица у

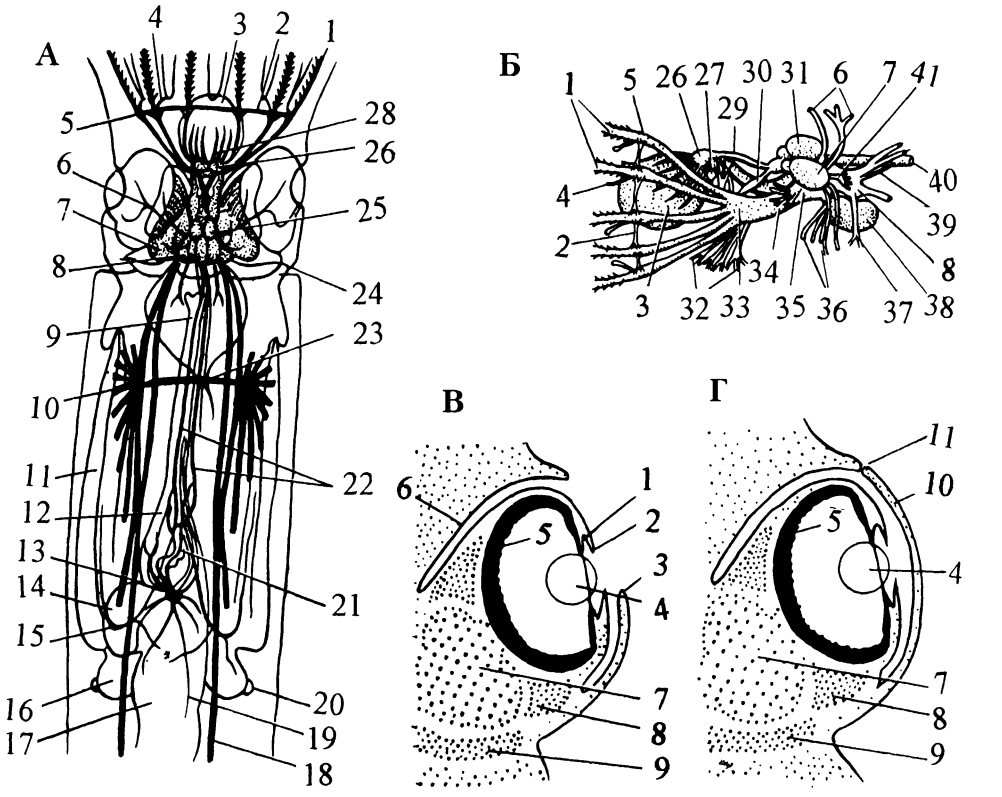


Рис. 46. Класс Cephalopoda. Нервная систем кальмара *Todarodes pacificus* (Несис, 1982):
А — общий вид нервной системы со спинной стороны; Б — головной мозг (вид сбоку): *1* — нервы рук; *2* — интербрахиальная комиссура; *3* — ротовой комплекс; *4* — перв луча ротовой мембраны; *5* — ганглий нерва руки; *6* — глазной нерв; *7* и *8* — оптическая и паллио-висцеральная доли; *9* — кишка; *10, 13, 15* — звездчатый (*10*), желудочный (*13*) и мантийный (*15*) ганглии; *11* — жабра; *12* — желудок; *14* — цекум; *16* — жаберное сердце; *17* — гонада; *18* — мантийный нерв; *19* — нерв гонады; *20* — придаток жаберного сердца; *21, 22* и *24* — желудочный (*21*), висцеральные (*22*) и обонятельный (*24*) нервы; *23* — коннектива звездчатых ганглиев; *25* — надглоточные доли мозга; *26* и *27* — верхняя и нижняя буккальные доли; *28* — буккальные нервы; *29* и *30* — церебробуккальная и церебробрахиальная коннективы; *31, 33* и *35* — вертикальная (*31*), брахиальная (*33*) и педальная (*35*) доли; *32* — передние глазные нервы; *34* - брахиопедальная коннектива; *36, 37* — вороночные нервы; *38* — статоцист; *39* — нерв пищеварительной железы; *40* — пищевод; *41* — нерв ретрактора воронки; В, Г — строение глаза кальмаров из подотрядов Oegopsida (В) и Myopsida (Г): *1* — роговица; *2* — радужная оболочка; *3* — веко; *4* — зрачок; *5* — сетчатка; *6* — глазная орбита; *7* — оптическая доля; *8* — «белое тело»; *9* — хрящ; *10* — вторичная роговица; *11* — глазная пора.

эгопсидных кальмаров кольцевой формы, спереди широко открыта, так что передняя камера глаза свободно сообщается с морской водой. Снаружи имеется кольцевая складка, снабженная мышцами, — веко, в нижне-переднем углу узкая выемка — глазной синус. Зрачок у кальмаров круглый, у осьминогов — прямоугольный, вытянутый горизонтально, а у каракатиц в виде латинской буквы W. Хрусталик у головоногих шаровидный, как у рыб. Он подвешен на мышцах ресничного тела и имеет ограниченную способность к аккомодации, передвигаясь вперед-назад, а не меняя форму. Большинство головоногих имеют монокулярное зрение, но их глаза так велики, что поле зрение обоих глаз близко к 360°. Осьминоги и каракатицы могут рассматривать предметы двумя глазами, сводя их. Имеется единствен-

ный слепой вид — абиссопелагический осьминог *Cirrothauma*. Его глаза сильно редуцированы.

У преимущественно мезопелагических видов *Histhioteuthis* (рис. 40 В) имеются разноразмерные глаза. Левый глаз в 1,5–2 раза крупнее правого и часто отличается по форме. Крупный глаз приспособлен для зрения в верхних слоях воды, маленький — в глубинах. Предполагается, что в нормальном положении кальмара крупный глаз смотрит вверх и воспринимает свет, падающий сверху, а маленький вниз и несколько вперед и воспринимает биолюминесцентное свечение.

Глаза наутилуса устроены значительно проще. Они лишены хрусталика, имеют крохотный (1–2 мм) зрачок, соединяющий внутреннюю камеру глаза с внешней средой. При ярком освещении наутилусы, вероятно, способны воспринимать четкие образы, но они строго ночные животные и ориентируются в основном не по зрению, а по обонянию и осязанию.

Статоцисты — органы, воспринимающие положение животного по отношению к силе тяжести (орган равновесия, одна пара) расположены в затылочной части головной капсулы. У кальмаров и каракатиц статоцист — округлый мешочек, заполненный жидкостью, врастает в заднюю часть головной капсулы. Он имеет примерно треугольную форму, на его внутренней стенке сидят три известковых статолита характерной формы, образованных мелкими кристалликами — статокониями.

Самый заметный из хеморецепторов — загадочный ольфакторный орган. Это папилла, расположенная между глазом и мантийным отверстием. Вкусовые рецепторы расположены на ободках присосок и на губе. По всему телу разбросано огромное количество внутренних и наружных рецепторов, сидящих в коже, мышцах, толще тканей присосок, жабрах и т. п.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Она состоит из буккального (ротового) комплекса с клювом и радулой, пищевода, слюнных желез, зоба, желудка, пищеварительной железы («печени»), придатков пищеварительного протока («поджелудочной железы»), слепого отростка желудка (цекума), кишки и ануса (рис. 47). Анатомически (но не функционально) с пищеварительным трактом связан чернильный мешок.

Ротовое отверстие окружено наружными и внутренними губами. На наружной губе у самок многих видов кальмаров и каракатиц помещаются семяприемники. Во рту находится крепкий роговой клюв с верхней и нижней половинами (мандибулами) (рис. 47 А–Г). В ротовой полости на мускулистом языкоподобном выступе — одонтофоре помещается радула. Это длинная лента, согнутая пополам в передней части одонтофора и несущая зубы. Радула кальмаров и каракатиц служит главным образом для захвата откушенных клювом кусков пищи и переноса их в глотку (принцип действия снегоуборочной машины) (рис. 47 А, Б). У донных осьминогов функции радулы несколько иные: с помощью более крупного среднего (рахидиального) зубца они просверливают раковины моллюсков и выцарапывают кусочки мяса из конечностей крабов.

Пищевод головоногих моллюсков — тонкая трубка, соединяющая ротовую полость с желудком и проходящая в передней части через мозг, в задней — через печень. Поэтому головоногие вынуждены раскусывать пищу на довольно мелкие куски. Добыча, заглоченная целиком, могла бы повредить жизненно важные органы. Зоб имеется только у некоторых осьминогов подотряда Incirrata. Он служит местом хранения пищи до поступления ее в желудок.

Имеются три слюнные железы: подъязычная, передняя (парная) и задняя (парная или не парная) (рис. 47 А). Полный набор этих желез имеется не у всех головоногих. Задние и передние железы могут у некоторых отсутствовать. Функции

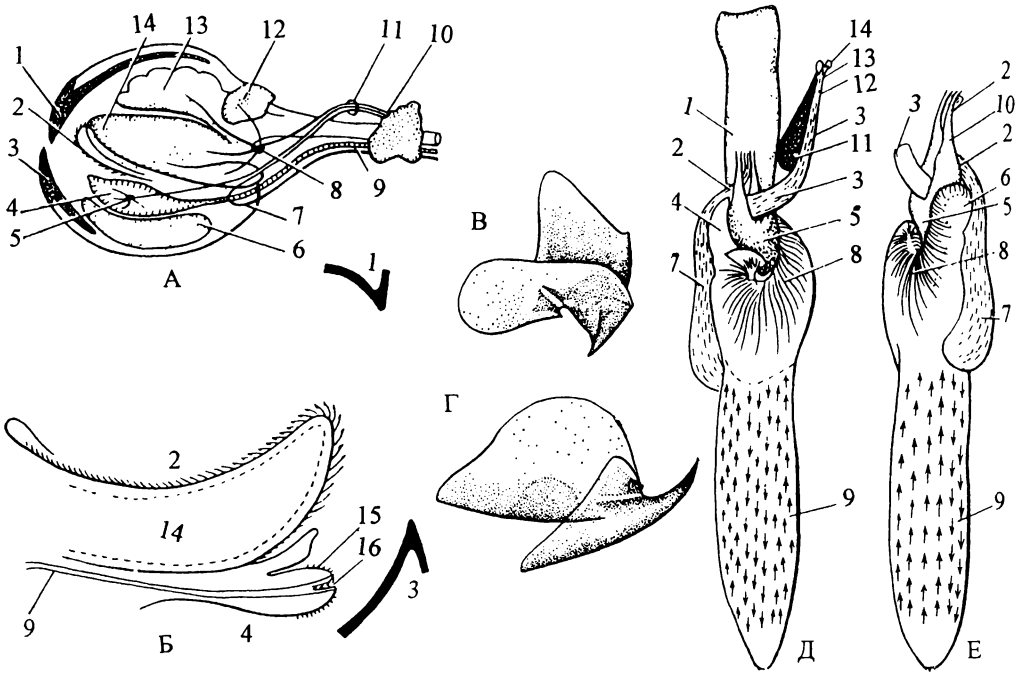


Рис. 47. Буккальный (ротовой) комплекс (А — общее строение комплекса; Б — слюнная папилла) осьминога *Octopus vulgaris*, челюсти (В — верхняя, Г — нижняя мандибулы) и пищеварительная система (Д, Е) кальмара *Loligo* sp.:

А, Б: *1* — верхняя мандибула; *2* — радула; *3* — нижняя мандибула; *4* — слюнная папилла; *5* — субрадулярный ганглий; *6* — подъязычная слюнная железа; *7* — нерв задней слюнной железы; *8* — нижний буккальный ганглий; *9* — проток задней слюнной железы; *10* — верхняя буккальная доля мозга; *11* — межбуккальная и церебро-субрадулярная коннективы; *12* — передняя слюнная железа; *13* — ротовые пальпы; *14* — мышечная опора радулы; *15* — зубы слюнной папиллы; *16* — зубы на выворачиваемом конце слюнного протока; Д — пищеварительная система кальмара с брюшной стороны; Е — то же, слева. Стрелками показаны направление ресничных токов: *1* — пищеварительная железа; *2* — пищевод; *3* — кишка; *4* — придаток цекума; *5* — придатки пищеварительного протока; *6* — клапан цекума; *7* — желудок; *8* и *9* — спиральный и мешковидный участки цекума; *10* — пищеварительный проток; *11* — чернильный мешок; *12* — задний отдел кишки; *13* — анус; *14* — анальные папиллы

подъязычной железы пока неизвестны. Передние железы вырабатывают протеолитический (разрушающий белки) секрет. Задние железы могут быть довольно крупными. Они выполняют двойственные функции: это источник пищеварительных ферментов и одновременно ядовитые железы. Ядовитый секрет поступает наружу через субрадулярный орган — подвижный хоботок, который лежит под одонтофором и может высовываться изо рта. Яд осьминога особенно опасен для ракообразных. Для человека он не опасен, за исключением токсина маленького австралийского осьминога *Hapalochlaena maculosa*. Яд действует только при попадании в кровь. Укус взрослой самки этого осьминога может быть смертельным для человека.

Желудок головоногих моллюсков мускулистый и так же, как и пищевод, выстлан кутиколой, то есть он имеет эктодермальное происхождения и представляет собой часть передней кишки (рис. 47 Д, Е). В него поступает измельченная пища и пищеварительные соки из ротовой полости, печени и поджелудочной железы. Мускулатура желудка обеспечивает постоянное перемешивание пищи и ферментов. В желудке происходит первичное переваривание пищи. Активность пищева-

рительных ферментов очень велика, поэтому в других отделах пищеварительного тракта оформленной пищи уже не встречается.

Всасывание пищи происходит в цекуме, «печени» и «поджелудочной железе» (см. рис. 47 Д, Е). Этот комплекс представляет собой сложную систему с клапанами и желобками, однозначно определяющую направление передвижения жидкостей и эмульсий, в которые превращается полупереваренная пища. «Печень» или пищеварительная железа — объемистый овальный орган буроватого цвета, расположенный обычно впереди желудка. Она производит и выделяет пищеварительные ферменты, в ней происходит всасывание аминокислот, она служит местом хранения питательных веществ (жира) и участвует в экскреции. Именно она поглощает 65–95 % пищи. Обширные запасы жира и каротиноидов служат источников энергии для созревающих гонад, поддерживают жизнь самок осьминогов, сидящих на кладках яиц и не питающихся в это время. В печени синтезируется люциферин.

Кишка, как и цекум, выстлана ресничным и слизистым эпителием, она перистальтически сокращается, но всасывание в ней практически не происходит. Кишка — главный поставщик слизи, поступающей в желудок и обволакивающей непереваренные остатки пищи, которые, минуя цекум, поступают в кишку. Туда же поступают слизистые тяжи из цекума, уже не содержащие питательных веществ. Те и другие выбрасываются через анус — щелевидное отверстие. Немного впереди ануса в кишку впадает проток чернильного мешка. Скорость пищеварения головоногих такова, что осьминогам и каракатицам достаточно питаться один раз, а кальмары вынуждены делать это два раза в день.

Чернильный мешок — орган, чрезвычайно характерный для головоногих моллюсков (см. рис. 47 Д). Он имеется у всех без исключения кальмаров, почти у всех каракатиц и большинства осьминогов. Все виды, лишенные чернильного мешка, обитают исключительно или преимущественно в глубинах океана.

Чернильный мешок лежит на брюшной стороне внутренностной массы с дорсальной стороны кишки. Он состоит из чернильной железы, самого мешка — резервуара чернильной жидкости, и длинного протока, снабженного двумя сфинктерами. Гранулы пигмента (меланина) взвешены в бесцветной жидкости. Готовая к выбросу взвесь накапливается в расширении протока между двумя сфинктерами. Из протока чернила поступают в кишку, а оттуда через анус и воронку выбрасываются наружу. Цвет чернил от коричневого до черного. Основная функция чернил — дезориентация нападающего хищника. Выбросив чернила, моллюск бледнеет, резко меняет траекторию движения и скрывается. Предполагают, что чернильная жидкость временно парализует органы обоняния, что также затрудняет хищнику погоню.

Пигмент головоногих моллюсков чрезвычайно стойкий. У ископаемых головоногих чернила сохраняются в течение миллионов лет. Из чернильных мешков каракатиц издавна изготавливали коричневую краску сепию и китайскую тушь. Для этого содержимое мешков высушивали и обрабатывали едким кали для растворения органики.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

Все головоногие моллюски раздельнополы. Пол определяется генетически. У Argonautoidea самца можно отличить от самки уже в момент вылупления из яйца (у самки восемь, а у самца семь рук). У других головоногих вторичные половые признаки становятся заметными для невооруженного взгляда лишь у молоди, хотя и задолго до наступления полового созревания.

Женская половая система головоногих состоит из яичника и акцессорных (добавочных) органов: яйцеводов, яйцеводных, нидаментальных и придаточных нидаментальных желез. Яичник всегда непарный, гроздевидного строения, занимает

заднюю часть мантийной полости. У кальмаров он имеет коническую, а у каракатиц и осьминогов — полушаровидную форму. У части головоногих яйцеводы парные, части — непарные (один из яйцеводов — правый или левый — редуцируется или не функционирует). У кальмаров яйца по мере созревания перемещаются в яйцеводы. Яйцеводные железы насажены на яйцевод у самого конца (кальмары и каракатицы) или сидят посередине яйцевода (осьминоги). Они выделяют легкий и липкий секрет, который образует у кальмаров и каракатиц третичную оболочку яйца (первичная — клеточная оболочка, вторичная — хорион образуются в яичнике), а у осьминогов — конец стебелька и цемент. Им яйцо крепится к субстрату. Нидаментальные железы имеются у кальмаров и каракатиц. У зрелых самок они занимают всю середину вентральной стороны мантийной полости. Секрет нидаментальных желез образует четвертичную оболочку яиц, то есть внешнюю яйцевую капсулу кальмаров, внутри которой в слизи, выработанной яйцеводными железами, располагаются яйца. В результате образуется кладка, содержащая сотни, а у некоторых кальмаров многие тысячи яиц. Количество ооцитов в гонадах (потенциальная плодовитость) у головоногих моллюсков колеблется в очень больших пределах. Так, у осьминога *Pareledone polymorpha* количество ооцитов в гонаде 94–176, у *Bathypolypus salebrosus* — 109–240, но 22 миллиона — у кальмара *Sthenoteuthis oulaniensis,* и 35 миллионов — у восточно-тихоокеанского кальмара *Dosidicus gigas.* Количество ооцитов, достигающих созревания, составляет 40–60% у осьминогов и 70–77% — у кальмаров. У крупного эпипелагического кальмара *Thysanoteuthis rhombus* (длина мантии до 0,8–1 м, общая длина до 1,5 м, масса до 20–25 кг), обитающего в трех тропических океанах, студенистая кладка цилиндрической формы достигает длины 0,6–1,8 м и диаметра 10–30 см. Двойной ряд яиц опоясывает поверхность кладки спиральной лентой. Количество оборотов этой спирали варьируется от 65 до 225, и в каждом обороте — 340–630 яиц. Следовательно, число яиц в кладке превышает 140 тыс.

Небольшие добавочные или придаточные нидаментальные железы имеются у каракатиц и кальмаров из подотряда Myopsida. Они есть у обоих полов, но у самцов рудиментарны. Железы состоят из множества трубочек, в которых живут симбиотические бактерии — белые, желтые и красные, в каждой трубочке своего цвета. Функция желез неизвестна.

Мужская репродуктивная система состоит из семенника, семяпровода, сперматофорного органа, сперматофорного мешка (нидхэмов орган) и пениса. Почти у всех головоногих мужская репродуктивная система непарная и лежит в левой половине мантии. Семенник — округлый (у осьминогов), удлиненно-треугольный или сигарообразный (у кальмаров и каракатиц) белого или кремового цвета орган трубчатой структуры, лежащий в задней части мантии, в задней половине полового целома. От него отходит тонкий, очень длинный, спирально завитой или закрученный семяпровод (или проксимальная часть семяпровода), переходящий в сперматофорный орган. Семяпровод не соединен непосредственно с семенником, его воронка открывается в целом (целомостом). Сперматофорный орган устроен чрезвычайно сложно. В его состав входят специализированные железы, которые вырабатывают разные элементы и оболочки сперматофора — сложно устроенного чехла, в который заключены сперматозоиды. Сперматофор служит для транспортировки семени в семяприемник самки и сохранения его до момента копуляции (до 3,5 месяцев). Из сперматофорного органа выходит сперматофорный проток, который впадает в обширный нидхэмов орган, который переходит в пенис — мускулистую цилиндрическую трубку.

Сперматофоры головоногих моллюсков очень разнообразны по формам и размерам. Длина сперматофора у разных групп обычно измеряется несколькими миллиметрами или сантиметрами (от 2–3 мм до 20 см), а у гигантского осьмино-

га *O. dofleini* достигает 1,0–1,2 м. Количество сперматофоров обратно пропорционально их размерам. Обычно их около сотни, редко более тысячи. Но у *O. dofleini* их 10–12 и в каждом содержится 0,5–37 млрд сперматозоидов, а у Argonautoidea — единственный сперматофор в жизни. Содержимое его переносится внутрь гектокотилизированной руки, которая при спаривании отрывается и заползает в мантийную полость самки. Там она хранится в течение всей жизни самки.

Спаривание у головоногих — сложный и иногда очень длительный процесс. У того же гигантского осьминога оно длится не один час. Часто оно сопровождается сложным поведением обоих партнеров.

Класс Cephalopoda насчитывает около 10 000 видов и делится на пять подклассов со множеством отрядов. Однако три подкласса и большинство отрядов известны только в ископаемом состоянии. Как уже упоминалось, в современном Мировом океане живут лишь 600–650 видов, относимых к двум подклассам с пятью отрядами.

Палеонтологическая история головоногих моллюсков очень обширна. Наличие в той или иной степени развитой раковины привело к относительно хорошей сохранности их в ископаемом состоянии. Это позволило установить, что головоногие моллюски возникли во второй половине кембрия, свыше полумиллиарда лет назад. Их выводят из моноплакофор, вообще стоящих очень близко к исходной группе моллюсков и исходной для подтипа Conchifera. Это были ползавшие по дну моллюски с колпачковидной раковиной высококонической формы. В палеозое у некоторых из них возник механизм регуляции плавучести жесткого жидкостного типа (тип «подводной лодки»). В верхней части раковины возникла серия как бы вставленных друг в друга колпачковидных перегородок, пронзенных отверстием, сквозь которые проходила верхняя часть внутренностного мешка. Через его покровы откачивалась вода, возникала подъемная сила, подымавшая моллюска над грунтом и спасавшая его от врагов. Воронка, образовавшаяся из ноги, и руки, развившиеся из околоротовых щупалец моноплакофорных предков, дополнили важнейшие черты строения наружнораковинного головоногого.

Древние головоногие обитали в толще воды у дна и были неспособны к быстрым перемещениям, то есть были бентопелагическими животными. Разнообразие их было очень велико, но среди них выделялись Ammonoidea, вымершие в Мелу на грани Мезозоя и Кайнозоя.

В Мелу началась бурная адаптивная радиация костистых рыб, и выдержать конкуренцию с ними ни аммоноидеи, ни другие группы не смогли. Лишь полный отказ от раковины как средства пассивной защиты и от связанного с ней механизма регуляции плавучести жесткого типа, возникновение нового, бессифонного регулятора, а также переход к моноцикличности, то есть жизненному циклу с единственным нерестом, после которого отнерестившаяся особь погибает, позволил практически на равных с рыбами осваивать придонные и пелагические биотопы. С ним связно появление современных головоногих. Как память об исчезнувших предках остались лишь представители подкласса Nautiloidea с единственным отрядом Nautilida, обитающим в Индо-Вестпацифике.

Второй подкласс — Coleoidea — подразделяют на 4 отряда: Sepiida, Teuthida, Vampyromorpha и Octopoda.

□ *Подкласс Nautiloidea (= Tetrabranchiata, четырехжаберные)*

Единственное семейство Nautilidae с двумя родами с 4–5-ю видами. Размеры раковины варьируются от 20 до 27 см, масса — до 1,4 кг.

Имеют экзогастрическую наружную раковину с хорошо развитым перламутром, закрученную так, что виден лишь последний оборот. Раковина состоит из обширной последней жилой камеры и многочисленных предшествующих камер, выпол-

няющих функцию гидростатического аппарата. Перегородки этих камер (септы) в середине пронизаны сплошной трубкой — сифоном. Мантия слабомускулистая, лишенная хроматофоров. Руки тонкие, похожие на усики, лишены присосок, их число достигает 82–90. Воронка, не сросшаяся в трубку; имеется две пары жабр и две пары почечных мешков (см. рис. 39).

Наутилусы обитают в Индомалайской зоогеографической подобласти Индо-Вестпацифики и местами у Западной и Южной Австралии. Это хищные животные. Обитают у дна, невдалеке от берегов, но на глубине от нескольких десятков до 500–700 м. К берегам подходят редко и только в холодный период года. Активны по ночам. Питаются малоподвижной донной добычей, ракообразными (крабами, креветками), рыбой. Плавают медленно. Яйца очень крупные, до 40 мм, масса до 3,5–4,0 г. Плодовитость очень низкая — всего до десятка яиц. Спаривание и нерест — летом, с июня до августа-сентября. Спаривание происходит на глубине порядка 5–50 м. Предполагают, что наутилус откладывают их на мелководье, на дно по одиночке. Самка откладывает лишь десяток яиц с промежутками около двух недель.

Пустые раковины наутилусов легче воды и могут дрейфовать в течение длительного времени на поверхности, уплывая за тысячи миль от мест обитания наутилусов: вплоть до Мадагаскара, Южной Африки, Японии, Тасмании, Новой Зеландии.

Наутилусы служат предметом местного промысла на Филиппинах и в Меланезии. Их ловят вершами и ловушками, наживленными рыбой или мясом. Мясо наутилусов съедобно, но главную ценность представляют раковины, в настоящее время используемые для изготовления сувениров и украшений.

В XVI–XVII веках европейские ювелиры часто использовали раковины наутилуса для изготовления драгоценных кубков. До сих пор в таких знаменитых музеях Европы, как Эрмитаж, Оружейная палата Московского Кремля, в сокровищнице саксонских курфюрстов «Зеленые своды» (Дрезден) и многих других экспонируются рукомои и кубки, для изготовления которых были использованы раковины наутилусов. И они же довольно обычны на натюрмортах так называемых «Маленьких голландцев» — голландских художников того периода.

□ *Подкласс Coleoidea (= Dibranchiata, двужаберные или внутрираковинные)*

• Отряд Sepiida (каракатицы)

Подразделяются на два подотряда: Spirulina с единственным видов *Spirula spirula* и Sepiina.

Подотряд Spirulina

S. spirula — маленькие животные, длина мантии 4,5 см (рис. 40 А). Это тропический атланто-индовестпацифический вид. Спирулы живут над материковыми склонами. Днем держатся на глубинах 500–1000 м, ночью подымаются на горизонты 100–300 м. Чаще всего встречаются в водах Индонезии, Меланезии, Юго-Восточной Африки, между Канарскими островами и Северо-Западной Африкой, в Карибском море и Мексиканском заливе. Пустые раковины далеко разносятся течением. Яйца откладывают на дне на глубинах 500–1000 м, молодь держится у дна. Нормальное положение спирул при плавании головой вниз, Продолжительность жизни 1–1,5 года.

Подотряд Sepiina

Подотряд подразделяется на четыре семейства, 19 родов, в которые входят 150–180 видов, обитающих во всех тропических и субтропических морях. Самая мелкая настоящая каракатица — южноафриканская *Sepia typica*; длина мантии самцов до

2 см, самок — до 2,5 см, но длина мантии *Rondeletiola minor* не превышает 15 мм. Самые крупные виды — *Sepia officinalis hieredda* из западноафриканских вод и *S. latimanus* с о-вов Рюкю: длина мантии до 50 см и масса до 10–12 кг (см. рис. 40 Б–Д).

В состав подотряда входят преимущественно донные животные. Лишь несколько родов вторично перешли к жизни в толще воды. У подавляющего большинства яйца донные, крупные. Развитие обычно длительное и без метаморфоза и чаще всего без пелагической стадии. Самое важное семейство Sepiidae — настоящие каракатицы — с двумя родами и 90–110 видами. В него входит много промысловых видов, служащих не только объектами местного кустарного промысла, но и очень важными объектами коммерческого рыболовства. Это преимущественно обитатели шельфа. Активны ночью, днем обычно сидят на дне.

Один из важнейших промысловых видов — *Sepia officinalis* (см. рис. 40 Б). Этот вид характеризуется обширным ареалом, в пределах которого обитают несколько подвидов. *S. officinalis officinalis* распространена от Северного моря до мыса Зеленый, *S. o. mediterranea* встречается в Средиземном и Адриатическом морях, *S. o. hierredda* живет у побережья Западной Африки от мыса Кап Блан до Южной Анголы. Это самый крупный подвид, длина мантии которого достигает 50 см, а общая длина — до 1,5 м, что абсолютный максимум длины для каракатиц вообще. Наконец, *S. o. vermiculata* обитает в Южной Африке от устья реки Олифантс до залива Делагоа (Мозамбик). Промысел этого вида ведется в районе от Бискайского залива до Сьерра Леоне и в Средиземном море.

S. officinalis предпочитает песчаные и песчано-илистые грунт в диапазоне глубин 15–150 м. В Каталонском море она совершает медленные вертикальные миграции. В феврале зрелые и созревающие крупные особи приходят с глубины 30–80 м на мелководье (0,5 м). Самцы опережают самок на 8–10 дней. В целом в Каталонском море каракатица образует в течение осени-зимы хорошо ограниченные по глубинам возрастные группы. Весной-летом особи из разных групп смешиваются. Размножение идет практически круглый год, с очень заметным максимумом с апреля по июль.

Яйца сине-черного цвета, откладываются группами по 10 и более яиц, на песчаных и песчано-илистых грунтах на глубинах 1–30 м. Самки прикрепляют их на водоросли и прочий подходящий субстрат, возвышающийся над дном. Предпочитают откладывать яйца там, где есть уже кладки других особей. Одна самка откладывает от 200 до 550 яиц в течение нескольких дней.

S. officinalis — один из самых массовых видов каракатиц и имеет важнейшее промысловое значение. Однако в течение последних 35–40 лет состояние запасов этого вида в водах Западной Африки, где располагаются важнейшие районы добычи, очень плохое в результате варварского нерегулируемого промысла. Например, в 1966 году в районе между 19° и 26° с. ш. судами Испании, Японии, Италии, Португалии, Греции и Кубы было выловлено не менее 35 тыс. т. Используют не только вкусное, деликатесное мясо, но и раковины (сепионы), которые находят применение в фармакологии, парфюмерии, ювелирном деле, а также в птицеводстве и животноводстве в качестве сырья для богатой кальцием муки. В 1954 году из одного Туниса было экспортировано 170 т сепионов.

В течение 1993–2003 гг. мировой вылов каракатиц колебался от 297,9 до 527,9 тыс. т. Вылов *S. officinalis* составил не более 5–10%. Половину мирового вылова приходится на долю Китая (118,5–310,1 тыс. т).

• Отряд Teuthida (кальмары)

Отряд состоит из двух подотрядов: Myopsida (прибрежные, неритические кальмары — см. рис. 41 А) и Oegopsida (океанические кальмары — см. рис. 41 Б–Д).

Длина мантии варьируется от 2–2,5 см (*Pickfordiateuthis pulchella* из Myopsida, *Pterigioteuthis giardi* из Oegopsida) до 5 м (*Architeuthis dux*) при общей длине с щупальцами до 18 м и массой предположительно до 1 т. В состав Myopsida входят два семейства с восемью родами и 45–54 видами, а Oegopsida — 23 семейства, 77–81 род и 193–226 видов.

Кальмары, как и все прочие головоногие моллюски, относятся к важнейшим объектам морского промысла. В 2001 году их вылов (3,3 млн т) оценивался в 5 млрд долларов, занимая в стоимостном выражении пятое место среди других групп морских промысловых животных. Мировой улов головоногих включает кальмаров (в 1991–2003 гг. 67–76%), каракатиц (7,8–15,9%) и осьминогов (7,9–16,3%). Основная часть вылова добывается в северо-западной части Тихого океана. В течение последних 50 лет мировой промысел головоногих развивался динамично. Вылов их вырос за это время в 5 раз. Превышение уровня вылова в 1 млн т произошло в 1962 году (устойчиво он стал выше этой величины с 1968 года), в 2 млн т — в 1987 и в 3 млн т — в 1996 году. В 1999–2003 гг. он находился в пределах 3,1–3,6 млн т.

Из Myopsida объектами промысла служат все виды семейства Loliginidae, а из Oegopsida — в сравнительно небольших количествах Gonatidae (*Berryteuthis magister* — российский Дальний Восток), Onychoteuthidae (*Onichoteuthis banksi borealijaponicus*), Thysanoteuthidae (*Thysanoteuthis rhombus*) и Enoploteuthidae (*Watasenia scintillans*). Но основу миового промысла кальмаров составляют представители семейства Ommastrephidae. Современный вылов оммастрефид составляет около 1,5–2,2 млн т. Общая биомасса этих кальмаров оценивается величиной около 55 млн т при годовой продукции около 400 млн т, а их промысловый потенциал — около 6–9 млн т. Из них на долю почти не затронутых промыслом океанических видов приходится около 60–70%.

Как и все остальные головоногие, кальмары — монотицикличные животные. Они нерестятся единственный раз в жизни и потом погибают. В качестве примера можно выбрать один из наиболее важных промысловых видов Атлантического океана: аргентинского кальмара (*Illex argentinus*), вылов которого в период с 1993 по 2003 год колебался от 511 до 1,144 тыс. т.

Это моноцикличное животное с одногодичным жизненным циклом. Соответственно ежегодно все население аргентинского кальмара полностью обновляется. Самцы и самки участвуют в единственном нерестовом сезоне. Длина мантии взрослых половозрелых самцов находится в пределах 14–32 см и самок 15–42 см. Репродуктивная часть видового ареала (районы нереста) этого вида расположена на шельфе Патагонии от 25–30° до 45–47° ю. ш. и в зоне материкового склона от 28–30° до 36° ю. ш. Нагульные области ареала (районы активного питания и роста кальмаров) вида находятся в водах шельфа южнее 45° ю. ш., а на материковом склоне — южнее 36° ю. ш., а также в прилегающих открытых водах океана. Океанические воды между 35–40° ю. ш. западнее 45–50° з. д., по-видимому, служат стерильной зоной выселения (здесь кальмары могут жить, находят себе пищу, но не могут размножаться). Размеры яиц *I. argentinus* относительно мелкие — 0,9–1,1 мм, а плодовитость колеблется от 70–150 тыс. ооцитов у зрелых самок с длиной мантии 18–24 см до 700–1200 тыс. у самок длиной 32–38 см. Размеры и количество продуцируемых самцами сперматофоров колеблются в пределах 16–36 мм (10–15% длины мантии), а количество — от 300–600 при длине мантии 16–22 см до 1200–1600 при 28–36 см. При спаривании самцы переносят самке от 10 до 50 сперматофоров. Спариваются только преднерестовые самки незадолго до нереста и нерестовые в процессе нереста. Сперматанги (мешки с семенем, выбрасываемые из сперматофоров) пучками прикрепляются на внутренней стенке мантии у отверстий яйцеводов. Нерест многопорционный: каждая самок в течение месяца откладывает несколько порций яиц. В этот период кальмары не питаются и, формируя новые порции половых продуктов, существуют за счет запасенных в печени и мантии энергетических

резервов. Эмбриональное развитие происходит в объемистых яйцевых кладках с нейтральной плавучестью. Продолжительность эмбриогенеза при температуре 14–18 °С длится 6–7 суток. Новорожденные личинки, имеющие длину мантии 0,9–1,2 мм, поднимаются в приповерхностные слои воды, где и проходит личиночное развитие.

Огромные биомасса и величина продукции кальмаров из семейства Ommastrephidae обусловили их особую роль в Мировом океане. Семейство включает 21 вид мелких (длина мантии 5–12 см) и, в основном, среднеразмерных (15–50 см) и крупных (50–100 см) кальмаров. Они населяют почти всю акваторию Мирового океана от Субарктики до Субантарктики и от поверхности до глубин 1000–2000 м. Для них характерны моноциклия, короткий жизненный цикл (6–12 месяцев) и высочайшие скорости роста (до 5–30 кг за год). Биомасса оммастрефид составляет около 45–70 млн т (в среднем ~55 млн т), годовая продукция (то есть прирост биомассы в течение года) — 318–476 млн т (~400 млн т). За год все оммастрефиды потребляют 820–1277 млн т (~1 млрд т) пищи. В онтогенезе, по мере увеличения размеров тела, большинство оммастрефид как бы «пронизывают» большую часть трофической пирамиды, последовательно занимая субниши от консументов II–III до консументов IV–VI порядков и, соответственно, меняют спектр своих пищевых организмов, врагов и паразитов. Для них характерны весьма протяженные суточные вертикальные (от 100–500 до 1500–2000 м) и особенно онтогенетические горизонтальные миграции параллельно (до 1000–1500 миль) и перпендикулярно (батические миграции) побережьям. У большинства видов места нереста и активного питания (нагула) пространственно разобщены. В процессе таких миграций они пересекают границы различных климатических зон и экосистем, благодаря этому осуществляя перенос энергии и вещества в огромных масштабах. Поэтому оммастрефидные кальмары, вместе с другими активными нектонными мигрантами (тунцы, дельфины и тому подобное), играют роль одного из важнейших элементов «жесткого каркаса» высокоподвижных хищников, объединяющих локальные экосистемы в экосистемы более высокого ранга и, в конечном счете, в океаносферу в целом. От них во многом зависит сохранение стабильности сообществ, членами которых они являются.

Оммастрефиды — чемпионы среди нектонных животных по скорости и масштабам трансформации вещества, энергии и биогенной миграции химических элементов. В отсутствие этих ключевых хищников скорости потоков вещества и энергии в экосистемах замедляются. После единственного нереста они погибают, становясь добычей хищников. Тела особей, не попавших в их желудки, достигают дна. В результате этого в районах их нереста оммастрефидные кальмары становятся важнейшим, а иногда и главным источником органики для донных сообществ. Это, например, определяет «лицо» донных сообществ такого моря, как Охотское, где обитает кальмар *Berryteuthis magister*.

Благодаря уникальному сочетанию таких свойств, как высокие величины численности, биомассы, продукции, потребления пищи и общего метаболизма, очень высокий уровень активного обмена, короткий жизненный цикл и большое разнообразие трофических связей, оммастрефидные кальмары играют в экосистеме Мирового океана роль «ускорителей» биогеоценотических процессов, своеобразных «экосистемных катализаторов».

• Отряд Vampyromorpha

В состав отряда входит единственный вид *Vampyromorpha infernalis* (см. рис. 41 А, Б). Это животные средних размеров (общая длина до 37,5 см, длина мантии 11–13 см). Ткани студенистой консистенции. Ширококоническая мантия сращена на затылке с широкой головой так, что шейного перехвата нет. Имеются два весловидных плавника в ее задней части мантии. Восемь недлинных рук, соединенных

глубокой перепонкой (умбреллой), несут один ряд присосок. Присоски без хитиновых колец. По обе стороны присосок тянутся два ряда коротких усиков. Концы рук тонкие, оттянутые, без присосок. Вместо щупалец, характерных для каракатиц и кальмаров, имеется пара тонких, нитевидных чувствительных филаментов, которые могут полностью втягиваться в специальные карманы. Это органы осязания. Два крупных фасеточных сложных фотофора располагаются позади плавников, а по поверхности мантии разбросано множество микроскопических фотофоров. Окраска тела, головы и наружной стороны рук темно-пурпурная. Внутренняя сторона рук бархатисто-черная.

Это тропическо-субтропический батипелагический, опускающийся в абиссопелагиаль вид. Обитает главным образом на глубинах 700–1500 м, но может подниматься до 300–500 м. Нестайные животные, не совершающие вертикальных перемещений. Плавают, вероятно, вниз головой.

- **Отряд Octopoda – осьминоги**

Размеры тела от 10 мм (длина мантии самца калифорнийского осьминога *Octopus micropyrsus*; общая длина 4–5 см) до 9,6 м (общая длина гигантского осьминога *Enteroctopus dofleini* при массе тела 270 кг).

Отряд состоит из двух подотрядов: Cirrata (плавниковые — см. рис. 42 В, Г) и Incirrata (настоящие осьминоги), в которые входят 11 семейств, около 40 родов, примерно 200 видов (см. рис. 42 Д–Ж).

Тело может быть плотным, мускулистым у прибрежных видов или мягким, студенистым, даже желеобразным у глубоководных видов. Мантия обычно мешковидная, на затылке широко срастается с головой. Поверхность мантии гладкая или с разного рода бугорками, бородавочками, усиками (часто над глазами). Плавники имеются (одна пара) или отсутствуют. Глаза обычно крупные, с замкнутой роговицей, с веками или без них. Всегда восемь рук. Присоски в один или два ряда, обычно уплощенные, всегда без хитиновых колец. Руки часто соединены перепонкой — умбреллой; у форм с глубокой умбреллой она играет роль движителя (медузоидный способ движения).

Радула, зоб, задние слюнные железы и чернильный мешок обычно хорошо развиты, различного строения. Яйца от очень маленьких до очень крупных, удлиненные и снабженные стебельком. У донных форм они откладываются на дно, самки некоторых осьминогов охраняют яйца и ухаживают за ними вплоть до вылупления всех личинок. Яйца пелагических осьминогов либо развиваются внутри тела самки (яйцеживорождение), либо самка носит их на себе, или они откладываются в воду, сплетенные стебельками в кучки. Инкубационный период обычно длительный. Развитие прямое или со стадией пелагической личинки. Личинки похожи на взрослых особей.

Донные, придонные или пелагические животные, обитают от литорали и эпипелагиали до абиссали и абиссопелагиали. Распространены от Арктики до Антарктики. Как правило, это одиночные животные, активные в сумерках или ночью. Планктофаги, бентофаги или хищники.

Один из наиболее известных осьминогов — упоминавшийся выше гигантский осьминог *Enteroctopus dofleini*. Он обитает в северной части Тихого океана до Калифорнии, включая Охотское и Японское моря, побережья Командор, Камчатки, Курил. Живет этот вид от приливо-отливной зоны до глубины как минимум 750 м. *E. dofleini* могут жить на иле и песке, но предпочитают скалы, валуны, россыпи камней, где удобно строить норы. Это одиночное, необщительное животное. Свою нору осьминоги охраняют, содержат в чистоте («подметают» струей воды из воронки); пищевые отходы — раковины моллюсков, панцири крабов, кости рыб — складывают снаружи, в «мусорную кучу» вблизи входа. У каждого осьминога — свой охотничий участок (в среднем 250 м^2). Питается двустворчатыми, реже брюхоногими моллюсками, крабами,

креветками, рыбой, иногда иглокожими. Крабов (самая любимая пища) и креветок осьминог кусает обычно в место сочленения груди с брюшком и впрыскивает в место укуса ядовитую слюну. Раковины моллюсков, как правило, просверливает центральным зубом радулы и впускает слюну в образовавшуюся дырочку. Слюна — выделение задних слюнных желез (у осьминога их две пары) — содержит целый набор биологически активных веществ, в том числе ядов и пищеварительных ферментов. Один из ядов растворяет места прикрепления мышц к раковине моллюска или скелету ракообразного — добыча хотя и жива, но парализована. Осьминог не прожорлив. Суточный рацион взрослых животных в природе всего 1,2–1,4 % веса тела или немного больше.

В прибрежных водах *E. dofleini* созревают при длине мантии около 20 см, самцы при этом весят примерно 7 кг, самки 10 кг. Обычный вес половозрелых самцов 10–15, самок 15–20 кг. Соотношение самок и самцов приблизительно равное. Спаривание происходит обычно осенью (октябрь—декабрь), во время миграций к берегам или уже в прибрежной зоне. Самец спаривается обычно с самкой крупнее себя. Он демонстрирует ей огромные присоски в середине рук. Это — признак зрелого самца, означающий: «Не ешь меня, я — самец!». С помощью гектокотиля он один за другим просовывает ей в воронку два сперматофора. Сперматофоры гигантского осьминога крупнее, чем у всех других осьминогов (см. выше), в 3–4 раза больше длины мантии самца. Процесс спаривания, длящийся у обычных осьминогов несколько секунд, максимум пару минут, здесь продолжается 2–4 часа. В одном сперматофоре содержится до 37 млрд сперматозоидов. В расположенном внутри мантии мужском половом органе крупного самца 8–10 свернутых сперматофоров, так что он может спариваться с несколькими самками последовательно.

Между спариванием и откладкой яиц проходит до полутора месяцев. Нерест круглогодичный, обычно в холодную половину года. Перед нерестом самка полностью и навсегда прекращает питаться: у нее перестают вырабатываться пищеварительные ферменты. Это очень полезная адаптация, защищающая отложенные яйца от поедания самкой. Самка выбирает просторную нору, очищает ее и откладывает там яйца. Они овальные, стебельчатые, длина после откладки 6 мм (с рисовое зернышко). Самка сплетает стебельки яиц вместе и склеивает их специальным быстро застывающим в воде клеем (его выделяет особая железа на яйцеводах), так что образуется длинный шнур из 150–250 яиц. До 300–350 таких шнуров она приклеивает этим же клеем к потолку норы. Всего в кладке бывает от 20–30 до 75–100 тыс. яиц. Она может весить больше 2 кг.

Самка *E. dofleini* постоянно находится при яйцах, перебирает их, омывает струей воды из воронки, очищает от плесени и охраняет от врагов. Продолжительность инкубации в умеренно теплых водах у Северо-Запада США и Западной Канады 5–7 месяцев, в Беринговом море до 1,5–2 лет. Полтора-два года самка голодает. Почти сразу после вылупления осьминожат самка, истощенная длительным голоданием, погибает. Самец умирает еще раньше, после спаривания. Вероятно, их смерть генетически запрограммирована. Следовательно, размножаются гигантские осьминоги лишь раз в жизни, а живут обычно три года, самые крупные, по-видимому, 4–5 лет.

Из яйца вылупляется планктонная личинка длиной, с руками, 7 мм и весом около 20 мг. У нее 10–15 присосок на каждой руке. Вылупление, как и откладка яиц, происходит ночью. Личинка всплывает к поверхности и некоторое время (от одного до двух-трех месяцев) живет в верхних слоях воды, иногда у самой поверхности. Подрастая, она постепенно погружается и в возрасте 1,5–3 месяцев при длине около 5 см и массе 3–5 г опускается на дно. На дне молодой осьминог первое время норы не строит, а закапывается в гравий или прячется в пустой раковине. Растут осьминоги быстро. К концу первого года жизни масса осьминога достигает 100–130 г, второго — 1–2 кг, третьего — до 10 кг.

Гигантские осьминоги очень вкусны и служат предметом промысла в Северной Японии, КНДР и Южной Корее. Годовой улов на Хоккайдо около 20 тыс. т. Ловят их в прибрежье и на шельфе специальными ловушками типа верши, глиняными (керамическими) горшками, крючковой снастью, реже — тралом, вместе с рыбой. Горшки для лова осьминогов похожи на обычные крынки, но с отверстием в днище, как у цветочных горшков. Их нанизывают по нескольку десятков на веревку с грузилами, якорьком на одном конце и вешкой на другом и выставляют на ночь там, где водятся осьминоги. Для молодого осьминога горшок — превосходное убежище, он залезает туда немедленно и не покидает ее, даже будучи поднятым на палубу. Через дырочку осьминога щекочут лучинкой — и он пулей вылетает наружу.

Некоторые виды семейства Octopodidae имеют большое промысловое значение. Общий вылов осьминогов в течение 1993–2003 гг колебался от 205,2 до 295,4 тыс. т.

≡Тип Dinophila≡

□ Класс Dinophillida

Размеры тела до 2 мм. У некоторых видов различима внешняя сегментация. Простомиум без придатков. Имеются реснички на всех или только на передних «сегментах», охватывающие их кольцами или полукольцами, или в виде вентральной ресничной полоски. Например, у *Dinophilus taeniatus* насчитывают 5–6 «сегментов» и 10–12 ресничных колец. Параподии и щетинки отсутствуют полностью. Хоботок обычно вывернут, без «челюстных» придатков. Целом в виде полости гонад. Экскреторная система, если имеется, протонефридий. Раздельнополые. У самцов иногда развит совокупительный аппарат (рис. 48).

Покровы представлены мерцательным эпителием как уже выше упоминалось, в виде 5–6-и пар ресничных поясков, а также вентральной мерцательной полоской (рис. 49 Г). Она тянется от околоротовой области, ресничный покров которой переходит в мерцательный эпителий ротовой полости и передней кишки. Полоска тянется до оттянутого в виде хвостика заднего отдела тела, также одетого мерцательным эпителием. С полоской связаны ресничные кольца. По всему телу, кроме этого, разбросаны в качестве сенсилл пучки ресничек и отдельные жгутики.

Апикальная поверхность эпидермиса несет многочисленные микровилли, которые терминально грибовидно расширены, образуя почти сплошную поверхность. Между этой своеобразной кровлей и поверхностью эпидермиса располагается тонковолокнистая субстанция, уплотненная снаружи. Эта структура подобна покровам аннелид, эпидермальные клетки которых тоже образуют многочисленные ультрамикроскопические выпячивания — микровилли, но проникающие сквозь поры решетки фибрилл и отчасти даже возвышающиеся над поверхностью кутикулы. Они одевают все тело, включая и области с ресничным эпителием, которые также не лишены микровиллей. Покровы динофилид напоминают недоразвитые, частично редуцированные покровы кольчатых червей (рис. 49 Г). Правда, Ю. В. Мамкаев считает, что это, напротив, начальная стадия формирования кутикулы («прокутикула»).

Между эпидермисом и подстилающими клетками лежит базальная мембрана мукополисахаридной природы.

Кожная мускулатура всегда лежит субэпителиально, под базальной мембраной (рис. 49 В). Она представлена кольцевыми и продольными мышечными волокнами. И те и другие не образуют сплошных слоев, разрознены или образуют отдельные пучки. Два наиболее развитых пучка проходят вдоль вентральной стороны тела рядом с главными нервными стволами. По бокам тела и дорсально продольные мышцы редкие и тонкие. Кольцевая мускулатура сопровождает, в основном, ресничные полоски. Ее волокна лежат непосредственно под базальной мембраной.

Продольные волокна тоже могут контактировать с последней, но, как правило, отделены от нее или кольцевыми волокнами, или паренхимными клетками.

Нервные стволы залегают интраэпителиально (рис. 49 В, Г). Базальная мембрана отделяет их вместе с эпидермисом от нижележащих тканей. Существуют пара главных (вентролатеральных) стволов, тянущихся в виде правильных ломаных линий, и дополнительные стволы: вентромедиальный, пара латеральных и пара дорсолатеральных (рис. 49 А). По ходу главных стволов лежат тесно прилегающие к ним нервные клетки. Они распределены неравномерно, но на всем протяжении этих стволов, не образуя регулярно расположенных ганглиоподобных скоплений. Продольные стволы соединены между собой комиссурами. Головные ганглии лежат в головной лопасти. Имеется глоточное и каудальное нервные кольца.

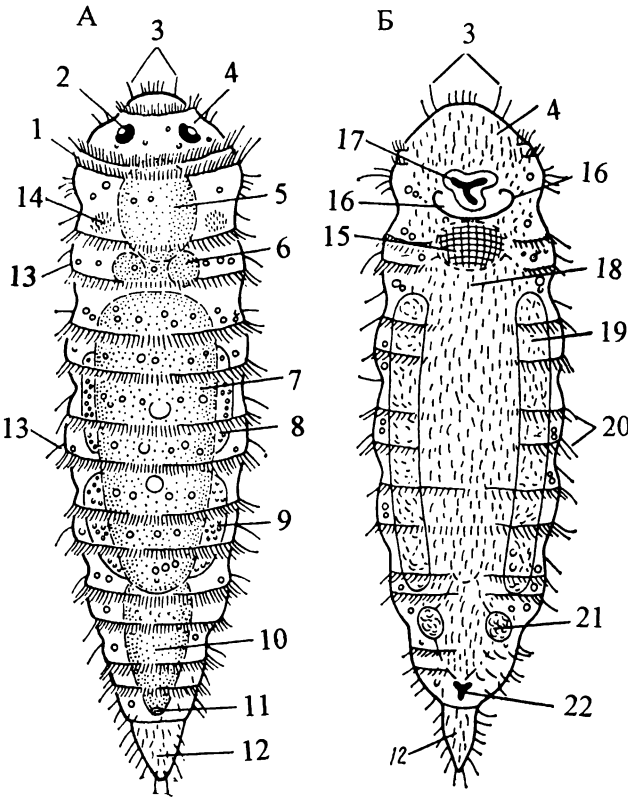


Рис. 48. Внешнее строение *Dinophilus vorticoides* (Иванов с соавт., 1983):
А — самка со спинной стороны; Б — самец с брюшной стороны; *1* — преоральный ресничный поясок; *2* — глаз; *3* — апикальные осязательные волоски; *4* — простомиум; *5* — глоточный карман; *6* — слюнные железы; *7* — средняя кишка; *8* — передний яичник; *9* — задний яичник; *10* — задняя кишка; *11* — анальное отверстие; *12* — нигидий; *13* — хромофильные железы; *14* — нухальный орган; *15* — язычок; *16* — отверстие глоточного кармана; *17* — ротовое отверстие; *18* — брюшная ресничная полоска; *19* — семенник; *20* — пояски III сегмента; *21* — семенной пузырек; *22* — половое отверстие

Динофилусы имеют два церебральных глазка, погруженных в мозг на глубину 1–3 мкм (см. рис. 48). Каждый из них образован тремя клетками: одной опорной и двумя фоторецепторными. Опорная клетка сферической формы, цитоплазма ее богата пигментыми гранулами, образующими так называемый пигментный бокал. Остальная часть цитоплазмы прозрачна и служит линзой. В полости опорной клетки лежат рецепторные окончания. Фоторецепторные клетки расположены снаружи супротивно и подходят к опорной со стороны ее базальной части, вентрально. Их дендриты прободают опорную клетку на границе ее пигментированной и безпигментной («линзы») зон. Рецепторная часть образует так называемое конусовидное тело, от которого отходят прямые микровилли (рабдом).

Экскреторная система в виде шести пар протонефридиев (рис. 49 В), которые располагаются и открываются наружу вентролатерально. Сосуды протонефридиев фактически представляют собой расширенный просвет между боковыми стенками двух лежащих рядом клеток.

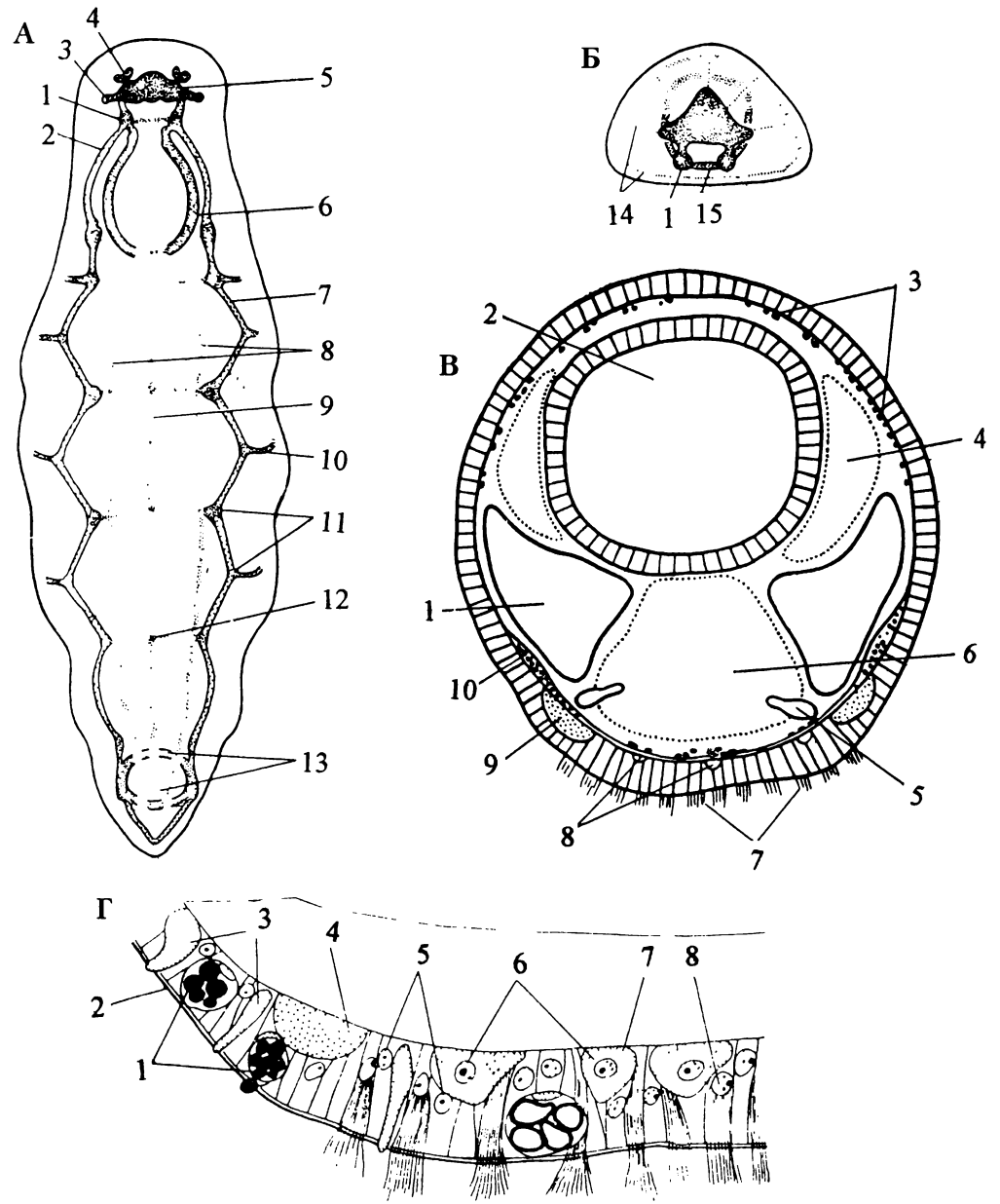


Рис. 49. Внутреннее строение *Dinophilus vorticoides* (Иванов с соавт., 1983):
А — схема нервной системы, вид с брюшной стороны; Б — то же, вид спереди; *1* — глоточный ганглий; *2* и *6* — окологлоточный и глоточный коннективы; *3* — боковой нерв; *4* — глаз; *5* — мозг; *7* и *8* — брюшной и дополнительные нервные стволы; *9* — медиальный брюшной ствол; *10* — спинной нерв; *11* — ганглии; *12* — коммисура; *13* — нервное кольцо; *14* — чувствительная нервная сеть; *15* — глоточная комиссура; В — схема поперечного разреза в средней части тела: *1* — семенник; *2* — кишечник; *3, 10* — продольные мускульные волокна; *4* — боковой мешок целома; *5* — протонефридий; *6* — брюшной мешок; *7* — брюшная мерцательная полоска; *8* — добавочные нервные стволы; *9* — брюшной нервный ствол; Г — поперечный разрез через покровы в латеровентральной области туловища: *1* — хромофильные железы; *2* — «прокутикула»; *3* — слизистые железы; *4* — брюшной нервный ствол; *5* — ядра; *6* — базальные клетки; *7* — базальная мембрана; *8* — мерцательная клетка

Между стенкой тела и кишечником могут располагаться или крупные паренхимные клетки или полость тела. Полагают, что первичная полость образуется в результате разрушения клеток паренхимы. Главная функция паренхимы — накопление запасных питательных веществ, которые расходуются во время нахождения динофилюсов в инцистированном состоянии. Полость тела, получающаяся в результате разрушения клеток паренхимы, считают схизоцелем. Это более или менее правильные пространства, прилегающие к кишечнику и не контактирующие со стенкой тела. Возможно, они гомологичны кровеносным лакунам аннелид и выполняют трофическую функцию, доставшуюся им от редуцированной кровеносной системы.

У динофилид имеется сквозной пищеварительный тракт, подразделяющийся на переднюю, среднюю и заднюю кишку. Передняя кишка начинается своеобразным ротовым аппаратом. Рот окружен подвижными кожными складками. С боков и сзади рот ограничен подковообразным валиком — подобием нижней губы. Существенный элемент ротового аппарата — плотный, резко очерченный выступ, своеобразный язык. Он располагается в специальном кармане, прилегающем к задней стенке ротовой полости. Рот имеет серповидную или V-образную форму. Его стенки способны выпячиваться.

Средняя кишка у живых особей желтая до оранжевой из-за липидных включений, находящихся в цитоплазме кишечного эпителия. Задняя кишка не окрашена. Она выстлана ресничным эпителием с густо сидящими активными ресничками. Реснички средней кишки сидят значительно реже и менее подвижны. Эпителий средней кишки обнаруживает базальную мембрану, отграничивающую ее от паренхимы или первичной полости тела. Между базальной мембраной и гастродермисом можно обнаружить отдельные мышечные волокна, идущие как в продольном, так и в поперечном направлениях. Можно предположить, что это дериваты мускулатуры мезентерия кольчатых червей, полностью исчезнувшего у динофилид.

Динофилиды раздельнополы. У самцов имеется пара вытянутых семенников, располагающихся по бокам тела вентральнее кишечника. Между ними, в вентральной полости, находится масса зрелых сперматозоидов. У живых заметны два таких скопления — переднее и заднее, как бы соединяющих между собой гонады. Они образуют изогнутые пучки. Позади семенников лежат овальные или слегка вытянутые семенные пузырьки, в которых извитые сперматозоиды образуют плотный клубок. Семенники и полость со сперматозоидами лишены стенок, то есть гонады лежат непосредственно в полости тела. Зато семенные пузыри снабжены стенками, которые вентрально и сзади несут реснички. Там начинается короткий ресничный проток, ведущий к совокупительному органу. Это мускулистый пенис грушевидной формы, который лежит в небольшом атриуме (углублении). На вершине сосочка пениса открываются железы с игловидным секретом.

Репродуктивная система самки состоит из двух пар удлиненно-овальных яичников и обширной вентральной полости, в которой находится семя партнера, а позднее созревают яйца. Полость расположена между яичниками и позади них, заходя в латеральные области тела. Яичник имеет стенку, состоящую из двух слоев клеток с базальной мембраной между ними. Полость между яичниками ограничена с боков внутренней двуслойной стенкой яичника, а вентральная и дорсальные стенки полости ограничены тонким слоем цитоплазмы, лишенным базальной пластинки и ядер. Следовательно, это выросты цитоплазмы клеток из наружной стенки яичника. Полагают, что образованная таким образом полость репродуктивной системы представляет собой целом, сходный по своему строению с целомом моллюсков, то есть дериват единственной пары целомических мешков.

Преимущественно обитатели инстерстициали песчаных грунтов. Некоторые виды способны инцистироваться и в таком состоянии переживать неблагоприятные периоды жизни. *Dinophilus gyrociliatus* имеет карликовых самцов, лишенных пищеварительной системы, которые спариваются с самками уже в яйцевом коконе, формируемым ею. Самки откладывают яйца двух разновидностей: относительно крупные, из которых вылупляются самки, и более мелкие, из которых развиваются самцы. Это говорит о возможности существования у этого вида партеногенеза в определенных условиях.

В состав типа входит единственное семейство Dinophillidae с четырьмя родами.

≡Тип Sipuncula≡

В отличие от всем известных моллюсков черви из типа Sipuncula, или сипункулиды, известны только узким специалистам. Даже большинство зоологов не очень хорошо представляют себе, кто это такие. Сипункулиды — исключительно морские животные, населяющие все зоны морей и океанов от литорали до ультраабиссали. Как правило, они ведут малоподвижный образ жизни, делая ходы в песке, иле, среди ракуши, забираясь в расщелины скал, поры лавы, поселяясь между живых и мертвых кораллов, под плитами разрушающихся рифов, в губках, пустых раковинках и трубках различных морских животных, в морской траве и водорослях. Некоторые виды, как, например, глубоководный *Phascolion lutense*, способны сами строить трубки из ила, скрепляя его частицы специальным секретом.

Сипункулиды — небольшая группа. В нее входят около 320 видов с длиной тела от 1 до 66 см (*Siphonomecus multicinctus*), преобладающая длина 15–30 см. Их план организации сложился под знаком приспособления к жизни в укрытиях или в субстрате. Форма тела сильно изменчива. Они могут быть мешковидными, цилиндрическими, грушевидными, вальковидными, веретеновидными, нитевидными, шаровидными (рис. 50).

Тело червей, лишенное придатков (в виде конечностей), подразделяется на два отдела: вздутое туловище и узкий цилиндрический хобот или интроверт, на конце которого лежит ротовое отверстие, и который как палец перчатки может быть ввернут в туловище (рис. 51). Граница между ними проходит по месту расположения ануса. Интроверт не придаток тела и не может считаться настоящим хоботком. Он достигает в растянутом состоянии, у соответствующих видов, от половины до десятикратной длины туловища. Туловище и интроверт нерезко отделены друг от друга. Рот на вершине интроверта снабжен одним или более щупальцами, иногда щупальца сильно разветвлены (см. рис. 51). У Phascolomatidae рот лежит вне венчика щупальцев. У *Sipunculus* щупальца заменены дольчатой кольцевой складкой. Щупальца усажены ресничками. Остальное тело лишено ресничек и щетинок. Передняя часть интроверта может также нести крючки и зубчики. Представители Aspidosiphonidae имеют в передней части туловища круглые или овальные щитки из роговых или известковых пластинок (анальный щиток); кроме того, на конце тела может наблюдаться подобная структура из рогового вещества (каудальный щиток). По средней линии дорсальной стороны тела, сдвинутое далеко вперед, лежит анальное отверстие. У трех видов оно даже сдвинуто вперед до интроверта. На уровне ануса с вентральной стороны лежат парные, реже непарные нефропоры.

Цвет туловища желтый, серый, белый, красный, коричневый, черный. Окраска щупалец желтая, белая, розовая, фиолетовая, зеленая. Считают, что окраска имеет покровительственный характер и зависит от цвета грунта.

Стенка тела у сипункулид образована семью слоями: кутикулой, эпидермисом, собственно кожей, кольцевыми, косыми и продольными мышцами, и перитонеальным эпителием (рис. 52 А). Кутикула — продукт разрушения клеток апикальной части

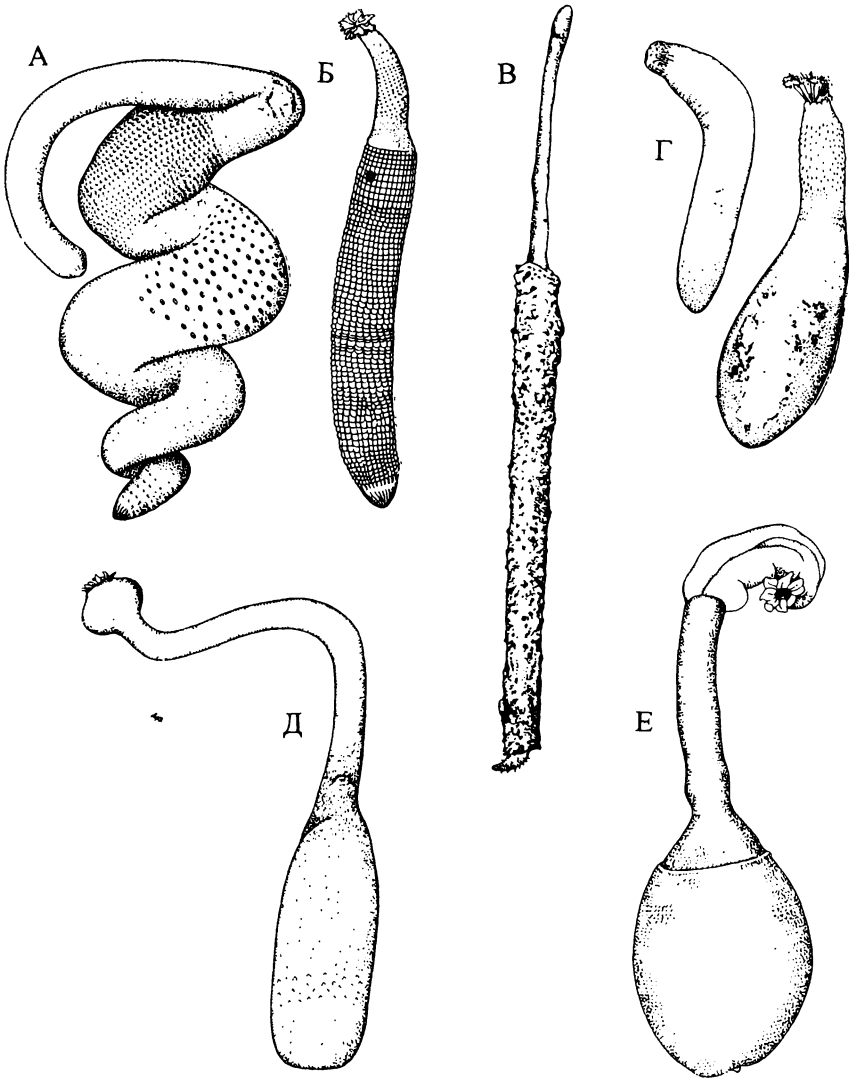


Рис. 50. Внешний вид сипункулид (Мурина, 1977):
А — *Aspidosiphon spinalis*; Б — *Sipunculus nudus*; В — *Golfingia improvisa*; Г — *Themiste blanda*; Д — *Phascolion strombi*; Е — *Onchnesoma squamatum*

эпидермиса. На туловище и особенно на заднем конце тела она толстая, расположена концентрическими слоями. На щупальцах кутикула тонкая, иризирующая у некоторых видов, или отсутствует; здесь имеются многочисленные реснички и извитые микровилли. У многих видов покровы несут конические или полусферические папиллы. на которых обычно открываются большие одно- или многоклеточные железы. Сами железы располагаются в лежащем ниже слое соединительной ткани. Имеются зубцы эпидермального происхождения, направленные назад изогнутые крючки, которые у многих видов находятся на интроверте и служат для закрепления при закапывании. Твердые элементы скелета отсутствуют.

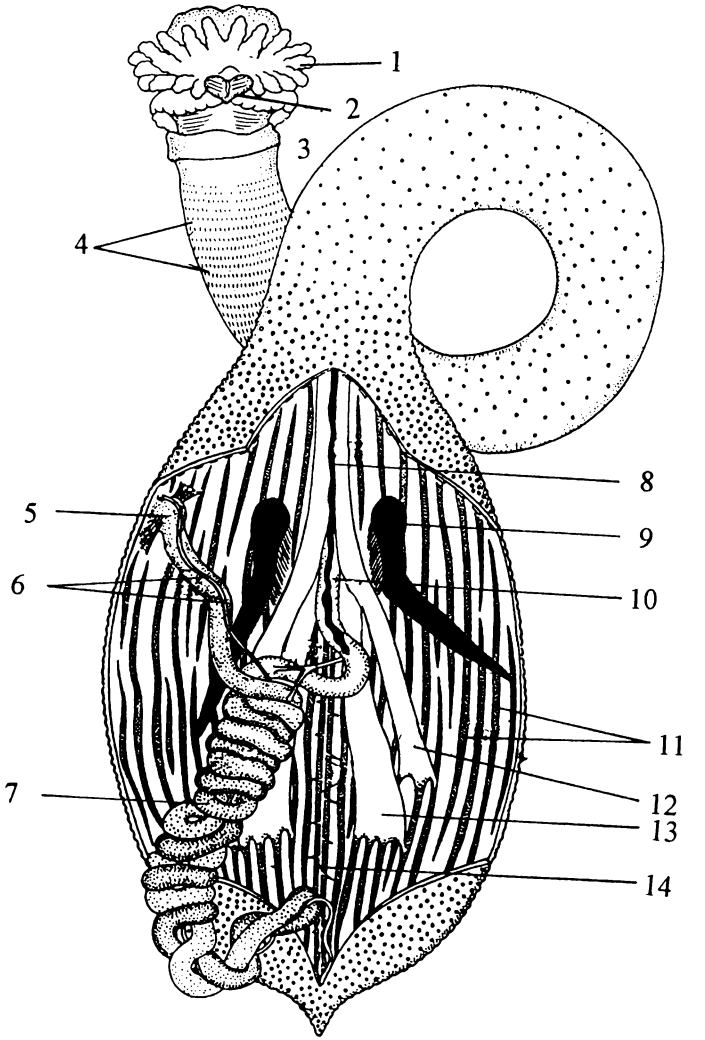


Рис. 51. Внутреннее строение сипункулиды *Phascolosoma agassizi*, вскрытой со спинной стороны (Адрианов с соавт., 2001, с изменениями):
1 – щупальца; *2* – дорсальный нухальный орган; *3* – интроверт; *4* – кольца скалид; *5* – задняя кишка; *6* – веретеновидная мышца; *7* – кишечник; *8* – сократительный (полиев) сосуд; *9* – нефридий; *10* – нищевод; *11* – мускулатура; *12* – дорсальная мышца-ретрактор; *13* – вентральная мышца-ретрактор; *14* – брюшной нервный ствол

На конце хобота располагаются щупальца, которые служат хватательными органами и органами чувств (рис. 52 Б, В). Эпителий их оральной поверхности состоит из крупных ресничных клеток с обильной иннервацией. У основания щупалец имеется мускульное кольцо, в которое входят ретракторы, служащие для втягивания хобота и сокращения туловища. В щупальцах находятся полости, которые переходят в кольцевой синус у основания. Последний сообщается книзу с 1–2 длинными слепыми трубками, которые называют компенсационными мешками, полиевыми сосудами или сократительными каналами. Вся эта анатомическая структура называется полиевой системой (см. ниже). Ее строение в разных таксономических

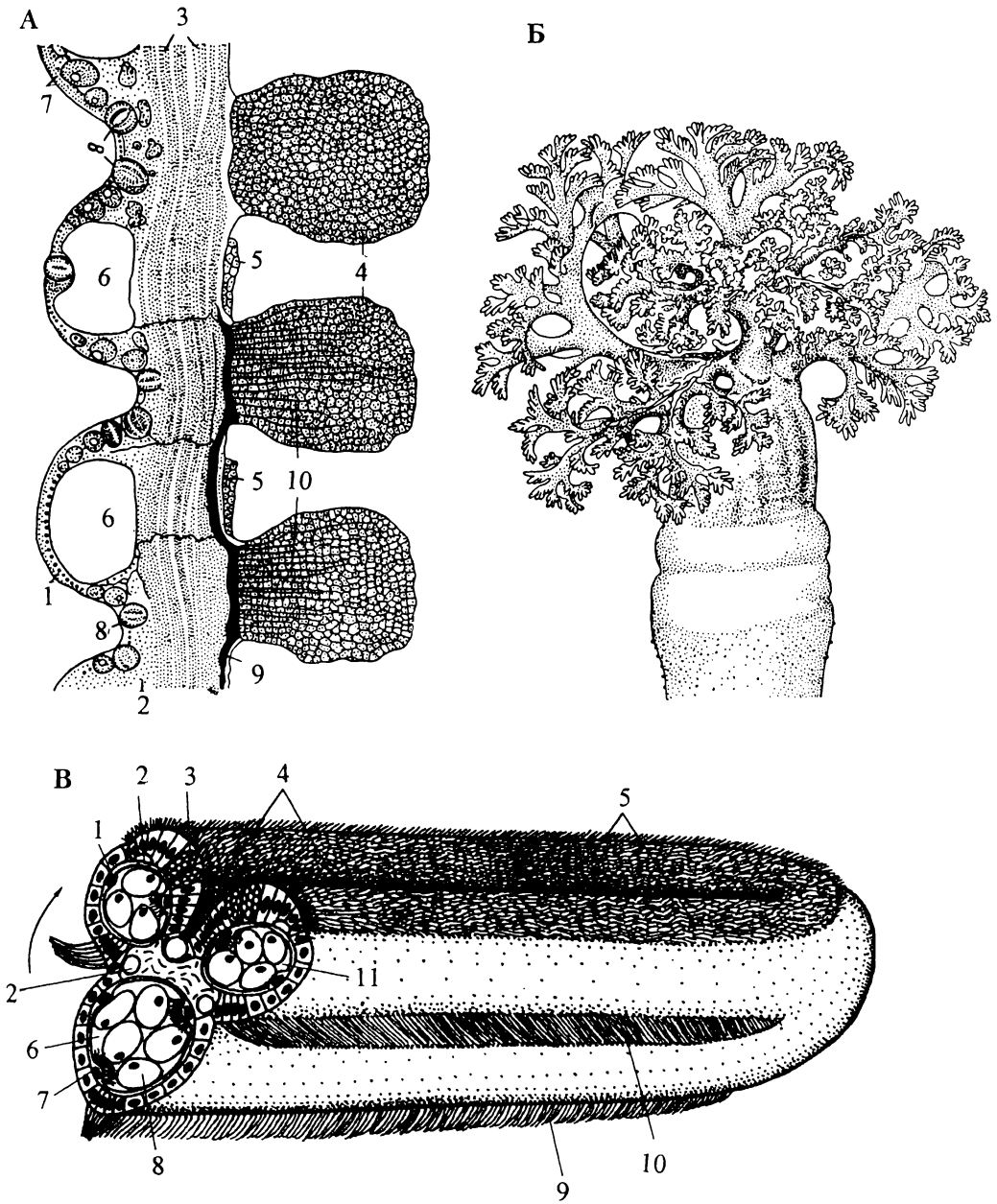


Рис. 52. Строение частей тела сипункулид (А, Б – Мурина, 1977; В – Адрианов с соавт., 2005): А – поперечный разрез через стенку тела *Sipunculus nudus*: *1* – кутикула; *2* - кожа (кутис); *3, 4* и *5* - кольцевая, продольная и косая мускулатура; *6* – продольные целомические каналы; *7* – эпидермис; *8* – одно- и многоклеточные железы эпидермиса; *9* – боковые нервы; *10* – нервные волокна; Б – щупальцевый венчик *Themiste perimeces*; В – схема строения щупальца *Themiste nigra*: *1* – целомический эпителий; *2* - щупальцевые нервы; *3* – железистые клетки; *4* – ресничный желобок щупальца; *5* - оральные реснички щупальца; *6* – аборальный щупальцевый канал; *7* – многоресничная клетка целомического эпителия; *8* – эритроциты; *9* – аборальные реснички щупальца; *10* - боковые реснички щупальца; *11* - оральный щупальцевый канал

группах сипункулид заметно варьируется. У взрослой япономорской сипункулиды *Thysanocardia nigra*, например, корона состоит из 12–20 фестонов с центральной ресничной бороздкой, каждый из которых несет до 14 пар щупалец. В результате общее количество щупалец может достигать 300. На поперечном срезе каждое щупальце имеет трехлопастную форму. Эпителий вогнутой оральной поверхности несет реснички. По обе стороны от ресничного желобка проходят два ряда железистых клеток, выделяющих слизистый секрет. Ряды ресничек тянутся также по выпуклой аборальной и вдоль вогнутых латеральных поверхностей. Реснички аборального ряда гонят частицы от основания щупальца к его вершине. Латеральные реснички забрасывают частицы на оральную сторону щупальца, а оральные реснички гонят частицы к его основанию. Внутри каждого щупальца проходят три целомических канала: два более узких оральных диаметром 30 мкм, и один более широкий аборальный диаметром 40–50 мкм. По оральным каналам целомическая жидкость движется к вершине, а по аборальному — к основанию щупальца (рис. 52 В)

Целом состоит из трех основных отделов: полиевой системы, кожных каналов, которые упоминались выше, и общей полости тела. У взрослых животных она представлена единственной, непарной и несегментированной полостью, в которой можно обнаружит остаток мезентерия, разделявшего первично парный амерный целом. Он развивается из пары первичных мезодермальных клеток, дающих начало парным мезодермальным полоскам. Вся полость тела выстлана перитонеальным ресничным эпителием и содержит в себе ретракторы хобота и органы выделительной, половой и нервной систем. У отдельных видов рода *Siphonosoma* целотелий образует вентрально поперечные складки, которые равномерно выступают как септы в просвет полости тела (см. рис. 51).

Кожные каналы образуются у крупных форм (например, *Sipunculus, Siphonomecus* и др.) под продольными валиками интегумента (рис. 52 А). Они соединяются с полостью тела узенькими отверстиями. Считается, что эти каналы играют важную роль в процессе кожного дыхания, так как их полость отделяется от внешней среды очень тонким в этом месте слоем покровов.

Полиева система полностью отделена от общей полости тела. От ее кольцевого сосуда к каждому щупальцу отходит рукав. Если кольцевой канал и полиева система сокращаются, жидкость нагнетается в щупальца, которые расправляются и вытягиваются. При сокращении мускульных волокон, расположенных в стенках щупальцевого канала, вода устремляется обратно в кольцевой канал и заполняет компенсационный сосуд. Строение полиевой системы ипункулид очень напоминает таковое амбулакральной системы Echinodermata (см. ниже).

Все отделы целома, как и кожные каналы, заполнены стерильной, сильно бактерицидной жидкостью. В ней плавают амебоидные лейкоциты и дисковидные эритроциты, содержащие гемиэритрин, служащий дыхательным пигментом; так называемые прогемоциты отшнуровываются от клеток целотелия и снабжены на ранних стадиях развития ресничками. Кроме того, в целомической полости находятся половые продукты и экскреторные клетки, ресничные урночки (рис. 53). Целомическая жидкость все время перемешивается в результате работы ресничек стенки полости, урночек и вворачиванию и выворачиванию интроверта.

Мускулатура стенки тела представлена кожно-мускульным мешком, который снаружи — внутрь сложен из слоев кольцевых, тонкого слоя косых и продольных мышц (см. рис. 51). У некоторых родов (например, *Sipunculus* и *Siphonomecus*) поперечная мускулатура существует в виде лент, а продольная также образует ленты или пучки. От вершины интроверта к стенке туловища тянутся мышцы-ретракторы, с помощью которых интроверт вворачивается. Первоначально имеются дорсальные и вентральные пары мускулов, но дорсальная пара может исчезать, и у отдельных видов остается лишь единственный ретрактор. Интроверт выворачивается в резуль-

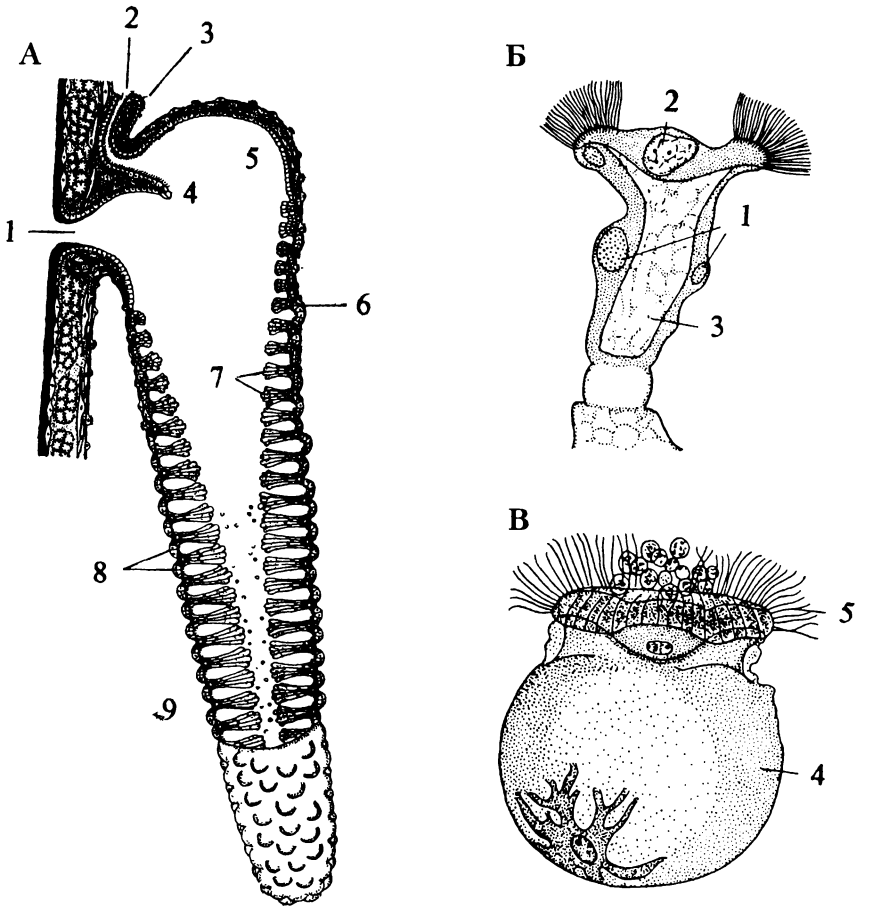


Рис. 53. Экскреторные органы сипункулид (А — Адрианов с соавт., 2002; Б, В — Мурина, 1977):
А — схема строения нефридия *Thysanocardia nigra* (сагиттальный срез): *1* — нефропор; *2* — нефростом; *3* — верхняя губа; *4* — «язык»; *5* — экскреторный мешок; *6* — мультиципарные клетки; *7* — экскреторные пучки; *8* — грушевидные выпячивания; *9* — экскреторная трубка Б и В — прикрепленная (Б) и свободноплавающая (В) урночки *Sipunculus nudus*: *1* — перитонеальные клетки стебелька; *2* — ресничная перитонеальная клетка; *3* — вакуоль; *4* — купол урны; *5* — мерцательный диск, образованный одной клеткой

тате повышения давления жидкости в целомической полости благодаря сокращению кожно-мускульного мешка.

Нервная система устроена просто. На вершине интроверта дорсально от эзофагуса располагается двухлопастной мозг, который парой тонких коннективов соединяется с вентромедиальным, непарным и нерасчлененным брюшным нервным стволом, идущим к концу тела и дающим многочисленные боковые ветви к мускулатуре. Нервный ствол лежит вплотную к перитонеальному эпителию, окруженный соединительной тканью, содержащей продольные мускульные пучки (паранейральную мускулатуру). Нервные клетки располагаются вентрально от нервных стволов. Мозг посылает чувствительные ветви в щупальца и нухальные органы (хеморецепторы) и моторные волокна — к мышцам-ретракторам интроверта.

Органы чувств развиты лишь у отдельных видов. Чувствительные почки находят на туловище и образуют скопления на интроверте; это группы веретеновидных ин-

нервированных клеток, передний конец которых тянется к вершине кутикулярной папиллы или к крошечным отверстиям в кутикуле. На ротовом диске лежит дольчатое скопление ресничных эпителиальных клеток — нухальный орган. Его клетки обильно снабжены нервными волокнами, которые отходят от передней поверхности мозга и, кроме того, там имеются секреторные клетки. Очевидно, этот орган несет комбинированную чувствительно-секреторную функцию. У многих видов две эпидермальных трубочки тянутся до мозга; у их оснований имеется пигмент, так что лежащие здесь чувствительные клетки представляют собой эвертированные светочувствительные органы. У личинок светочувствительными органами служат инвертированные глазные пятна. У представителей Sipunculidae, кроме этого, на передней поверхности мозга имеются группы клеток, образующих нежные пальцевидные придатки, вероятно, имеющие нейросекреторные функции.

Пищеварительная система начинается с глотки (фаринкса) и пищевода (эзофагуса), переходящего в среднюю кишку (см. рис. 51). Ее нисходящая ветвь тянется почти до заднего конца тела; там кишечник изгибается вперед и в виде восходящей ветки идет к анальному отверстию, располагающемуся в передней части туловища. Обе ветви обычно спирально обвиваются вокруг друг друга. У многих видов в терминальном отделе кишечника образуется слепой вырост, так называемый ректальный цекум. От эзофагуса до цекума вдоль средней вентральной линии кишечника тянется мерцательная бороздка, которая создает поток жидкости, движущийся по направлению к анусу. Кишечный эпителий окружен соединительной тканью, над которой лежат мышцы и целомический эпителий. Кишечник подвешен в полости тела с помощью мышц, тянущихся к стенке тела.

Вероятно, в результате миниатюризации, которая характерна для амерных целомат вообще, кровеносная система редуцировалась и ее функции на себя взяла полость тела, жидкость которой содержит дыхательный пигмент гемиэритрин. Специальные органы дыхания также не развиты; газообмен осуществляется через поверхность тела.

В качестве экскреторных органов служат различные структуры. В передней части тела лежит пара метанефридиев (у представителей двух родов имеется лишь единственный метанефридий), которые на уровне анального отверстия открываются на вентральной стороне тела единственным нефропором. Они отличаются по своему строению от классических метанефридий аннелид (см. рис. 53).

Метанефридии, которые у крупной *Sipunculus nudum* достигают 5 см в длину, кроме экскрета выводят наружу половые продукты. Они имеют трубчатую форму. У *Phascolosoma agassizii*, например, длина нефридия варьируется от одной трети у крупных до половины длины туловища у среднеразмерных особей (см. рис. 53). Передняя, или проксимальная часть расширена, образуя тонкостенный экскреторный мешок, который открывается наружу нефропором, а в целомическую полость — ресничной воронкой с нефростомом. Изнутри вход в воронку прикрыт подвижным мускулистым клапаном («языком»), который способен отгибаться внутрь. Он полностью изолирует содержимое мешка от целомической полости и открывается только в нерестовый период, когда через нефростом в полость нефридиального мешка поступают зрелые половые продукты. Экскреторный мешок переходит в более тонкую дистальную часть — экскреторную трубку, свисающую в просвет целомической полости. Внутренняя поверхность нефридия выстлана своеобразно складчатым однослойным эпителием. Эпителиальные клетки дифференцированы на высокие столбчатые клетки, собранные в пучки. Они обращены в полость нефридия. Между ними лежат клетки кубического ресничного эпителия, выстилающие полость грушевидных выпячиваний. Эпителий подостлан сетью из разнонаправленных мускульных волокон, образующих решетку. Они погружены в толстый матрикс из неклеточной ткани основного вещества, богатого коллагеновыми волокнами. Обращенная в сто-

рону целомической полости поверхность нефридия выстлана целотелием, клетки которого называют также подоцитами. Для них характерно наличие длинных гибких отростков, налегающих друг на друга. Благодаря такому строению нефридиальный мешок способен сильно растягиваться.

По своему строению каждое грушевидное выпячивание напоминает отдельный протонефридий, состоящий из нескольких терминальных клеток.

В закрытом состоянии, когда полость нефридия изолирована от целомической полости, осуществляется микрофильтрация экскрета из целомической жидкости через стенку экскреторной трубки нефридия в области грушевидных выпячиваний. Биение ресничек эпителиальных клеток создает ток жидкости в сторону полости трубки, где и накапливается экскрет. Он выводится через нефропору. Следовательно, большую часть времени нефридий сипункулид функционирует как протонефридий. Лишь в репродуктивный период, когда при сокращении «языка» раскрывается отверстие воронки, нефридий начинает функционировать как метанефридий. Вернее, как целомодукт с открытой в полость тела воронкой.

В целомическом эпителии кишечной стенки и полиевых органах находятся высокие, видоизмененные, так называемые хлорагогенные клетки. Они способны захватывать жидкие и твердые экскреты. Когда хлорагогенные клетки целиком наполняются темно-окрашенными зернами экскретов, они выпадают в полость тела. Так, в эпителии целома образуются ресничные урночки (рис. 53 Б, В). Сначала маленькие, почкообразные возвышения, они разрастаются до пузыря, сидящего на стебельке, который несет венчик из ресничек. Ресничные урночки могут отрываться от поверхности эпителия и свободно плавать в полости тела, у *S. nudum* часто тысячами. У этого вида они состоят из большой пузыреобразной клетки и плоских ресничных клеток, имеющих в центральной части секреторную зону, окруженную кольцом из коротких и длинных ресничек. Ресничные клетки окружает шлейф из слизи, склеивающей между собой отмершие кровяные тельца, бактерий и другие посторонние тела и передающей потом все это в пузыревидную клетку. В период острой бактериальной инфекции количество вырабатываемой слизи резко интенсифицируется. Способность урночек улавливать различия между живыми и мертвыми клетками — удивительный феномен. У некоторых видов поверхность урночек содержит также еще и хлорагогенные клетки. Подобные органы известны и у некоторых иглокожих (Echinodermata).

Сипункулиды раздельнополы (за единственным исключением), самцы и самки внешне не различимы. Соотношение полов часто сильно сдвинуто в сторону преобладания самок. Семенники и соответственно яичники лежат в целотелии в виде маленьких извитых поперечных полосок у основания вентральных мускулов-ретракторов, иногда также на всем ретракторе.

Половые клетки в незрелом состоянии выпадают в полость тела и созревают там. Ко времени нереста метанефридии претерпевают некоторые изменения и в таком состоянии выводят половые клетки. Незрелые спермии или яйцеклетки наружу не выводятся. Оплодотворение происходит в воде. *Themiste pyroides*, живущий под камнями у калифорнийского побережья, в репродуктивный период часто собирается огромными массами, чтобы лучше гарантировать успешность оплодотворения. По меньшей мере два вида могут размножаться бесполым путем благодаря поперечному делению.

Golfingia minuta — гермафродит. У этого вида гонада функционирует как яичник, в котором латеральные части продуцируют также спермии. Яйца и спермии развиваются одновременно. Относительно богатые желтком оплодотворенные яйца гольфингии откладывают на места обитания взрослых (каменистые площадки, затянутые песком). Этот вид перешел практически к прямому развитию, тогда как другие сипункулиды часто имеют пелагическую личиночную стадию развития.

У некоторых форм развивается планктотрофная пелагическая личинка пелагосфера. Когда после более или менее длительного периода пелагической жизни пелагосфера переходит к донному образу жизни, она в течение краткого периода времени претерпевает второй метаморфоз и превращается во взрослую особь. У богатых желтком эмбрионов яйцевые оболочки не сбрасываются, а превращаются в покровы личинки. В дальнейшем лецитотрофная личинка тут же садится на субстрат и постепенно, в процессе развития, продолжающегося более недели, превращается во взрослую особь.

По способам добывания пищи сипунклид можно подразделить на две группы. К первой относятся виды, которые заглатывают грунт с помощью мускулистого хоботка и глотки во время движения. Это детритофаги. Ко второй относятся виды, имеющие хорошо развитый щупальцевый аппарат. Они способны активно улавливать взвешенные в воде частицы. Ресничный аппарат щупалец транспортирует частицы вдоль них по направлению к оральному ресничному полю, где они склеиваются выделяемой слизью и заглатываются (см. выше — описание щупальцевого аппарата *Thysanocardia nigra,* то же самое описывают для некоторых видов рода *Themiste*). Некоторые виды способны к хищничеству. В их желудках находят фораминифер, радиолярий, щетинки полихет, раковины моллюсков, остатки ракообразных. Существует описание прямого нападения сипункулид *Golfingia catharine* на полихету *Aphrodite aculeata*. Черви пробуравливают стенку тела полихеты и высасывают ее содержимое. Полагают, что, по крайней мере, 10% всей пищи некоторые сипункулиды могут получать не через рот, а непосредственно из окружающей среды через тонкую стенку тела, усваивая растворенные в грунте аминокислоты, даже если их концентрация в грунте невелика.

Тип Sipuncula подразделяется на четыре семейства с 17 родами.

≡Тип Echiurida≡

Эхиуриды известны шире, чем сипункулиды благодаря удивительным особенностям некоторых видов, о чем будет рассказано ниже. Это тоже морские животные, не переносящие даже небольшое опреснение. В типе примерно 140 видов. В среднем это мелкие животные. Самый крупный вид *Ikeda taenioides* имеет туловище длиной 40 см, а вместе с вытянутым хоботом достигает длины 100 см.

Тело Echiurida состоит из мешковидного или цилиндрического туловища и простомиума очень разной длины (рис. 54). На туловище, у основания простомиума, располагается ротовое отверстие, а на его заднем конце анус. Поверхность тела у большинства видов покрыта бородавкоподобными или закругленными папиллами, чаще всего связанными с железистыми клетками. На переднем и заднем концах туловища папиллы обычно увеличены, они располагаются нерегулярно или регулярно, у *Echiurus* они даже образуют кольца и ложную сегментацию. Непосредственно позади рта на вентральной стороне находятся два щетинконосных кармана, в которых, как у Annelida, располагаются хитиноподобные крючкообразные щетинки. У отдельных видов Bonellidae, прежде всего глубоководных, щетинки отсутствуют, у других представителей этой фамилии они имеются в довольно большом количестве в так называемой генитальной борозде, которая ведет от нефропора к ротовому отверстию. В специальных карманах развиваются сменные щетинки, которые сначала должны достигнуть поверхности тела и потом сменить первоначальные щетинки. Изредка на заднем конце тела образуется кроме этого еще венчик из маленьких щетинок. У представителей рода *Echiurus* имеются два кольца таких щетинок, а у *Urechis* — одно.

Простомиум, называемый также хоботком, лежит перед ротовым отверстием и сильно отличается от туловища. Это лишенный мускулатуры орган, выполняющий трофическую и дыхательную функции. Простомиум может быть часто очень сильно укорочен и расширен, но не втягивается в туловище. У отдельных видов Bonellidae

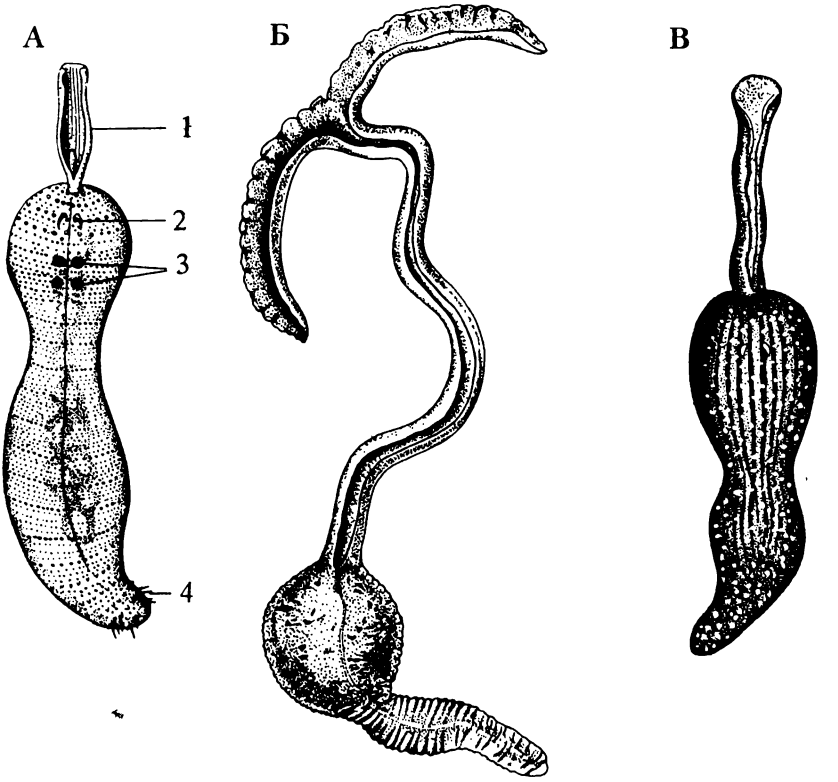


Рис. 54. Тип Echiurida. Внешнее строение (Ливанов, 1940, Kilias, 1993):
А — *Echiurus echiurus*; Б — *Bonelia viridis*; В — *Thalassema baronii*; *1* — хоботок; *2* — щетинки; *3* — нефропоры; *4* — венчик щетинок

хобот на своем дистальном конце разветвляется, образуя два рога. *Urechis*, напротив, имеет короткий лопатовидный простомиум. У большинства видов на вентральной стороне хобот несет ресничную бороздку, которая тянется к ротовому отверстию и служит для транспортировки пищевых частиц.

Покровы — интегумент, образованный железистым эпителием. Он очень богат железами, которые пронзают тонкую кутикулу и подстилающий ее мощный слой соединительной ткани. Зеленая окраска многих видов обусловлена крошечными синезелеными водорослями, которые как симбионты живут в эпидермальных клетках. У *Bonellia* в покровах содержится ядовитое вещество, служащее защитой от хищников. Скелетные элементы отсутствуют. Вторичная полость тела ограничена туловищем и занимает пространство между кишечником и стенкой тела. Она непарная, полностью единая и выстлана целотелием, который покрывает все органы, погруженные в целом. У представителей рода *Echiurus* перед щетинконосными карманами имеется тонкостенная воронковидная диафрагма, которая отделяет вторичную полость тела от первичной, ограниченной самой передней частью туловища и хоботом. В диафрагме имеется отверстие, благодаря чему может происходить постоянный обмен полостной жидкостью. В ней плавают клетки, часть которых содержит красную капельку (гемоглобин). Жидкость приводится в движение благодаря сокращениям туловища.

Мускулатура представлена кожно-мускульным мешком, который лежит под эпидермисом. В нем снаружи — внутрь сменяют друг друга кольцевые, продольные и

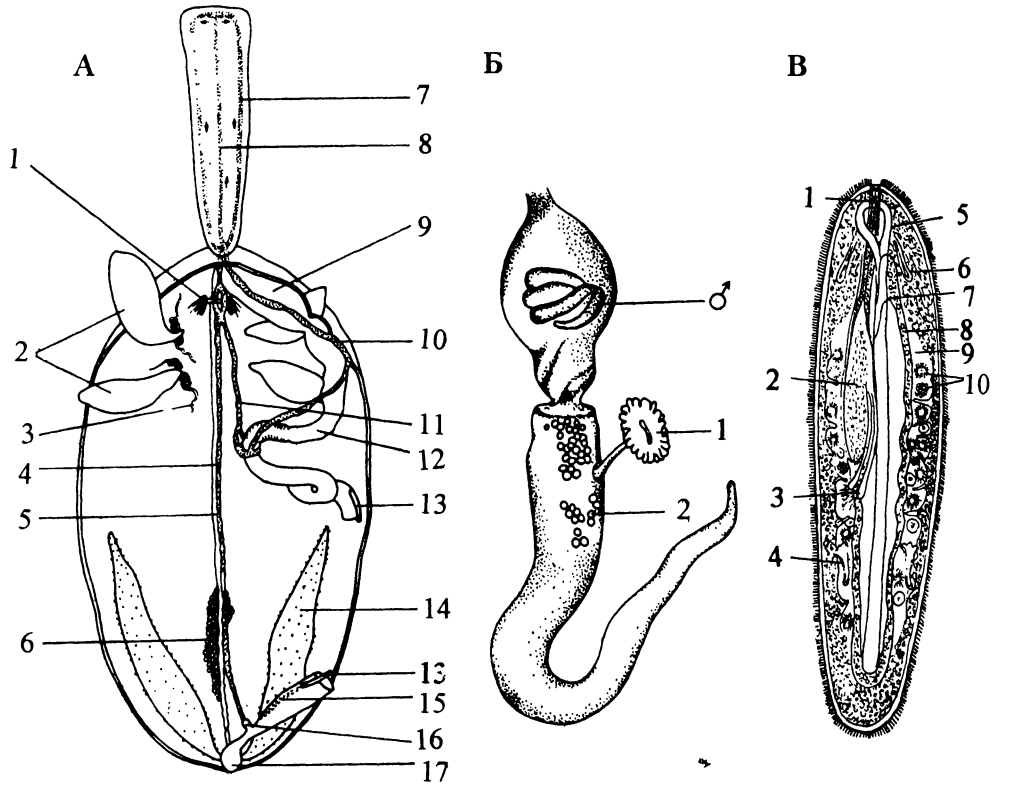


Рис. 55. План организации Echiurida (А, Б – Kilias, 1993; В – Ливанов, 1940):
А – самка: *1* – щетинковые мешки; *2* – метанефридии; *3* – губа нефростома; *4* – вентральный кровеносный сосуд; *5* – нервный ствол; *6* – гонада; *7* – латеральный кровеносный сосуд хоботка; *8* – медиальный кровеносный сосуд хоботка; *9* – фаринкс; *10* – дорсальный кровеносный сосуд; *11* – нейроинтестинальный кровеносный сосуд; *12* – пищевод (эзофагус); *13* – средняя кишка; *14* – анальные придатки; *15* – цекум; *16* – мерцательный желобок; *17* – клоака; Б – метанефридии *Acanthobonelia rollandae* с самцами (♂): *1* – яйца; *2* – нефростом; В – план организации самца *Bonellia viridis*: *1* – проток семенника; *2* – семенник; *3* – ресничная воронка; *4* – метанефридии; *5* – окологлоточное нервное кольцо; *6* – щетинковый мешок; *7* – брюшная нервная цепочка; *8* – средняя кишка с заметной более тонкой дополнительной кишкой; *9* – целом; *10* – спермии на разных этапах развития

косые слои мышц; лишь у *Ikeda* продольная мускулатура лежит снаружи от кольцевой. Между карманами с вентральными щетинками у многих видов тянутся сильные узкие ленты мышц — интербазальная мускулатура.

Нервная система слабо централизована и состоит из очень длинного глоточного кольца, которое тянется от ротовой области до переднего конца хобота и позади рта переходит в непарный (но парно закладывающийся) брюшной ствол. Ганглиозные клетки разбросаны во множестве по всей длине нервных стволов. Органы чувств отсутствуют, лишь на хоботке и туловище разбросаны чувствительные папиллы.

Пищеварительная система напоминает запутанный клубок и у многих видов в 8–10 раз превышает длину туловища (рис. 55 А). Рот лежит у основания простомиума, чаще всего внутри воронкообразного углубления и в него впадает ресничная бороздка хобота. Она ведет в эктодермальную переднюю кишку, которую обычно подразделяют на четыре отдела (фаринкс, эзофагус и т. п.). За ним следует энтодермальная, многократно закрученная средняя кишка, большая часть которой находится в

полости тела и, как правило, расчленена на три отдела. На ее вентральной стороне тянется мерцательный желоб, остальная поверхность кишечника лишена ресничек. Кроме того, позади самого переднего отдела средней кишки находится очень тонкая дополнительная кишка, которая тянется снаружи вентрально вдоль средней линии кишечника, чтобы впасть опять в самый задний отдел средней кишки. Функция этой дополнительной кишки неясна. Имеется короткая эктодермальная задняя кишка, называемая также клоакой. Она открывается наружу на заднем полюсе тела отверстием анального рукава (экскреторный орган). У большинства видов перед клоакой имеется короткий слепой мешок (цекум) неизвестного назначения. Мышечные слои передней и задней кишок располагаются так же, как на интегументе. На средней кишке напротив, они располагаются в обратном порядке. У *Urechis* задний отдел средней кишки используется в качестве органа дыхания.

Имеется кровеносная система. Она замкнутая, но очень просто устроена (см. рис. 55 А). Из короткого, сократимого, толстого дорсального сосуда, чаще всего тянущегося вдоль передней кишки, кровь закачивается в медианный сосуд хоботка. Этот сосуд разветвляется на конце хоботка на два идущие назад латеральных сосуда, которые в области рта объединяются и тянутся вместе с нервным стволом до конца тела. В них кровь течет назад. За вентральными щетинками от вентрального сосуда ответвляется нейроинтестинальный сосуд, соединяющийся с дорсальным сосудом. Эта связь осуществляется или прямо кольцевым сосудом в районе заднего отдела передней кишки (нормальное состояние у Echiuridae), или через обширные кровеносные лакуны в стенке кишечника (нормальное состояние у Bonellidae). Кровь бесцветная, гемоглобин содержится в самых различных тканях тела. У *Urechis* кровеносная система полностью отсутствует. Специальные органы дыхания отсутствуют у всех Echiurida. Дыхание осуществляется через покровы. Правда, у немногих видов по боковым краям вентральной бороздки хоботка имеются разветвленные, жаброподобные придатки. У *Urechis* обнаружено интенсивное кишечное дыхание.

В качестве экскреторных органов функционируют лежащие в задней части туловища длинные анальные придатки (см. рис. 55 А), тонкостенные, часто мешковидной формы, иногда также в виде пучков трубочек. Их количество варьируется от единственной до многочисленных. У *Bonellia viridis* имеется 8500 ресничных воронок, связанных с целомом. Анальные трубочки открываются в заднюю кишку (клоаку). В хоботе *Bonellia,* кроме этого, встречаются амебоциты, которые аккумулируют и выводят непереваримые остатки. Они могут мигрировать в эпидермис и собирать экскреты там, накапливая их в своей цитоплазме. Наряду с этим в передней части туловища есть собственно метанефридии (рис. 55 А, Б), которые смотрят большими нефростомами (ресничными воронками) в полость тела и открываются наружу нефропорами на вентральной стороне. Метанефридии служат для выведения выметываемых яиц или спермиев. Крупная ресничная воронка захватывает в целоме половые продукты, которые попадают в просвет метанефридиев и направляют их наружу через нефропор. Количество метанефридиев имеет большое таксономическое значение. У Echiuridae чаще всего имеются 1–3 пары, редко до 20 пар. 1–3 метанефридия, всегда непарные, имеются у Bonellidae. Лишь 2–3 пары обнаружены у Urechidae, а у Ikedadidae, напротив, имеется аномально большое количество (200–400) непарных метанефридиев.

Эхиуриды раздельнополы. Семенники и яичники непарные и образуют чаще всего ряды клеточных шаров, которые в целотелии связаны со средней и задней частями вентрального кровеносного сосуда. Самцы и самки, как правило, неотличимы. У представителей Bonellidae существует, правда, экстремальный половой диморфизм, при котором самцы карликовые и просто устроены (рис. 55 В). *Bonellia viridis* — известнейшее в животном мире животное с экстремальным половым диморфизмом, связанным с большими различиями в длине тела между самцами и самками (1:800).

Зрелые самцы Bonellidae окрашены в зеленый цвет или бесцветны, обычно похожи на планарий, и их длина составляет лишь 1–3 мм (см. рис. 55 В). У *Acanthobonellia* они достигают 60 мм и напоминают нематод (рис. 55 Б). Хоботок у самцов всегда не развит. Вентральные щетинки могут иметься или отсутствовать, эпидермис иногда ресничный. Под эпидермисом, как и у самок, имеются слои кольцевой, продольной и косой мускулатуры. В первично обширной полости тела с боковых сторон столько мускулатуры, что образуются многочисленные латеральные карманы. Они заполнены бесцветной полостной жидкостью с жиросодержащими тельцами и развивающимися спермиями. Кишечник замещается слепо замкнутым мешком из энтодермы, анальное отверстие отсутствует. В передней части туловища внутри паренхимы заключены пара протонефридиев, которые исчезают по достижении самцом половозрелости. В задней части туловища имеется пара метанефридиев. Экскреторный орган отсутствует. Мужские половые клетки возникают в окружении клеток на брюшной стороне перитонеума. Они остаются в целоме и по мере созревания через большие ресничные воронки поступают в семенные мешки, которые занимают у самцов то же положение, что передняя кишка у самок, и онтогенез показывает, что они — гомологи околоротового отдела кишечника. Сперматозоиды выводятся через ротовое отверстие. У самцов *Bonellia viridis* имеется лишь один семенной мешок, но у других родов их может быть до пяти, причем каждый снабжен собственной воронкой.

Половые клетки покидают гонады в незрелом состоянии и дозревают в целомической полости. Они поступают в метанефридии передней части туловища и выметываются. В период размножения зрелые яйца или сперматозоиды при поступлении в воду более или менее равномерно распределяются внутри популяции, что обеспечивает возможность оплодотворения.

Зрелые самцы Bonellidae живут обычно в метанефридиях самок. Здесь происходит оплодотворение в тот момент, когда яйца поступают в метанефридий. У *Acanthobonellia pirotanensis* самцы могут в течение недели жить в воде вне самок и потом активно возвращаться в нее.

У эхиурид имеется планктонная личинка, напоминающая трохофору полихет. У тех видов, у которых яйца богаты желтком, наблюдается почти прямое развитие. У прочих развивается личинка, ведущая себя как хищник, который может нападать на добычу с размерами тела, сравнимыми с размерами личинки.

Целомическая полость закладывается вначале как парное образование, но признаков сегментации не наблюдается ни на одном из этапов развития.

Очень интересен метаморфоз у личинок *Bonellia viridis*. Он протекает по-разному у самцов и самок в соответствии с сильным половым диморфизмом у обоих полов. Лецитотрофная личинка с большим количеством запасов желтка в средней кишке, ведущая пелагический образ жизни лишь очень короткое время, в противоположность другим личинкам (планктотрофным) эхиурид, не имеет ротового отверстия и связи между передним и средним отделами кишечника. Ее мезодермальные полоски не образуют целомических полостей, а заполнены паренхимой. Если по достижении возраста 16 дней личинка не наталкивается на женскую особь, она после оседания на грунт превращается в самку. Напротив, когда личинка оседает на уже дифференцированную самку, она тотчас прикрепляется на ее хоботке и развивается потом под воздействием его секретов. Уже через 7–10 часов исчезают ресничные венчики, хотя остальные реснички остаются. Ротовое отверстие оказывается лежащим вблизи конца тела. Кроме этого исчезает полость целома, заполняющаяся паренхимой. Уже через два дня появляются клетки с первыми признаками сперматогенеза. Эти «хоботковые личинки» развиваются как самцы. Через 4–5 дней они открепляются и мигрируют из хоботка в переднюю кишку самки, в которой можно обнаружить до 85 таких карликовых самцов, не превышающих 3 мм длины. Питаются ли они здесь

своими запасами желтка, проблематично, так как они могут достигать возраста 7–8 месяцев. Вероятнее всего, они питаются через поверхность своего тела, поскольку их передняя кишка служит семенным мешком. Время от времени отдельные самцы мигрируют к женским метанефридиям, в дистальной части которых они живут долгое время, чтобы, наконец, оплодотворить яйца.

Эхиуриды обитают в грунте или укрытиях из-за своего мягкого, незащищенного тела. Одни из них роют U-образные норы в илистом или песчаном грунте, другие используют в качестве убежища уже готовые ходы (например, сверлящих моллюсков) в каменистом субстрате. Некоторые виды обитают между корнями растений. По способу питания эхиуриды микрофаги, собирающие свою добычу с помощью специализированного для этого простомиума.

Диапазон географического распространения и батиметрического распределения очень широк. Эхиуриды известны из тропических, умеренных и полярных морей. Он встречаются от литорали до абиссальных глубин. Это прежде всего относится к Bonellidae, один из видов которых (*Vitjazema ultraabyssalis* из Курило-Камчатского глубоководного желоба) достигает глубины 9700 м.

В состав типа входят три отряда (Echiuroidea, Xenopneusta, Heteromyota) с четырьмя семействами.

≡Тип Prosopygia (= Podaxonia, Tentaculata,≡ Lophophorata) (Переднепорошицевые)

В состав типа входят настолько внешне разнообразные животные, что с первого взгляда кажется удивительным объединение их в отдельный тип. Относительно крупные червеобразные одиночные форонисы, но не одинокие, живущих в норах и трубках большими поселениями, миниатюрные мшанки, образующие довольно крупных колониальных индивидуумов с разделением физиологического труда между особями и действительно одиночные плеченогие, с первого взгляда похожие благодаря своим раковинам на двустворчатых моллюсков. Обе эти последние группы — обитатели твердых субстратов. Не случайно, что в некоторых учебниках и руководствах их описывают в качестве отдельных типов, хотя никто из ученых не сомневается в том, что между собой они значительно ближе, чем с прочими целомическими животными. В современной фауне они представлены совершенно по-разному. Форонисов всего около 10 видов в двух родах, и в ископаемом состоянии они не известны из-за того, что лишены твердого скелета; мшанки насчитывают около 5000 современных и 15 000 ископаемых видов, а плеченогих немногим более 300 современных, зато в ископаемом состоянии обнаружены остатки более чем 12 000 видов.

При всем своем разнообразии все три группы демонстрируют — от форонисов через мшанок к плеченогим — комплексы адаптаций к питанию все более и более мелкой органической взвесью, которую они отлавливают из окружающей их воды с помощью сложного щупальцевого аппарата. Переход к пассивному питанию при сидячем образе жизни и стал ведущим экологическим фактором в выработке организации переднепорошицевых. Как писал Н. А. Ливанов: «Благодаря мощному развитию щупальцевого аппарата мелкие пищевые частицы приносятся током воды, вызываемым мерцательным покровом щупалец, к ротовому отверстию. Этим полностью обеспечивается питание животного и нет стимула к развитию каких-либо приспособлений активного характера для захватывания пищи, обычно связанных со свободным образом жизни. Защита также пассивна, что выражается или в образовании трубок, или в развитии особо твердых покровов». В этих нескольких фразах лаконично и достаточно полно охарактеризованы общие особенности переднепорошицевых.

☐ Класс Phoronida

Форониды — зарывающиеся животные, размеры которых варьируются от 1,5 (*Phoronis ovalis*) до 45 см (Phoronopsis *californica*). Для них характерно удлиненное, типично червеобразное тело. Они живут в узких ходах других зарывающихся животных, а также в трубках, которые образованы затвердевшим хитиноподобным секретом эпителия (рис. 56). Стенки трубок сами по себе прозрачны и эластичны, однако у некоторых видов инкрустированы и укреплены частичками грунта, склеенными выделяемым покровами секретом. Туловище примерно цилиндрической формы и может быть подразделено на три отдела: передний, задний и ампулу (рис. 56 А). Передний отел туловища — самая длинная часть тела форонид. Он характеризуется складчатыми покровами и способностью сокращаться, уменьшаясь примерно в два раза и втягивая тело форониса в трубку. Задний отдел туловищи имеет наибольшую толщину по сравнению с другими частями тела, с полупрозрачными покровами, сквозь которые просвечивают капилляры и петля кишечника. Терминальный участок туловища — ампула — имеет пузырьковидную форму, складчатые покровы и способна очень сильно изменяться в диаметре. Это позволяет форонису фиксировать туловище в трубке.

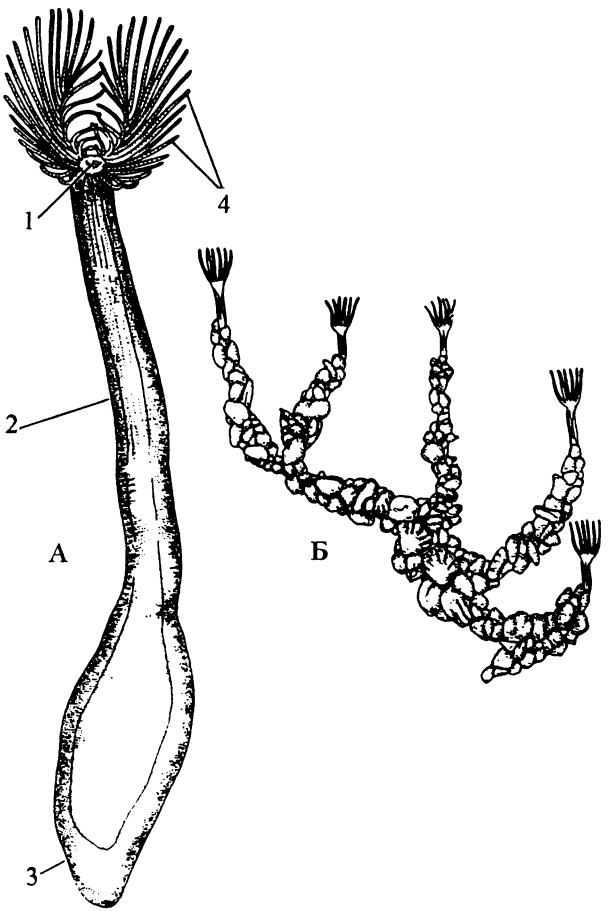


Рис. 56. Внешнее строение форонид (R. Brusca, G. Brusca, 2002): А — *Phoronis architecta*, вынутый из трубки; Б — колония *Phoronis psammophila*, трубки которых инкрустированы песчинками и осколками раковин; *1* — ротовое отверстие; *2* — верхняя часть туловища; *3* — утолщенная нижняя часть туловища или ампула; *4* — лофофор

Никаких дифференцировок или отверстий на червеобразной части тела не имеется. Все они сосредоточены на переднем конце тела. Здесь спереди вентрально располагается щелевидное и слегка изогнутое ротовое отверстие (рис. 57). Его боковые углы оттянуты в глубокие борозды, несущие по краям щупальца. Благодаря этому фактические размеры ротовой щели значительно увеличиваются. Вся совокупность щупалец — лофофорный аппарат — напоминает ставные невода, используемые в Восточной Африке для лова креветок. Спереди щупальца образуют поперечную стенку, фланги которой непрерывно переходя в боковые симметричные спирали ловушки для пищевых частиц. Количество щупалец варьируется от 11–28 у карликового *Phoronis ovalis* до 1500 у гигантского *Phoronopsis californica*. У этого вида лофо-

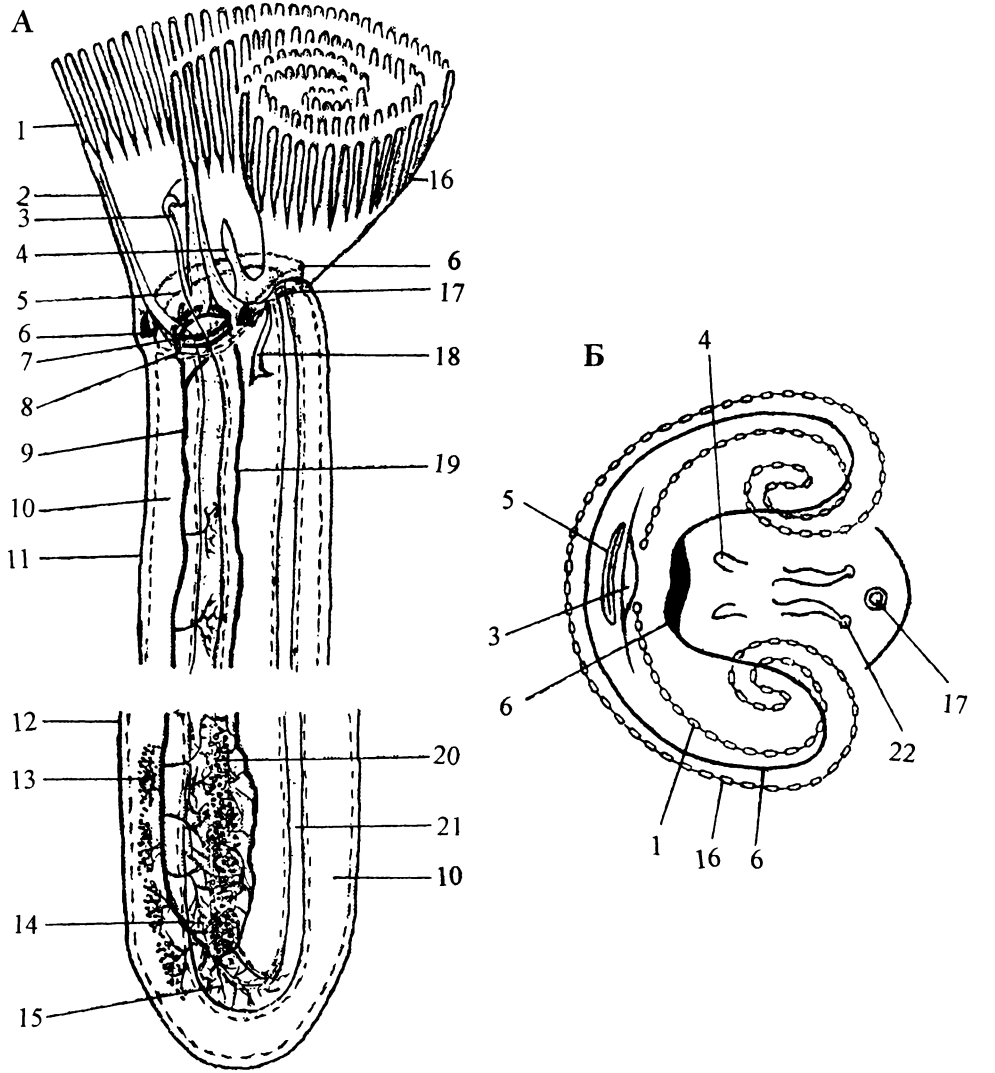


Рис. 57. План организации форонид (Ливанов, 1963, с изменениями):
А – вид сбоку; Б – передний конец тела; *1* – щупальце; *2* – кровеносный сосуд щупальца; *3* – эпистом; *4* – лофофорный орган; *5* – ротовое отверстие; *6* – окологлоточное нервное кольцо; *7* – кровеносное кольцо; *8* – диафрагма; *9* – боковой кровеносный сосуд; *10* – туловищный (постдиафрагмальный) целом; *11* – стенка тела туловища; *12* – стенка тела ампулы; *13* – семенники; *14* – кровеносный плексус кишечника; *15* – желудок; *16* – лофофор; *17* – анальное отверстие; *18* – нефридий; *19* – спинной кровеносный сосуд; *20* – яичники; *21* – восходящая часть петли кишечника; *22* – нефропора

фор представляет собой две спиральные многоярусные башни, каждая из которых образована 4–7 оборотами спирали. У форонид различают пять типов строения лофофора: овальный, подковообразный, переходный к спиральному (0,5 оборота), спиральный (с 1–4 оборотами) и хеликоидальный. Сзади над ртом располагается складка стенки тела наподобие головной лопасти — эпистом. Он служит отсекателем для попавших в ловушку пищевых частиц, направляя их прямо в ротовую щель. Эпистом

придает законченность характерной морфоанатомической структуре переднепоро-шицевых — лофофору (рис. 57 Б).

За лопастью эпистома располагается пара железистых и чувствительных придатков, так называемые лофофорные органы, позади них — два нефридиальных отверстия, а за ними, медиально — анус. Такое расположение анального отверстия и экскреторных органов очень типично для трубкоживущих и норных животных. Оно имеет важное санитарное значение: вода, окружающая тело животного внутри трубки, не загрязняется отбросами из кишечника или экскреторных органов. Аналогичные адаптации имеются у кольчатых червей и у сипункулид (см. рис. 57).

Покровы представлены эпидермисом, сложенным столбчатым железистым эпителием, прикрытым очень тонкой кутикулой. В эпителии имеются нервные окончания и многочисленные железистые клетки, вырабатывающие хитин трубки и слизь. Обращенная внутрь поверхность щупалец ловчего аппарата тесно усажено ресничными клетками. Под эпидермисом лежат базальная мембрана, затем тонкий слой кольцевой и толстый — продольной мускулатуры. Последняя наиболее мощно развита в переднем туловищном отделе, где она образует характерные складки, свисающие в полость тела. У форонид существуют четыре типа продольной мускулатуры: перьевидная, кустистая и два типа синцитиальной, которая характерна только для одного вида: *Phoronis pallida*.

Целом подразделяется на два отдела: туловищный и щупальцевый (некоторые авторы считают, что эпистом тоже имеет отдельную маленькую целомическую полость) (рис. 57 А). Туловищный целом служит, прежде всего, опорным образованием для мускулатуры стенки тела, но ему присущи и вторичные функции: экскреторная, половая и трофическая. В обширной целомической полости туловища на срединном дорсовентральном мезентерии подвешена петля кишечника. Передняя нисходящая часть петли сопровождается, кроме медианного, одним или двумя (правым и левым) боковыми мезентериями (рис. 57 А, 58 А). Щупальцевый целом — это специально обособленный участок, служащий в качестве опорного аппарата щупалец. Он отделен от туловищного целома хорошо развитой перегородкой, которую называют диафрагмой. Между двумя слоями целотелия отсутствует мускулатура. Следовательно, диафрагма не диссепимент. Она вентрально прикрепляется к стенке передней части тела непосредственно позади основания щупалец, а дорсально — позади лопасти эпистома и лофофорных органов. Вследствие этого весь лофофор оказывается заполненным преддиафрагмальной частью целома. В каждое щупальце входит, соответственно, целомический канал, содержимое которого (целомическая жидкость) обеспечивает расправленное состояние щупалец. Сокращение щупальца происходит благодаря сокращению мышечных волокон, подстилающих покровный эпителий (рис. 58 Б). Это напоминает отношения, которые мы наблюдали у сипункулид.

Глоточный отдел кишечника пронизывает диафрагму. Короткие глотка и пищевод выстланы мерцательным эпителием. Далее следует нисходящая петля кишечника, постепенно расширяющаяся и переходящая в объемистый желудок. Он располагается в расширенном заднем отделе туловища. Эпителий желудка по бокам имеет два валика, клетки которых способны к внутриклеточному пищеварению. Восходящая часть петли тонкая и выстлана мерцательным эпителием. Такая простая пищеварительная система адаптирована к перевариванию органических частиц, склеенных слизью (мукусом), выделяемой железистыми клетками тыльной стороны щупалец.

Кровеносная система состоит из двух кольцевых сосудов, окружающих глотку и тесно прилегающих друг к другу. Из них верхнее кольцо связано со спинным непарным приносящим сосудом, а нижнее — с парой боковых относящих. С боков оба кольца оттянуты в петлю, идущую в основание завитка лофофора. От этой последней, как и от всего двойного глоточного кольца, в каждое щупальце отходит уже, соответс-

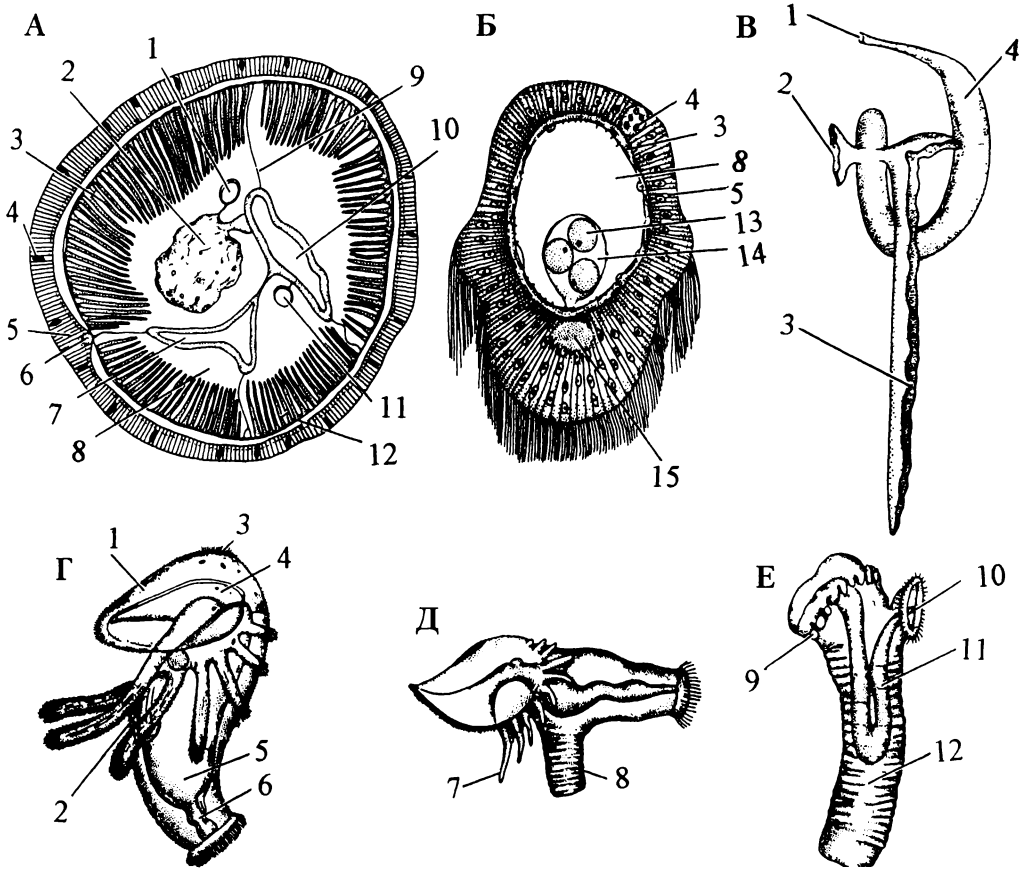


Рис. 58. Детали внутреннего строения и метаморфоз форонид (R. Brusca, G. Brusca, 2002):
А и Б — поперечные срезы через туловище и щупальце: *1* и *11* — спинной и боковой кровеносные сосуды; *2* — сосудистый плексус кишечника с гонадами; *3* — продольная мускулатура; *4* — железистые клетки; *5* — эпидермис; *6* — боковые гигантские нервные волокна; *7* и *10* — нисходящая и восходящая петли кишечника; *8* — целом; *9* — мезентерий; *12* — кольцевая мускулатура; *13* — эритроциты; *14* — кровеносный сосуд щупальца; *15* — нерв щупальца; В — строение метанефридия: *1* — нефропор; *2* — малый и *3* — большой нефростомы; *4* — проток нефридия (нефродукт); Г—Е — этапы метаморфоза актинотрохи: *1* — преоральный капюшон; *2* — брюшное впячивание; *3* — аникальный венчик чувствительных ресничек; *4* — ротовая полость; *5* — желудок; *6* — кишечник; *7* — личиночные щупальца; *8* — вывернутое брюшное впячивание; *9* — закладка взрослых щупалец; *10* — анальное отверстие; *11* — кишечник; *12* — туловище

твенно, по паре сосудов, в основании щупальца сливающихся и дающих единственный щупальцевый сосуд. Последний слепо заканчивается. В результате собственного тока крови в щупальце нет. Происходят ее реверсивные движения. В теле форонид имеются три сосуда — правый и левый латеральные, и медиальный, но у всех видов кроме одного (*Phoronis ovalis*, самый мелкий вид), один из сосудов (правый) редуцирован на большей части длины тела. Сосуды идут вдоль нисходящей ветви кишечника. Передняя часть спинного сосуда ритмически сокращается, выполняя функцию пропульсаторного органа («сердце»). Они дают ветви к стенке среднего отдела кишечника и образуют на стенке желудка кишечное кровеносное сплетение. Спинной сосуд несет кровь от лофофора, а боковой — к лофофору. Боковой сосуд имеет большое количество слепых веточек, которые образуют капиллярную сеть между клетка-

ми гонады. Восходящая ветвь кишечника лишена кровеносных сосудов. В результате эта часть кишечника выполняет функцию только выводного протока для непереваренных остатков пищи (см. рис. 57 А).

Специальных органов дыхания нет. Их роль выполняют щупальца лофофора.

Экскреторная система состоит из двух метанефридиев, находящихся в туловище и открывающихся в туловищный целом. Строение их варьируется у разных видов и у отдельных видов на разных этапах репродуктивного цикла. Но обычно каждый из метанефридиев снабжен двумя ресничными воронками-нефростомами: маленьким и очень большим. Они сидят на основании нефродукта (выводного канала), открывающегося нефропорой сбоку и впереди от ануса. Метанефридии служат также для выведения наружу гамет (рис. 58 В).

Нервная система упрощена, что, вероятно, — следствие сидячего образа жизни. Все ее элементы залегают в толще покровного эпителия. Она состоит из относительно рыхлого скопления ганглиозных клеток и волокон дорсально от эпистома (головной мозг) и лежащего базально в покровном эпителии окологлоточного нервного кольца. От него иннервируются щупальца лофофора и продольные мышечные пучки туловища. У основания лофофорных органов имеется по более плотному сгущению нервных клеток.

В покровах туловища имеется лишь нервное сплетение, связанное с рассеянными по всему телу чувствительными почками. Продольных нервных стволов нет. Вместо них есть пара (левый и правый) гигантских нервных волокон, из которых одно (обычно правое) редуцировано. Начинаясь в головном мозгу, они перекрещиваются и отходят от брюшного участка нервного кольца. Далее они залегают в кожно-мускульном мешке. Одно из волокон лежит вентрально, другое несколько сбоку, соответственно прикреплению мезентериев кишечника. Эти волокна отсутствуют лишь у карликового *Phoronis ovalis*.

У форонид имеются и половое, и вегетативное размножение. Существуют и раздельнополость, и синхронный гермафродитизм. Вегетативное размножение осуществляется чаще всего поперечным делением. Это, вероятно, следствие способности форонид к регенерации и даже автотомии некоторых частей лофофорного аппарата, который, выступая над субстратом, подвержен наибольшей опасности со стороны хищников. Для некоторых видов форонид описывают почкование.

Гонады представляют собой утолщение перитонеального эпителии вокруг кровеносного сплетения. Совокупность генеративной ткани и кровеносных сосудов называется вазоперитонеальной тканью. Гаметы созревают окончательно в туловищном целоме и выводятся наружу через нефропор. Самки *Phoronis ovalis* автотомируют лофофорный отдел и крупные яйца, не проходящие через сечение трубки метанефридия, выходят наружу через образовавшееся отверстие. Оплодотворение наружное. У *Phoronopsis harmeri* и *Phoronis ijimai* самцы с помощью лофофорного органа формируют сперматофор, который переносится на лофофорный орган самки, где образуется так называемая нидаментальная железа. Сперматофорная масса переносится на лофорный аппарата самки, там она прорывает стенку щупалец, проникая в щупальцевый целом. Затем она растворяет диафрагму и попадает в туловищный целом, где и происходит оплодотворение.

У большинства видов яйца бедны желтком и из них выходит планктонная личинка актинотроха. У видов с внутренним оплодотворением яйца лучше снабжены желтком и демонстрируют укороченное развитие. Богаче всего желтком яйца *Phoronis ovalis*. Ее яйца развиваются внутри материнской трубки, и вылупившиеся личинки имеют очень короткий период планктонной жизни.

Приведенное выше описание создает впечатление странности плана организации некоторых систем органов. Эти странности характерны и для пищеварительной, и

для нервной, и для кровеносной системы. Но они очень хорошо объясняются особенностями ранних этапов онтогенеза форонид.

Пелагическая личинка форонид — актинотроха (рис. 58 Г–Е) — билатерально симметрична. Ротовое отверстие располагается вентрально близ переднего конца тела. Пищеварительная система сквозная, анальное отверстие открывается на заднем конце тела. Оно окружено кольцом ресничек. Непосредственно позади ротового отверстия образуется мерцательное кольцо, дающее затем длинные щупальцеобразные выступы. Благодаря им рот приобретает форму воронки, с боков и вентрально ограниченной щупальцами, а сверху словно капюшоном прикрытой апикальным концом личинки. Полость тела образована целомом, передний отдел которого соответствует щупальцам, то есть пространственно отвечает преддиафрагмальному целому взрослых, а задняя охватывает кишечник. Там располагается пара типичных протонефридиев с пучками соленоцитов.

Непосредственно позади щупалец медиовентрально постепенно начинает образовываться впячивание стенки тела (рис. 58 Г). Оно быстро увеличивается в размерах. Складывается впечатление, что в полости тела личинки, как ввернутый палец перчатки, лежит трубка, прикрепляющаяся к стенке тела вентрально. Затем личинка перестает двигаться, трубка выворачивается наружу до половины и личинка опускается на дно (рис. 58 Д, Е). Начинается быстрое формирование тела взрослого червя. Основание вывернутой трубки быстро растет и в него вдается петлей средний отдел кишечника. Затем выворачивается остальная часть трубки, образуя самый задний расширенный конец туловища. Налицо два процесса. Первый — образование прикрепительного аппарата, который служит вместилищем внутренних органов. Одновременно идет второй процесс: преоральный конец тела форониса резорбируется, появляются впячивания целома, и, независимо от личиночных, развиваются щупальца взрослого животного и лофофорный отдел целома. Спинная сторона личинки практически не растет, превращаясь в результате в передний конец червя. Следовательно, продольная ось тела личинки, которая гомологична продольной оси всех червей, не совпадает с продольной осью взрослого форониса. Выпячивание разросшейся вентральной стороны тела, выполняющее у форонид функцию туловища — новообразование, служащее в первую очередь для укрытия животного в субстрате и прикрепления к нему. Именно этими перестройками и было вызвано появление внутренней асимметрии у форонид, описанной выше.

Форониды — маленькая группа, насчитывающая лишь 10 видов, чей таксономический статус считается твердо установленным, и еще нескольких видов с пока сомнительным статусом. Они подразделяются в два рода — *Phoronopsis* и *Phoronis*. У первого имеется эпидермальная складка (воротничок), располагающаяся под лофофором вдоль внешнего ряда щупалец и окружающая кольцевое нервное сплетение. Виды рода *Phoronis* лишены воротничка. Все виды характеризуются очень широкими прерывистыми ареалами, захватывающими несколько океанов. Это говорит о древности форонид. Несмотря на это, форонисы не производят впечатление вымирающей группы. Все известные сейчас виды — обитатели верхней части шельфа на глубинах от уреза воды до 120 м, но чаще всего до 30–50 м. Их можно подразделить на две группы: сверлящие и обитатели песчаных грунтов. Первые поселяются в толще раковин моллюсков и камней, а вторые — в песке. Большинство из них зарываются вертикально в более или менее мягкий грунт (песок-илистый песок). *Phoronis australis* селится в стенке трубок, которые делают зарывающиеся бесскелетные коралловые полипы из рода *Cerianthus*. Длина трубки цериантусов достигает 1 м и в ее стенке могут обитать до 100, но чаще всего 20–50 форонисов. *Phoronis hippocrepia* предпочитает жить в сообществах так называемых инкрустирующих гидробионтов (в пустых раковинах двустворчатых, кораллах *Caryophylla*, в створках усоногих (морских желу-

дей), корковых известковых водорослях. Обычно это обитатели более или менее спокойных вод, но *Phoronopsis albomaculata* предпочитает места с течением умеренных скоростей и большим количеством взвеси в воде.

Несмотря на древность группы, виды, в нее входящие, не выглядят подавленными. Их роль в сообществах, где они обитают, должна быть очень существенной. Об этом свидетельствует то, что мелкие виды форонисов образуют порой мощные поселения: колонии индивидуумов. Плотность этих поселений варьируется от 18–20 (у *Phoronis psammophila*) до 74 тыс. экз. на кв. м (у *Phoronis pallida*).

☐ Класс Bryozoa

В отличие от форонид, мшанки — облигатно колониальные животные, перешедшие к прикрепленному или сидячему образу жизни на жестких грунтах. Это преимущественно морская группа, процветающая в современной фауне. В нее входят примерно 5000 современных и 15 000 ископаемых видов. Размеры отдельных особей миниатюрны — 0,3–0,4 мм. Самая крупная особь (из рода *Nolella*) достигает 5 мм. В то же время кусочек колонии *Flustra foliacea* массой в 13 г содержит 1 333 000 особей. Зато размеры колоний могут быть довольно крупными. Например, колония пресноводного вида *Plumatella fungosa* может достигать в длину 1 м и 25–30 см в поперечнике, а в начале прошлого века в северной части Баренцева моря была найдена колония *Alcyonidium gelatinosum* длиной 1,5 м.

Мшанки — яркий пример эволюции в сторону миниатюризации, связанной с упрощением организации и выработкой комплекса приспособлений пассивной защиты в виде наружного известкового скелета. С одной стороны, у них появилась возможность использования минимальных пищевых ресурсов и очень небольших ниш в сообществах, с другой, благодаря колониальному образу жизни, — интенсифицировать получение взвешенной в воде пищи за счет ее коллективного сбора и разделения труда внутри колонии, за счет превращения особи из индивидуума в рабочий элемент колонии, в орган с четко определенными функциями. В результате происходит усложнение организации, но не индивидуума, а всей колонии в целом.

Несмотря на бросающиеся в глаза отличия от форонид (колониальность, появление наружного скелета, миниатюризация размеров тела и пр.), строение аутозоидов — наименее измененных особей колонии — настолько характерно, что не оставляет сомнений в их отнесении к типу Prosopygia (рис. 59). Благодаря появлению наружного скелета, каждую особь можно разделить на два отдела: собственно особь (полипид) и «чехол» (цистид), в котором помещается тело аутозоида. Полипид состоит из небольшого мешковатого туловища, несущего аппарат щупалец. Щупальца, имеющие в поперечном разрезе треугольную форму, расположены на подковообразном или кольцевом лофофоре. В качестве опорного образования ему служит преддиафрагмальный целом. У мшанок с подковообразным лофофором над ротовым отверстием возвышается типичный эпистом. У остальных групп с цикличным лофофором эпистом отсутствует (см. рис. 59).

В туловище единая полость целома содержит петлю кишечника. Рот открывается внутри лофофора, глоточный отдел проходит через диафрагму и ведет в мускулистую глотку — фаринкс, который отделен клапаном от нисходящей части желудка. Она называется кардиа (кардиальный отдел) и служит для измельчения пищи («желудочная мельница»). Кардиа переходит в центральный отдел желудка, в который открывается крупный слепой отросток — цекум, представляющий собой самый нижний конец нисходящей части пищеварительного тракта. Восходящая часть желудка, или пилорус, ведет в заднюю кишку. Последняя открывается анальным отверстием позади лофофора. Желудок фиксируется на стенке цистида специальными тяжами, которые крепятся к концу цекума. В конце концов, у пресноводных мшанок остается

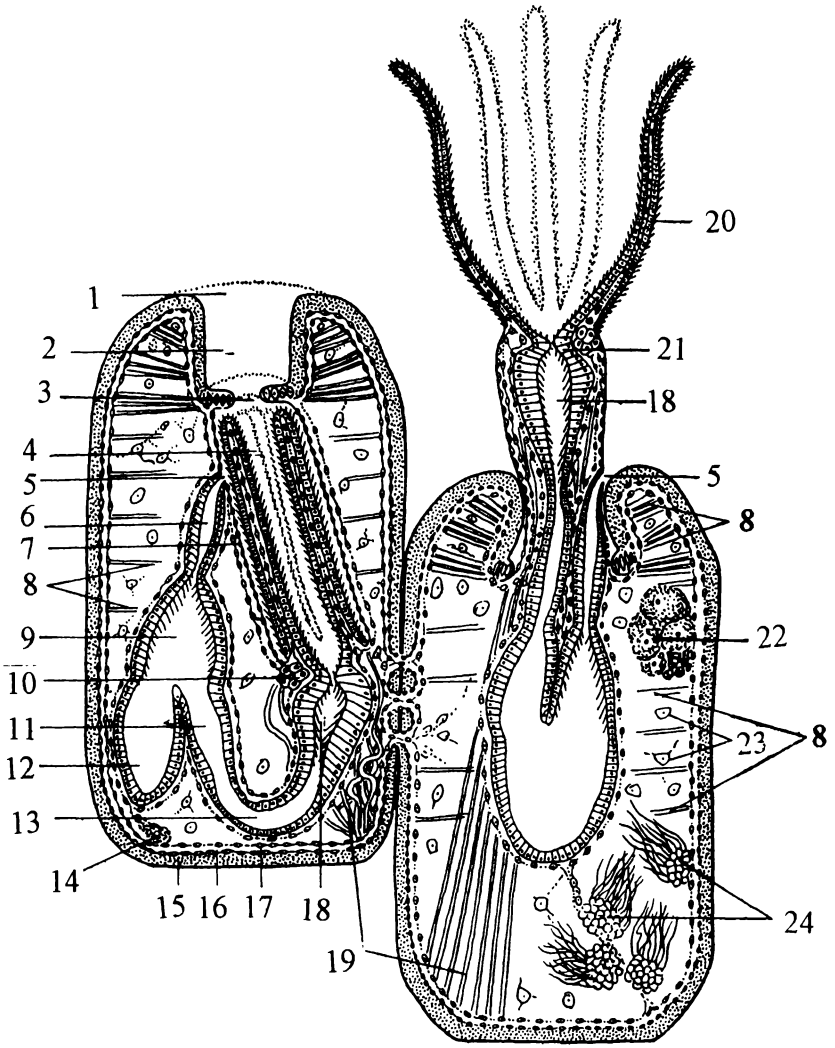


Рис. 59. План организации мшанок на примере подкласса Gymnolaemata (Клюге, 1962):
1 — отверстие зооида (полипида); *2* — вестибулюм; *3* — диафрагма; *4* — атриальная полость; *5* — анальное отверстие; *6* — задняя кишка; *7* — щупальцевое влагалище; *8* — мышечные пучки; *9* — пилорический отдел желудка; *10* — нервный ганглий; *11* — кардиальный отдел желудка; *12* — собственно желудок; *13* — пищевод; *14* — фуникулюс; *15* — оболочка цистида (эктоциста); *16* и *17* — эндоциста, т. е. эктодерма (*16*) + мезодерма (*17*); *18* — глотка (фаринкс); *19* — мышцы-ретракторы; *20* — щупальца; *21* — ротовое отверстие; *22* — яичник; *23* — амебоциты в целомической жидкости; *24* — семенники

единственный такой тяж, который называется фуникулюс. Пища, уловленная с помощью щупалец лофофора и поступающая в область рта, захватывается благодаря работе ресничных клеток околоротового поля и рта, а также мускульным сокращениям фаринкса. Переваривание начинается внеклеточно в кардии и центральной части желудка. Завершается этот процес внутриклеточно в цекуме. Пища двигается по пищеварительному тракту благодаря работе ресничек и его перистальтическим сокращениям. Непереваренные остатки благодаря работе ресничек на выходе из центральной части желудка вращаются, формируя веретеновидную массу, которая поступает

в прямую кишку. Гонады располагаются: мужские — на фуникулюсе, а женские — на стенке цистида. Пара метанефридиальных воронок, сохранившихся только у представителей отряда Phylactolaemata, свешиваются в туловищный целом, а их объединенный выводной проток открывается дорсомедианно за лофофором, непосредственно перед анальным отверстием. У прочих они исчезают. Экскреторные функции выполняют, главным образом, амебоциты, плавающие в полостной жидкости (рис. 59). Они собирают экскреты и выделяют их через эктодерму щупалец. Дыхание осуществляется прежде всего через щупальца и другие не хитинизированные и не обызвествленные части тела. Нервная система представлена лишь ганглием над глоткой, лежащим между ротовым и анальным отверстиями. От него отходят нервы к щупальцам и кишечнику. Органы чувств, кроме механорецепторов, отсутствуют. Кровеносная система полностью редуцируется.

Наличие пассивной защиты в виде мощной кутикулы, часто обызвествленной, несущей выросты, шипы и другие подобные образования, усиливающие ее защитную роль, привели к тому, что кожно-мускульный мешок постепенно исчезает. В конечном итоге он превратился в пучки мышц, выполняющие разные функции. Целотелий выстилает внутренние стенки цистида. Форма цистида также варьируется. У представителей подкласса Phylactolaemata он мешковидный (рис. 60 А). Эпидермис секретирует необызвествленный хитиновый или студенистый чехол. В него может втягиваться нежный полипид с лофофором, несущим до 120 щупалец и комплекс отверстий: ротового, экскреторного и анального. В стенке цистида имеются кольцевая и продольная мускулатура. Уже в этом отряде намечается разрушение кожно-мускульного мешка: появляется мощный продольный пучок, идущий к основанию лофофора от места прикрепления колонии или особи. Это ретрактор, быстро втягивающий полипид под защиту цистида. Выдвижение полипида осуществляется сокращением кольцевой мускулатуры стенки тела. На границе между цистидом и полипидом имеются также пучки мышечных волокон, которые стягивают край цистида, замыкая отверстие в него за втянувшимся внутрь полипидом.

У мшанок из отряда Cheilostomata (подкласс Gymnolaemata) цистид прикреплен к субстрату спинной стороной (рис. 60 Б). Стенка цистида двуслойная. Она состоит из наружного хитинового слоя и внутреннего, состоящего из углекислого кальция с примесью солей магния. Цистид представляет собой ячейку, под защиту которой втягивается передняя часть туловища полипида с лофофором. Это подобие коробочки, стенки которой имеют упругие участки — мембрану. Внутри этой коробочки, кроме мышцы-ретрактора полипида, имеется специальная париетальная мускулатура, прикрепленная к мембране. При выгибании мембраны наружу полипид втягивается в ячейку. При сокращении париетальных мышц мембрана прогибается внутрь, выталкивая полипид. Как правило, ячейка снабжена крышечкой — оперкулюмом. Цистид Stenolaemata имеет цилиндрическую форму, как и у мшанок из отряда Phylactolaemata, но его кутикулярные стенки лишены мускулатуры и сильно обызвествлены под кутикулой. Отверстие в трубчатом цистиде после втягивания лофофора закрывается мембраной, а не крышечкой. Давление, требуемое для выдвижения циклического лофофора, несущего всего около 30 щупалец, создается мышцами-дилататорами (расширителями), лежащими у выхода из трубки. Они воздействую на полостную жидкость. Втягивание полипида осуществляется мышцами-ретракторами.

Под эктодермальным слоем, вырабатывающим стенку цистида (или эктоцисту), лежит слабо развитый целотелий в виде разрозненных клеток. Вместе они образуют так называемую эндоцисту. Полости отдельных аутозоидов соединяются между собой через поры в стенках цистидов (см. рис. 60 Б). Благодаря им вся совокупность цистидов превращается в сообщающиеся сосуды, заполненные полостной жидкостью, по своему составу близкой морской воде. Через эти поры проходят также тяжи

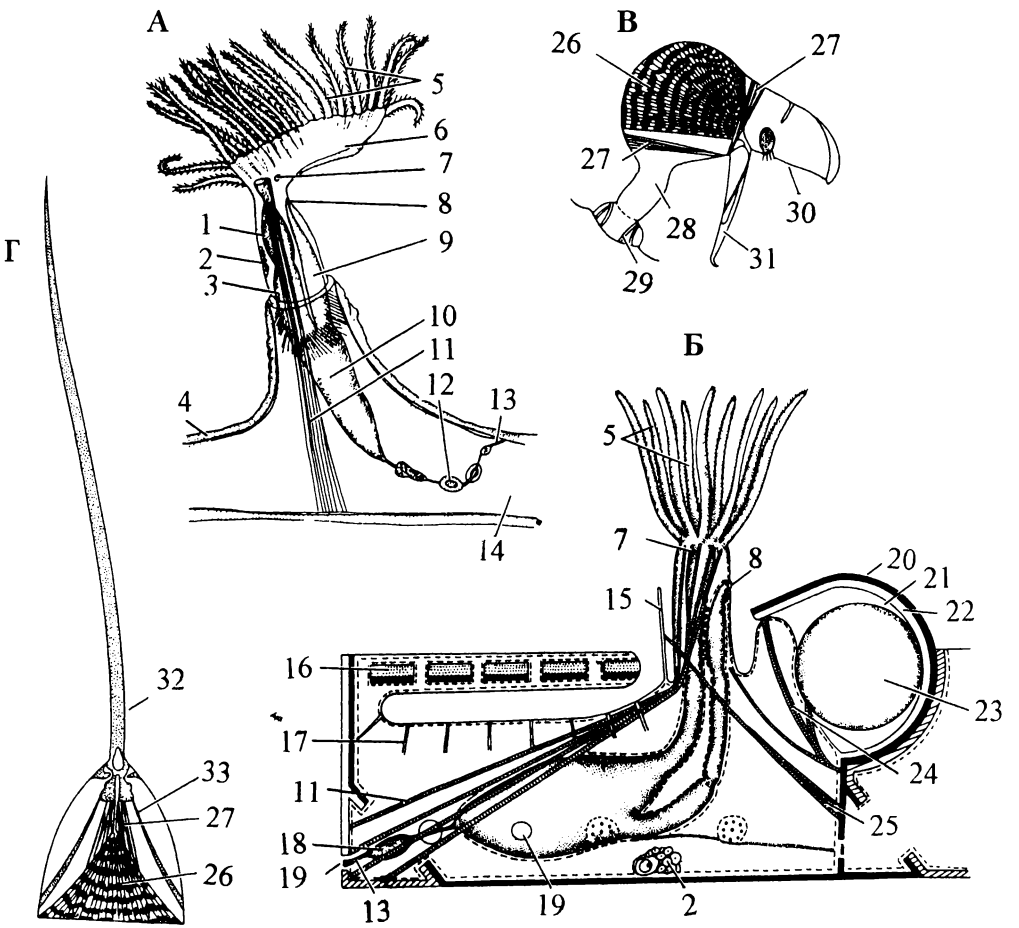


Рис. 60. Сравнительная характеристика планов организации мшанок подклассов Phylactolaemata (А) и Gymnolaemata (отряд Cheilostomata – Б–Г) (R. Brusca, G. Brusca, 2002):
1 – эзофагус; *2* – яичник; *3* – желудок; *4* – стенка цистида; *5* – щупальца; *6* – лофофор; *7* – первый ганглий; *8* – анальное отверстие; *9* – восходящая ветвь кишечника; *10* – цекум; *11* – мышца-ретрактор; *12* – развивающийся статобласт; *13* – фуникулюс; *14* – туловищный целом; *15* – крышечка цистида; *16* – кальцифицированная стенка цистида; *17* – париетальные мышечные пучки; *18* – семенник; *19* – пора в стенке цистида между соседними зооидами; *20* – оэций; *21* – полость оэция; *22* – выстилка оэция; *23* – развивающаяся особь; *24* – мышца-ретрактор оэция; *25* – мускул оперкулюма; *26* – приводящая мышца; *27* – отводящая мышца; *28* – стебелек; *29* – мышца стебелька; *30* – рострум; *31* – мандибула («челюсть»); *32* – вибракулярий (видоизмененная крышечка цистида); *33* – вращательная мышца

ткани, представляющей собой дериваты мезентерия. Благодаря этому осуществляется единство колонии как колониального индивидуума.

Кроме аутозоидов в состав колонии мшанок входят две группы особей, видоизмененных для выполнения специализированных функций. Это гетеро- и кенозоиды. К гетерозоидам относятся: гонозоиды, авикулярии и вибракулярии, а к кенозоидам – интеродии и трубки или пластинки, служащие для прикрепления колонии к субстрату.

Гонозоиды различаются у разных групп мшанок. У Cyclostomata они развиваются как настоящие аутозоиды, но по мере созревания половых продуктов все более дегенерируют. Некоторые исследователи мшанок относят к гонозоидам и так называемые

овицеллы или оэции — мешковидные полости, в которые поступают оплодотворенные яйца и развиваются зародыши (рис. 60 Б). Но скорее это часть тела аутозоида.

Авикулярии и вибракулярии специализированы значительно сильнее (рис. 60 В, Г). Они лишены пищеварительного тракта и сохраняют лишь следы полипида в виде небольшого клеточного образования, снабженного на конце пучком ресничек. Их камера, соответствующая цистиду аутозоида, заключает в себе сильно развитую мускулатуру, с помощью которой открывается и закрывается так называемя челюсть или мандибула, соответствующая оперкулюму аутозоида. Она закрывает отверстие в камеру. Авикулярии названы так из-за их формы, напоминающей птичий клюв. Когда эта «челюсть» выходит за пределы отверстия и приобретает форму длинного жгута, формируется вибракулярия. Эти две разновидности встречаются только у представителей Cheilostomata (рис. 60 В, Г).

Считают, что авикулярии выполняют функцию органа защиты от засорения колонии оседающими личинками губок, мшанок и другими животными. Функция вибракулярий неясна.

Кенозоиды лишены не только полипидов или их следов, но и наружного отверстия. Это трубчатые или пластинчатые образования, состоящие из хитинового покрова, обызвествленного или необызвествленного, выстилающей их эктодермы, и заполняющей внутренность камеры рыхлой мезенхимной тканью. Обычно они служат для прикрепления колонии к субстрату и для соединения цистидов между собой. Все эти члены колонии, лишенные пищеварительного тракта, существуют за счет питательных веществ, добываемых аутозоидами.

Мшанки размножаются половым и бесполым способами. Большинство их гермафродитны. Обычно мужские и женские половые продукты развиваются одновременно; имеется и протерандрический гермафродитизм: сначала особь функционирует как самец, а затем — как самка. Раздельнополость достоверно подтверждена для очень немногих видов.

Лишь небольшое количество видов откладывают яйца непосредственно в воду, где из них развивается планктонная личинка. У большинства мшанок яйца развиваются в полости тела половозрелых особей или в особых выводковых камерах (оэциях).

Для понимания положения класса Bryozoa в системе Prosopygia важно рассмотреть строение и метаморфоз одной из форм планктонных личинок — сифонаутеса, который характерен для мшанок из рода Membranipora (рис. 61 В). У остальных известных личинок мшанок налицо результат процессов упрощения и описываемые ниже особенности строения личинки выражены значительно слабее или исчезли. Сифонаутес Membranipora имеет примерно коническую форму, на поверхности несет «раковинку», створки которой соединены при помощи мышцы-замыкателя. Личинка обладает сквозным пищеварительным трактом с таким широким ротовым раструбом, что его называют оральной поверхностью или ресничной короной. Уже это делает ее похожей на актинотроху форонид. Как и у актинотрохи, у сифонаутеса имеется хорошо развитый предротовой ресничный пояс, а аналогичный ресничный пояс, расположенный позади рта, охватывает всю заднюю часть личинки с анальным отверстием, что наблюдается у актинотрохи на ранних стадиях развития. Кроме этого, на оральной стороне имеется так называемый грушевидный орган, богатый железистыми клетками. Он способен выворачиваться, напоминая этим зачаток туловища у личинок форонид. Вероятно, он гомологичен ему. С помощью этого органа садящаяся на дно личинка прикрепляется к субстрату. Происходит своеобразное смещение функций одной и той же морфоанатомической структуры у форонид и у мшанок. У форонид вырост, который, возможно, как и у мшанок возник в качестве прикрепительного органа, к функции закрепления в рыхлом субстрате добавил еще и функцию вместилища пищевода, желудка и отводящей петли кишечника, а также и защитную

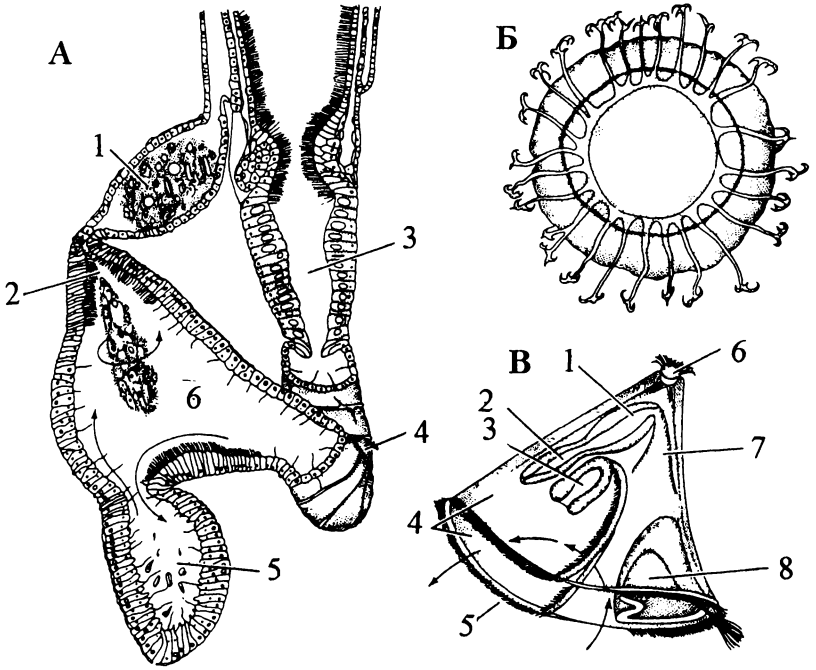


Рис. 61. Класс Bryozoa. Некоторые особенности строения (R. Brusca, G. Brusca, 2002):
А – строение пищеварительной системы: *1* – задняя кишка; *2* – пилорический отдел желудка; *3* – фаринкс; *4* – кардиальный отдел желудка; *5* – цекум; *6* – собственно желудок; Б – статобласт мшанок; В – строение личинки сифонаутес мшанки из рода *Membranipora*: *1* – средняя кишка; *2* – задняя кишка; *3* – прикрепительный орган; *4* – створки «раковинки»; *5* – ресничная корона; *6* – апикальный орган чувств; *7* – фаринкс; *8* – грушевидный орган

функцию. У мшанок он функционирует непосредственно в качестве органа, помогающего личинке мшанки зафиксироваться на твердом субстрате.

Затем начинается метаморфоз, суть которого в резорбции всех личиночных органов. В ее процессе подвергается гистолизу и кишечник. Одновременно на участке, противоположном месту прикрепления, появляется зачаток первой выпочковывающейся особи, которая и берет на себя питание развивающейся колонии. С помощью почкования, то есть одного из способов бесполого размножения, из личинки начинает сразу развиваться колония. В процессе этого ее трубчатый кишечник, подвергнутый регрессивным процессам, исчезает. Вместо него образуется просто скопление клеток. У почкующейся особи петля кишечника формируется как впячивание стенки тела из эктодермального покрова. Складывается парадоксальная ситуация: у аутозоидов мшанок отсутствует энтодерма.

В результате у высших мшанок клетки среднего отдела кишечника с возрастом переполняются непереваренными остатками пищи и дегенерируют вместе с лофофором и щупальцами, образуя бурую массу. Одновременно почкуется новая особь. У Gymnolaemata, например, отфункционировавший желудок оказывается внутри закладки вновь образующегося. В конце концов он выкидывается наружу в качестве так называемого «бурого тела» (рис. 62).

Почкование у мшанок приобретает черты не размножения, то есть тиражирования все новых особей без участия в этом полового процесса, а регуляторного процесса нормального функционирования колониального индивидуума (см. рис. 62).

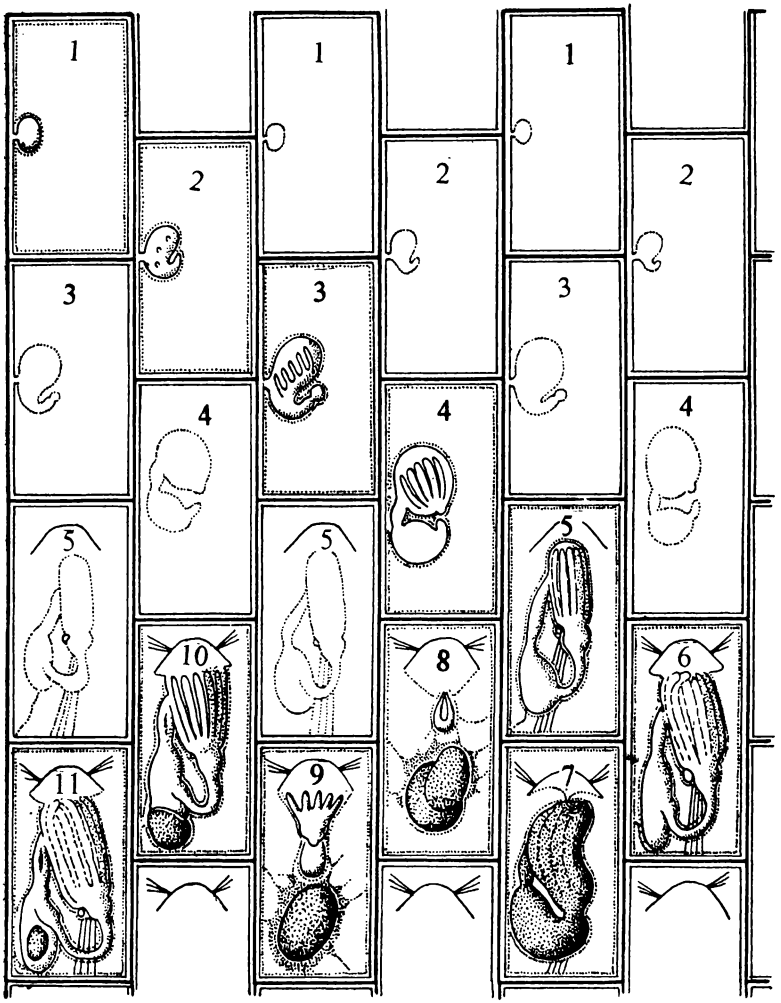


Рис. 62. Схема почкования и дегенерации у Cheilostomata (подкласс Gymnolaemata) (Клюге, 1963): *1* — эктодермальное утолщение с окружающей его мезодермой; *2* — закладка щупалец, образование анального отверстия и кишки; *3* — продолжение образования щупалец и пищеварительного тракта; *4* — начало отделения почки от стенки тела озция; *5* — почти сформированная особь, еще не способная к выпячиванию из цистида; *6* — сформированная функционирующая особь; *7* — начинающий дегенерировать полипид; *8* — распад полипида (образование бурого тела); *9* — бурое тело, окруженное фагоцитами и начинающая формироваться почка; *10* — коричневое тело, находящееся в цекуме почти сформированной особи; *11* — функционирующая особь с коричневым телом в цекуме

У мшанок из Phylactolaemata на фуникулюсе развиваются так называемые статобласты — богатые желтком клетки, обычно заключенные в хитиновые дисковидные створки (см. рис. 60 Б). Они могут оставаться прикрепленными к стенке тела и обеспечивать восстановление колонии после ее отмирания или же высвобождаться при жизни или после гибели данного аутозоида. В последнем случае они могут плавать и переноситься на большие расстояния. Статобласты очень устойчивы к замерзанию и высыханию. В умеренных широтах после зимовки из них развиваются особи-основатели колонии.

Принципиальное сходство плана организации мшанок и форонид налицо. Однако у мшанок на всем лежит печать упрощения, связанного с переходом к колониальности и вызванной ею миниатюризацией индивидуальных размеров, а также потеря отдельной особью ее индивидуальности. Каждый аутозоид живет очень небольшой промежуток времени и дегенерирует. Ему на смену приходит новый выпочковывающийся и нормально функционирующийся аутозоид. Колонии мшанок — следующий уровень организации животных. Половое размножение ведет уже к появлению не одиночной особи, а зачатка колонии.

Как уже упоминалось выше, в ископаемом состоянии описано более 15 000 видов. Первые находки известны из кембрия. В ордовике спектр обнаруженных форм заметно расширился. В триасе наблюдался некоторый спад видового разнообразия, но затем в юре происходит взрыв видообразования, демонстрируюший апогей развития мшанок. Но и в наше время эта группа широчайше распространена во всех океанах и, хоть и не так обширно, но и в пресных водах.

Современные мшанки подразделяют на три подкласса с пятью отрядами.

□ *Подкласс Phylactolaemata*

В состав подкласса входит единственный отряд Plumatellida

Представители подкласса относительно мало специализированы. Они имеют подковообразный лофофор со 120 щупальцами, эпистом, остатки кожно-мускульного мешка, метанефридии. Все виды пресноводные. В единственном отряде всего около 50 видов. Среди них выделяется *Cristatella mucedo* (рис. 63), колонии которой способны к медленному ползанию (10 см в день) с помощью мускулистой «ноги».

□ *Подкласс Stenolaemata*

В него тоже входит единственный отряд Cyclostomata только с морскими видами. Полипиды живут в цилиндрических трубках, полностью лишены эпистома, кожно-мускульного мешка и метанефридиев, имеют циклический лофофор, несущий около 30 щупалец. Некоторые другие особенности анатомии и морфологии были описаны выше. Полиморфизм существует, но развит относительно слабо. Для представителей отряда характерна так называемая полиэмбриония. Дробящаяся зигота образует комок бластомеров, затем распадающийся на несколько эмбрионов, которые могут отпочковывать третичные эмбрионы. Из одной зиготы может образоваться более 100 бластул. Большинство групп этого подкласса вымерли. В современной фауне представлены примерно 900 видов.

□ *Подкласс Gymnolaemata с двумя отрядами*

• Ctenostomata и Cheilostomata

Гимнолематы — наиболее многочисленные и преуспевающие среди мшанок. Их более 3000 видов, обитающих, в основном, в море, но встречающихся также в солоноватых и пресных водах. У них, как и в предыдущей группе, нет эпистома, кожно-мускульного мешка и метанефридиев и имеется циклический лофофор. Полиморфизм в колониях развит очень сильно. Аутозоиды короткие, коренастые. Среди представителей этого подкласса следует отдельно остановиться на австралийском роде *Selenaria* из Cheilostomata. Он известен в ископаемом состоянии из пород третичного периода Австралии. Но есть и современные виды, преимущественно обитающие в проливе Басса, между Австралией и Тасманией. Наиболее знаменит вид *S. maculata*. Это маленькие колпачковидные колонии, окрашенные в зеленый цвет. Они способны передвигаться, но не так как *Cristatella*, а как бы ковыляя на длинных ходулях-вибракуля-

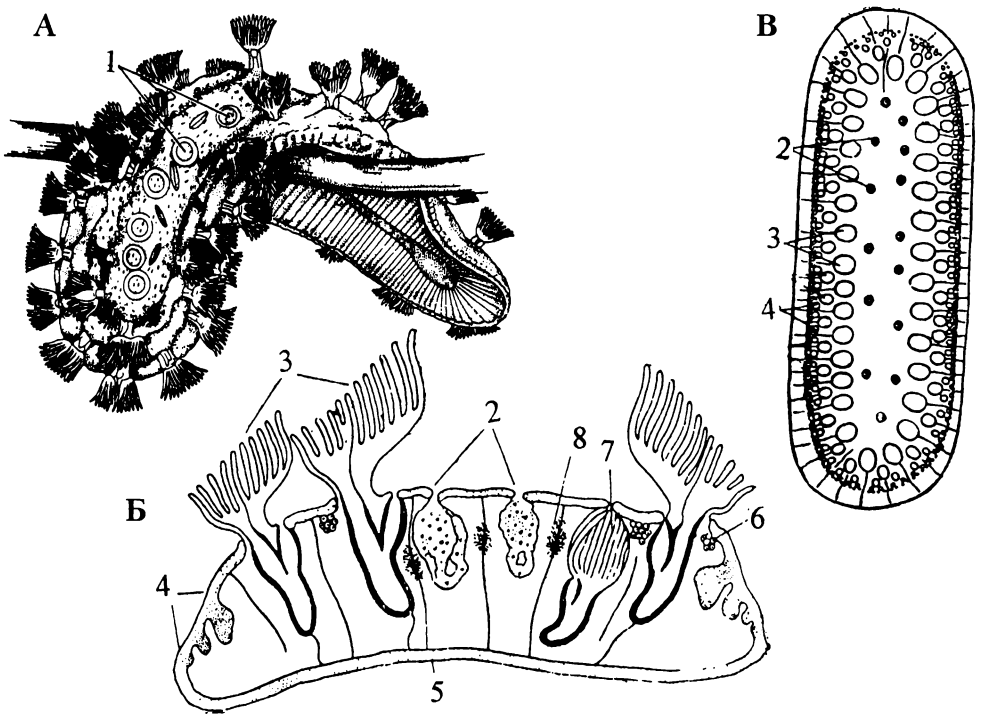


Рис. 63. Cristatella mucedo (подкласс Phylactolaemata):
А — живая колония (R. Brusca, G. Brusca, 2002); Б, В — схема колонии (Ливанов, 1963): поперечный разрез (Б) и вид сверху (В): *1* — статобласт; *2* — бурые тела; *3* — функционирующие полипиды; *4* — зона почкования; *5* — подошва; *6* — яичник; *7* —втянутый полипид; *8* — семенник

риях нижней стороны колонии. Скорость передвижения — до 1 м в час. Вид обитает на коралловых рифах. Отмечено, что колонии стремятся на освещенные участки. Предполагают, что такое поведение связано с присутствием в ее тканях симбиотических зооксантелл, как и у многих других рифовых беспозвоночных.

В отряде Ctenostomata в семействе Monobryozoontidae есть единственный род *Monobryozoon* с 3–5 видами, обитающими в атлантических водах Европы и Северной Америки. Виды этого рода приспособлены к жизни между частицами песчаного грунта. В результате этого из личинки развивается колониальная материнская особь, но каждая почкующаяся особь от нее отделяется и переходит к одиночному образу жизни.

Мшанки вместе с другими сидячими организмами входят в состав обрастания судов, портовых и гидротехнических сооружений. Особенно выделяется пресноводный вид *Plumatella fungosa*, образующий крупные колонии, способные, например, засорять водопроводную сеть.

☐ Класс Brachiopoda

Brachiopoda или плеченогие еще сильнее отличаются от форонид, нежели мшанки. По внешнему виду, благодаря двустворчатой раковине, одевающей тело снаружи, в начале позапрошлого века их относили к двустворчатым моллюскам (рис. 64). Только когда установили, что раковина плеченогих имеет верхнюю и нижнюю створки в отличие от правой и левой створок двустворчатых, а прочие черты организации

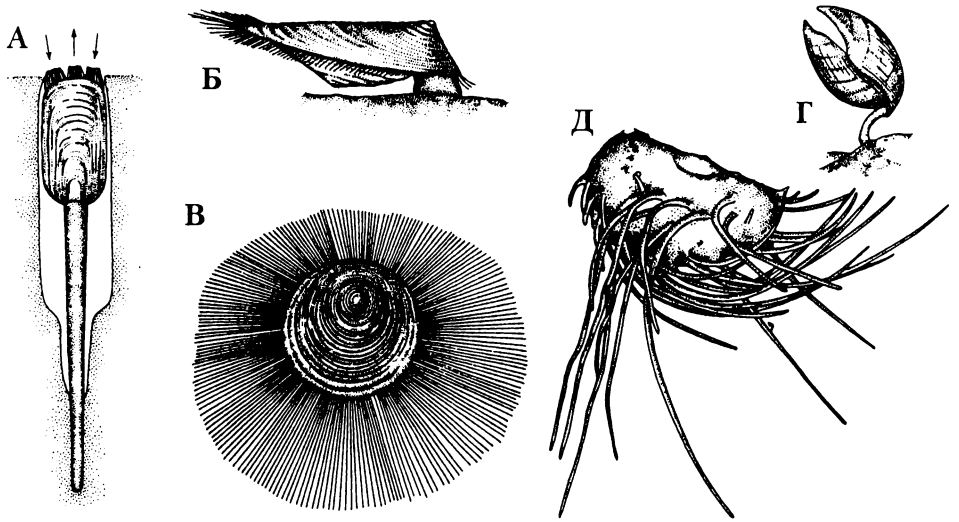


Рис. 64. Некоторые представители класса Brachiopoda (R. Brusca, G. Brusca, 2002): А–В — подкласс Inarticulata (А — зарывающаяся *Lingula*, стрелками обозначены токи воды, создаваемые лофофором. Б — *Discinisca*. В — *Pelagodiscus*); Г — Articulata (*Hemithyris*). Д — *Marginifera*, ископаемый вид из Перми (285 млн лет)

также весьма своеобразны, их выделили в отдельную группу Molluscoidea. Причина в том, что организация брахиопод — результат дальнейшей по сравнению с Phoronida и Bryozoa эволюции в сторону приспособления к питанию очень мелкой взвесью и к жизни на твердом субстрате. Для этого оказался необходим такой тонко настроенный, нежный ловчий аппарат, который потребовал помещения его в специальный защитный чехол. Двустворчатая раковина брахиопод прежде всего — именно такой защитный чехол для этого аппарата, занимающего почти 80% объема внутри нее. И лишь незначительная часть объема раковины занята остальным телом плеченогого.

В современной фауне представлены 335 исключительно морских видов с раковиной от 0,5 (например, *Pelagodiscus atlanticus*) до 8,4 см (*Magellania venosa*). В ископаемом состоянии обнаружены остатки более чем 12 000 видов, самый крупный из которых (*Gigantoproductus*) достигал 37,5 см.

Раковина плеченогих билатерально симметричная, неправильно овальной формы, часто верхняя створка менее выпукла, чем нижняя (рис. 65). Верхняя створка называется брахиальной, а нижняя — педальной. Ранее их также называли спинной и брюшной, но недавно выдвинуто предположение, что обе створки раковины по своему происхождению принадлежат спинной стороне эмбриона. Педальная створка имеет отверстие (форамен), через которое наружу выходит стебелек (ножка). В брахиальной створке располагается лофофор и поддерживающие его скелетные структуры.

Стенка раковины состоит из наружного органического по составу слоя (периостракума), и внутреннего слоя (или слоев), состоящего из углекислого или фосфорнокислого кальция (в первом случае в минеральной форме арагонита, а во втором — апатита), а также из белков (склеропротеинов или хитинофосфата). У некоторых видов на поверхности периостракума имеются шипы различной формы, с помощью которых животное прикрепляется к субстрату.

Подобно моллюскам, ткань, вырабатывающую раковину, называют мантийными лопастями или мантией. У многих брахиопод раковина имеет поры или пункты (букв.

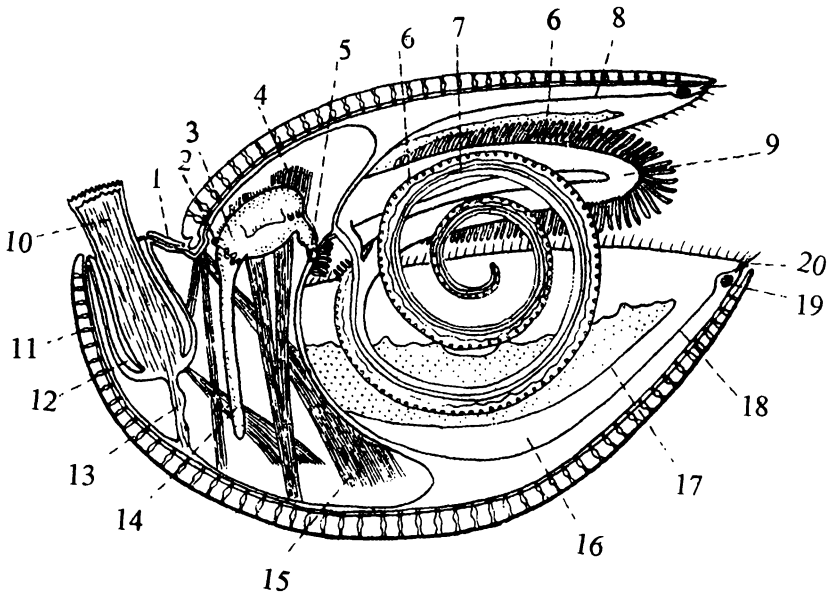


Рис. 65. Схема организации брахиопод из подкласса Articulata (Ливанов, 1963):
1 — сочленовная площадка; *2* — сердце; *3* — желудок; *4* — приводящие мышцы; *5* — ротовое отверстие; *6* — щупальца рук; *7* — перепонка борозды рук; *8* — спинная мантийная складка; *9* — начальная часть руки; *10* — ножка; *11* — педальная створка раковины; *12* — влагалище ножки; *13* — связка, идущая к ножке; *14* — кишка; *15* — отводящая мышца; *16* — мантийная полость; *17* — гонада внутри брюшной мантийной складки; *18* — брюшная мантийная складка; *19* — краевой канал целома; *20* — край мантии со щетинками

«точки» — рис. 66 А). Они начинаются от внутренней поверхности раковины, почти достигая периостракума, и содержат ткань, которая образована мантией. Функции этих мантийных папилл неизвестны. Предполагают, что это депо питательных веществ, а также дополнительный к лофофору орган газообмена. Есть также предположение, что секрет этой ткани может отпугивать сверлящих животных. Брахиопод с непористой раковиной называют импунктатными.

Прочное соединение брахиальной и педальной створок обеспечивается у небольшой части современных брахиопод специальной мускулатурой, а у большинства благодаря наличию кардинального (замочного) отростка, который расположен по средней линии раковины на заднем ее крае, а также набором замочных пластин, соединяющих основания опорной системы лофофора (брахиального скелета или круры) со срединной перегородкой (септой) и краями зубных ямок. Два симметричных зуба педальной створки так прочно охвачены стенками зубных ямок брахиальной створки, что отчленить одну створку от другой можно, только сломав замок .

В зависимости от химического состава (арагонитовые или апатитовые), а также от наличия или отсутствия замка брахиоподы делятся на две главные таксономические группы (см. рис. 64): замковых и беззамковых, Articulata (=Testicardines) и Inarticulata (=Ecardines).

Мантия, состоящая из свободной части (мантийные лопасти) в совокупности с прикрепленной к стенке раковины тканью, ее вырабатывающей, образует заполненную водой мантийную полость, в которой и заключен лофофор. Край мантии часто несет хитиновые щетинки, которые защищают мягкие ткани и служат фильтром, задерживающим крупные частицы от проникновения в мантийную полость (см. рис. 65).

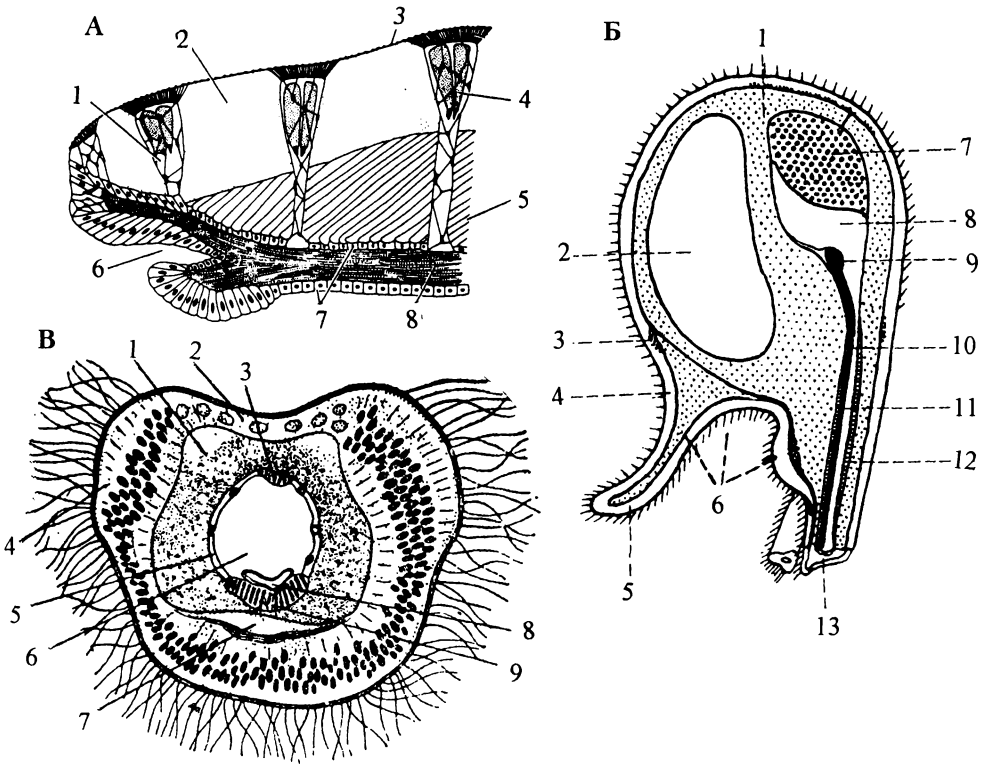


Рис. 66. Некоторые детали строения Brachiopoda (А — R. Brusca, G. Brusca, 2002; Б, В — Ливанов, 1963): А — схема поперечного среза через раковину и край мантии подкласса Articulata: *1* — мантийная папилла; *2* — наружный кальцифицированный слой раковины; *3* — периостракум; *4* — секреторные клетки; *5* — призматический слой; *6* — мантийная борозда; *7* — эпидермис; *8* — соединительная ткань; Б — схема поперечного среза руки: *1* — заполняющая соединительная ткань; *2* — большой целомический канал руки; *3* — нервные пучки; *4* — кроющий эпителий; *5* — перепонка, ограничивающая мерцательную борозду; *6* — борозда; *7* — мышца руки; *8* — малый канал преддиафрагмального целома; *9* — кровеносный сосуд руки; *10* — целомический канал щупальца; *11* — кровеносный сосуд щупальца; *12* — мышечные пучки щупальца; *13* — щупальце; В — поперечный срез через щупальце (сверху — наружная сторона): *1* — опорная пластинка; *2* — наружный кутикулярный эпителий; *3, 9* — продольные мышечные пучки; *4* — ресничный эпителий; *5* — целотелиальная выстилка целомического канала (*6*); *7* — нерв; *9* — кровеносный сосуд

Эпидермис мантийных лопастей и выстилающий изнутри створки мантии представляет собой кубический или (на мантийных лопастях и краевом участке мантии) столбчатый эпителий, который на лофофоре переходит в плотный ресничный эпителий. Под эпителием лежит слой соединительной ткани, которая вмещает продольные мускульные волокна там, где тело плеченогого не связано со створками. Внутренняя поверхность стенки тела выстлана перитонеальным эпителием, образующим внешнюю выстилку целома. Участки целома, проникающие в складки стенки тела в мантийных лопастях, называются мантийными каналами.

Плеченогие, как и мшанки, прикрепленные животные. Подавляющее большинство их (представители подкласса Testicardines, замковых брахиопод) фиксируют свое тело на твердом субстрате с помощью специального стебелька. Несколько видов (из подкласса Ecardines, беззамковых брахиопод) живут в норах, в глубине которых также прикрепляются с помощью стебелька, но имеющего другое строение. Стебелек

начинается в задней части педальной створки. У беззамковых брахиопод стебелек служит продолжением тела и содержит все обычные морфоанатомические структуры, лежащие под эпидермисом, включая соединительную ткань, мускулатуру, отрог целомической полости. У замковых в стебельке отсутствуют мускулатура и целом. Он превращается в крепкий короткий тяж, выходящий через щель в педальной створке. Под покровным эпителием и толстой кутикулой находится соединительная ткань с толстыми фиброзными волокнами. На дистальном конце стебелька имеются прикрепительные выросты, которые позволяют брахиоподе очень крепко зафиксироваться в субстрате. Управление стебельком происходит посредством внешних мышц, подходящих к нему изнутри тела.

У плеченогих остатки кожно-мускульного мешка сохранились только в стебельке у некоторых беззамковых брахиопод, да и то в специализированном виде. У остальных его распад на мускульные пучки завершен окончательно. Их набор и расположение в первую очередь определены развитием двустворчатой раковины. В результате появились специальные мускульные пучки, пркрепляющиеся к раковине и служащие для ее закрывания и приоткрывания. Они пронизывают туловищный целом.

У беззамковых брахиопод это две пары мощных аддукторов (передняя и задняя), плотно сжимающих створки, когда животное потревожено. У замковых брахиопод особенности строения мускулатуры обусловлены тем, что брахиальная створка связана с педальной шарнирным аппаратом замка так, что раковина бывает всегда лишь немного приоткрытой спереди, со стороны лежащего внутри лофофора. Несмотря на внешне ограниченные движения, для их осуществления имеется целый комплекс парных аддукторов (приводящая мышца), абдукторов (мышца-антагонист аддуктору) и ротаторов (поворачивающая мышца).

Как и у форонид с мшанками целомическая полость состоит из двух частей: лофофорного и туловищного целомов.

Лофофор, как и у остальных Prosopygia, представляет собой систему щупалец, создающих ток воды к ротовому отверстию. Он приносит пищевые частицы и растворенный в воде кислород. Благодаря тому, что лофофор снабжен защитным чехлом — раковиной, он остается неподвижным. Это пара усаженных щупальцами сложно устроенных выростов — руки, заполнящие всю мантийную полость. У беззамковых брахиопод форма лофофора поддерживается внутренним давлением заполняющей его целомической жидкости. У замковых руки укреплены специальным брахиальным скелетом — крурой. Основания круры (см. выше) могут быть единственной опорой лофофора. Но чаще всего крура разрастается в сторону переднего края раковины, может образовывать двойную петлю, ветви которой соединены впереди перекладиной. У некоторых брахиопод внутренние отростки круры, направленные навстречу друг другу, также срастаются. В результате образуется замкнутое кольцо вокруг ротового отверстия. Крура имеет довольно сложный состав. Основой ее служит органическая матрица, которая скрепляет собственно скелетные элементы — фибры, состоящие из углекислого кальция. В дополнение к этому брахиальная створка раковины несет на своей поверхности гребни и борозды, помогающие лофофору поддерживать его положение. Форма лофофора сильно варьируется от таксона к таксону от простой U-образной формы до очень сложных спирально закрученных рук. Но в любом случае как общую типовую норму можно принять наличие пары длинных выростов — рук, располагающихся справа и слева от ротового отверстия и несущих мерцательный желобок, который практически впадает в рот. Снизу желобок отграничен одним рядом щупалец, а сверху — хорошо выраженной перепонкой (рис. 66 Б). Ряд щупалец правой стороны подо ртом переходит в соответствующий ряд левой, а перепонка подходит справа и слева к медиальному участку надо ртом. Потоки воды, несущие пищевые частицы, создаются биением ресничек на щупальцах лофофора. Каждое щупальце несет ряды латеральных и фронталь-

ных щетинок. Латеральные реснички соседних щупалец частично перекрывают друг друга и переориентируют пищевые частицы из воды в сторону фронтальных щупалец реверсивным биением. Биение фронтальных ресничек направлено в сторону основания щупалец, что помогает улавливанию пищевых частиц.

У питающейся особи нитчатые щупальца лофофора, опушенные ресничками (рис. 66 В), образуют подвижную стенку, которая, прогоняя воду из входной части мантийной полости в выходную ее часть, осаждает пищевые частицы и направляет их́ в пищевую канавку, ведущую к ротовому отверстию.

Пищеварительный тракт начинается коротким пищеводом, который идет назад вдоль брахиальной стороны тела и переходит в желудок. В него двумя протоками впадает большая пищеварительная железа. Кишечник обычно образует петлю, подвешенную в хорошо выраженной целомической полости на брахиальном и педальном мезентериях. У беззамковых брахиопод петля кишечника доходит до стенки тела за лофофором медиально или латерально, заканчиваясь анальным отверстием. У замковых брахиопод кишечник без извивов и заканчивается слепо (см. рис. 65).

Такие кардинальные различия в строении пищеварительного тракта объясняются тем, что источники питания беззамковых и замковых брахиопод различны. Более мелководные беззамковые используют в пищу фитопланктон, состоящий из относительно крупных клеток, хотя и более мелких, чем объекты питания форонид и мшанок. Наличие у этих брахиопод сквозного пищеварительного тракта упрощает процедуру его освобождения от непереваренных частиц, в том числе остатков относительно толстостенных раковин диатомовых водорослей.

Замковые брахиоподы значительно более глубоководные животные и питаются более мелкими объектами — тонкой и мягкой взвесью. У абиссального вида *Abyssothyrtis wyvillei* до 97–99 % по массе составляют неорганические частицы менее 2 мкм, служащие ядрами коллоидного органического вещества, которое в адсорбированном состоянии осаждается из взвеси лофофорами. Питание мягкими частицами детрита или мельчайшими агрегатами с малым содержанием неперевариваемого балласта считают причиной утраты замковыми брахиоподами сквозного пищеварительного тракта. Этим же, вероятно, вызвана гипертрофия пищеварительной железы по сравнению со мшанками и форонидами, у которых она вообще отсутствует. Полагают также, что неусвоенная часть пищи уплотняется в передней части пищеварительного тракта и выбрасывается через рот в моменты схлопывания раковины.

Из-за адаптации к питанию предельно мелкой взвесью замковые брахиоподы тяготеют к материковому склону, где нет или очень мало плактонных водорослей. Их попадание в раковину вызывают реакцию отторжения: одно или несколько щупалец, сгибаясь, пропускают нежелательные частицы через фильтрующую стенку в выходную часть мантийной полости. При чрезмерной концентрации таких нежелательных частиц — неважно, органического или неорганического происхождения, створки захлопываются, и особь перестает питаться. Сохранение таких условий более или менее продолжительное время ведет к гибели замковых брахиопод. Так, разрушение биоценозов на шельфе и склонах о-ва Корсика, в которых доминировали брахиоподы, было связано с лесными пожарами, в результате которых произошло резкое повышение концентрации неорганической взвеси в прибрежных водах. Вспышка развития фитопланктона как следствие эвтрофикации столь же губительна для замковых брахиопод.

Кровеносная система брахиопод до сих пор изучена недостаточно. Она открытая и состоит из кровеносных сплетений в стенках пищевода и желудка, а также из пропульсаторной части (сердца), которое лежит в брахиальном мезентерии почти над желудком (у *Crania* имеется несколько «сердец»). От сердца отходят сосуды вперед и назад. Передний сосуд над глоткой делится на правый и левый сосуды, идущие в

соответствующие руки лофофора. Под пищеводом они образуют анастомоз (дериват кольцевых сосудов форонид?). В лофофорах сосуды дают слепые веточки в каждое щупальце. Вблизи от сердца брахиальный сосуд дает еще две веточки, каждая из которых подразделяется на вторичную брахиальную и педальную, направляющиеся к нефридиям и гонадам. Они же образуют обширные кровеносные синусы внутри гонад в мантийных складках.

Главная функция кровеносной системы у брахиопод, несомненно, трофическая. Газообмен осуществляется через поверхность тела, но, прежде всего, через мантию и щупальца. В качестве дыхательного пигмента функционирует гемиэритрин, содержащийся в некоторых целомоцитах. Следовательно, транспорт кислорода осуществляется целомической жидкостью, а не кровью.

Брахиоподы имеют один или два нефридия, нефростомы которых располагаются в туловищном целоме. Их нефродукты открываются порами в мантийную полость. Метанефридии функционируют и в качестве гонодуктов, и в качестве экскреторного органа, выводящего наружу заполненные экскретом целомоциты.

Нервная система брахиопод отчасти редуцирована. Над- и подглоточный ганглии связаны кольцевым коннективом. Нервы отходят от ганглиев и кольцевого нерва и иннервируют разные части тела, особенно мускулатуру.

Органы чувств развиты слабо. Выделяются тактильные рецепторы мантийных лопастей, а также хеморецепторы мантии и щупалец. По крайней мере, у некоторых беззамковых брахиопод из рода *Lingula* обнаружена пара статоцистов, что, возможно, связано с необходимостью ориентации в пространстве при их зарывающемся образе жизни.

У брахиопод отсутствует бесполое размножение. Это следствие их крайней специализации. Большинство видов раздельнополы. Гаметы образуются из половых клеток, группками разбросанных в целотелии. Они выпадают в целомическую жидкость и выносятся наружу через метанефридии. В большинстве случаев наблюдается наружное оплодотворение. У некоторого количества видов, однако, известно вынашивание эмбриона до личиночной стадии. В этих случаях мужские гаметы попадают с потоком воды, образуемым лофофром самки, в специальные «выводковые» зоны, где и происходит оплодотворение. У *Argyrotheca*, например, вынашивание эмбрионов происходит в гипертрофированных нефридиях. У других это происходит в руках лофофора, в специальных участках мантии или видоизмененных углублениях створок раковины.

Как уже упоминалось, в современной фауне встречаются 335 видов брахиопод. Они подразделяются на два подкласса: беззамковые (Ecardines или Inarticulata) и замковые (Testicardines или Articulata). Различия между ними были описаны выше. В состав первого подкласса входят два отряда: Lingulida и Acrotrtida примерно с 45 видами. Это относительно мелководная группа, представители которой, как и все остальные брахиоподы, ведут прикрепляющийся к субстрату образ жизни, но поселяются в норах (как *Lingula*) или прирастают к субстрату непосредственно педальной створкой.

Замковые брахиоподы подразделяются на три отряда: Rhynchonellida, Thecideida и Terebratulida. Это более глубоководные формы, питающиеся значительно более мелкой взвесью.

Относительно небольшое количество видов современных брахиопод (335 видов) может ввести в заблуждение и заставить подумать, что это редкие животные в современной морской фауне. Но это не так. В состав класса входят двадцать семь семейств, 93 рода на всего лишь 335 видов. Это красноречиво свидетельствует о том, насколько велико разнообразие современных брахиопод. Наибольшее количество современных плеченогих (31%) обнаружено в тропиках и северных субтропиках (32%). Большинство их приурочено к наружной кромке шельфа и верхней части материко-

вого склона, где повсеместно отмечается зона биоценозов с преобладанием сестонофагов (видов, питающихся взвесью). 63 современных вида брахиопод, относящихся к 30 родам 14 семейств, обитают глубже 2000 м. Самые глубоководные находки живых особей отмечены на глубинах 4337–5530 м. Пустые раковины двух видов встречены на глубинах 7460–7700 м.

Брахиоподовые биоценозы четко маркируют расположение глубоководного естественного донного биофильтра за пределами фотической зоны (глубины, в пределах которых возможен фотосинтез). Они, вместе с губками и мелководными биоценозами сестонофагов, образуют мощную систему самоочищения морей. Брахиоподы — прекрасный индикатор для оценки состояния этой системы. Изменения плотности их поселений и размерной структуры популяций могут служить для оценки состояния и для прогнозирования будущих изменений биофильтра океана.

≡Тип Echinodermata (Иглокожие)≡

Иглокожие, наряду с моллюсками, одни из наиболее известных морских животных. Этим они обязаны причудливой форме, яркой окраске, своим широчайшим распространением и высокой численностью. Правда, в отличие от моллюсков, иглокожие — чисто морские беспозвоночные, живущие лишь в полносоленых морях. В настоящее время известны около 7000 видов, тогда как в ископаемом состоянии найдены более 13 000 видов. Размеры тела варьируются от менее чем 1 см (голотурии и офиуры) до 1 (некоторые морские звезды) или 2 м (некоторые голотурии). А у одной мезозойской морской лилии из рода *Pentacrinus* длина рук достигала 0,5 м, а стебелька — до 21 м. Современные иглокожие, как и моллюски, преимущественно обитатели дна, освоившие весь Мировой океан от уреза воды до его наибольших глубин. Исключение — небольшая группа пелагических голотурий. Иглокожие — всегда одиночные и почти всегда свободноживущие беспозвоночные. Исключение — опять-таки голотурия *Rynkatropa pawsoni*, комменсал рыбы «морской черт».

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Современные Echinodermata — типично целомические беспозвоночные. Но первое же знакомство с их морфологией и анатомией обнаруживает такие особенности их организации, которые с несомненностью свидетельствуют о каких-то специфических сложностях, с которыми столкнулась эта группа животных на эволюционном пути, пройденном ею.

Несмотря на огромное разнообразие, все иглокожие характеризуются рядом уникальных черт строения, выделяющих эту группу среди других Amera. В первую очередь это пятилучевая симметрия, характерная для подавляющего большинства иглокожих. В результате тело иглокожих поделено на 10 частей (секторов). Секторы, в которых располагаются радиальные каналы амбулакральной системы и амбулакральные ножки (см. ниже), называются амбулакрами или радиусами. Они чередуются с межрадиальными секторами, которые так и называются интеррадиусами или интерамбулакрами. У различных иглокожих радиусы и интеррадиусы выражены по-разному. Но пятилучевая симметрия выглядит вторичной, словно наложенной поверх двусторонней симметрии, доставшейся им от билатеральных предков (см. ниже). И это сочетание тоже уникально.

Покровы иглокожих представлены кожей (cutis), то есть сложным комплексом тканей, объединенных для выполнения функции защиты внутренней среды организма от внешних воздействий (см. рис. 67). В него входят эпидермис, который у морских ежей и звезд представлен мерцательным эпителием, но кутикуляризован, и на чашечке морских лилий, а также у офиур сливается с подстилающей его тканью основного вещества. Слабо развит эпителий и у голотурий. У них роль пограничного

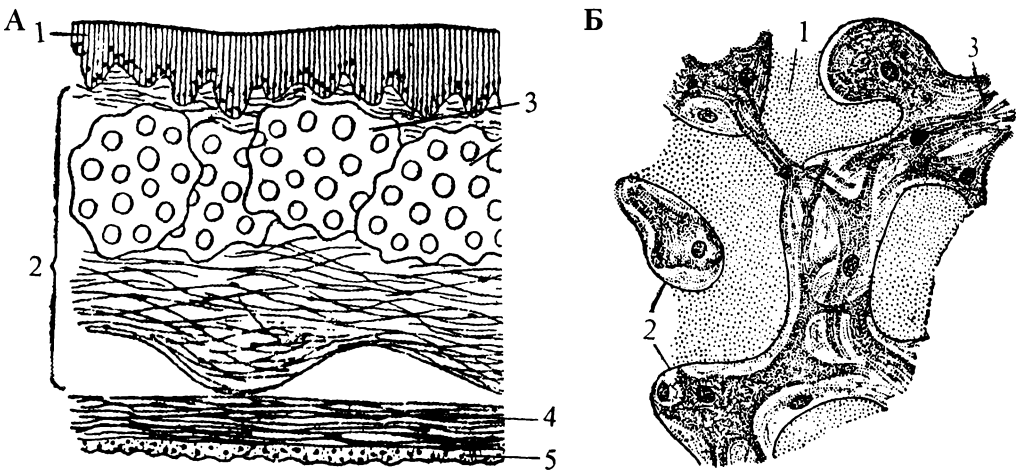


Рис. 67. Строение покровов иглокожих (Ливанов, 1955):
А — разрез через стенку тела голотурии: *1* — покровный эпителий; *2* соединительнотканный слой кожи; *3* — пластинки скелета; *4* — мускулатура; *5* — целомический эпителий; Б — разрез через пластинку скелета морской звезды *Astropecten aurantiacus*: *1* — кальцит; *2* — соединительнотканные тяжи с клетками (*3*)

образования — покровов — берет на себя слой основного вещества, богатый коллагеновыми волокнами. Кроме эпидермиса и ткани основного вещества в формировании кожи играют важную роль мезенхимные элементы, вторгающиеся своими клетками в коллагеновые скопления ткани основного вещества. Они образуют соединительную ткань. Именно эти клетки продуцируют скелет иглокожего, который часто называют внутренним. Но на самом деле он — неотъемлемая часть кожи Echinodermata (рис. 67 Б). Скелет состоит из углекислого кальция в минеральной форме кальцит с небольшой примесью углекислого магния. Каждый скелетный элемент независимо от размеров и формы имеет кристаллографические и оптические свойства отдельного кристалла кальцита, в том числе двойное лучепреломление. Степень развития, а у голотурий — редукции — скелета, сильно варьируется. Диапазон вариаций — от большего или меньшего количества своеобразных продырявленных известковых пластинок (рис. 67 А) до мощного панциря. Поры в известковых пластинках пронизаны волокнами ткани основного вещества и выростами мезенхимных клеток, а пластинки связаны между собой, кроме этого, мышечными клетками. Все вместе образует прочную и упругую стенку тела — опору и защиту внутренних органов иглокожих.

Снизу кожа тоже выстлана мерцательным эпителием, представляющим собой стенку вторичной полости тела, целома (см. рис. 67 А).

Движение (локомоция) и захват пищи у иглокожих осуществляются с помощью специальной сосудистой (амбулакральной) системы, представляющей собой дериват участка целома, специализированного для выполнения этих функций. В наиболее типичном случае она состоит из кольцевого канала, окружающего короткий пищевод, и пять радиальных, отходящих от кольцевого и заканчивающихся слепо или же коротким чувствительным отростком (рис. 68). Радиальные каналы дают попарно боковые веточки к ножкам, которые называются амбулакральными. У основания каждой ножки находится тонкостенный пузырек или ампула. Между радиальными каналами (интеррадиально) от кольцевого канала отходят большие мешки с сильно растяжимыми тонкими стенками — полиевы пузыри. Они служат резервуарами амбулакральной системы. Число полиевых пузырей сильно варьируется, а у некоторых

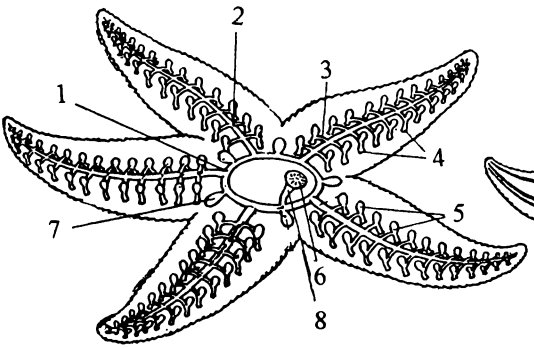


Рис. 68. Строение амбулакральной системы иглокожих на примере морских звезд (Беляев, 1968):
1 — кольцевой канал; *2* — радиальный канал; *3* — боковые ветви радиального канала; *4* — амбулакральные ножки; *5* — ампулы амбулакральных ножек; *6* — мадрепоровая пластинка; *7* — каменистый канал; *8* — полиевы пузыри

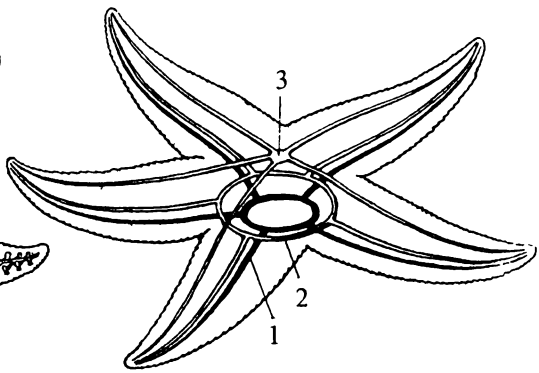


Рис. 69. Строение нервной системы иглокожих на примере морских звезд (Беляев, 1968):
1 — эктонейральная, *2* — гипонейральная и *3* — апикальная нервные системы

форм они могут отсутствовать вообще. В одном из интеррадиусов от кольцевого отходит единственный каменистый канал, названный так из-за того, что в его стенках имеются отложения углекислого кальция. Его иногда называют «ресничным насосом», так как многочисленные ресничные клетки, выстилающе его изнутри, создают устойчивый ток жидкости внутри канала. На противоположном конце он соединяется с так называемой мадрепоровой пластинкой или мадрепоритом, как правило, лежащей на аборальной стороне иглокожего в одном из интеррадиусов. Мадрепорит пронизан мельчайшими отверстиями — порами, через которые в амбулакральную систему поступает вода. Именно наличие мадрепоровой пластинки придает телу иглокожих билатеральную симметрию. Ее ось проходит через интеррадиус, в котором лежит мадрепорит, и противостоящий радиус.

Основное назначение амбулакральных ножек у значительной части иглокожих (морских звезд, большинства голотурий и ежей) — передвижение по субстрату. В этом случае жидкость амбулакральной системы нагнетается из кольцевого в радиальные каналы, откуда по боковым ветвям поступает в ампулы ножек. Благодаря сокращению мышечных волокон в стенках ампул жидкость из них поступает в ножки, которые от этого сильно вытягиваются и соприкасаются с субстратом. В момент прикосновения сокращаются мышцы подошвы, и она работает как присоска, прикрепляя ножку к поверхности. Одновременно железы подошвы выделяют клейкую слизь. Соединение настолько крепкое, что порой легче оторвать ножку, чем отсоединить ее от субстрата. Последующее сокращение прикрепившихся ножек подтягивает все тело животного, а жидкость из ножки потупает в расслабившуюся к этому моменту ампулу. В ампулах имеются специальные клапаны, регулирующие процесс ее наполнения.

Состав амбулакральной жидкости близок к морской воде, но содержит различные клеточные элементы (целомоциты), белок, а также ионы калия.

Строение амбулакральной системы и ее функции варьируются от одной группы иглокожих к другой, а иногда и внутри групп. Описание отклонений будет дано ниже, в соответствующих разделах.

Нервная система иглокожих несет признаки упрощения. Она состоит из трех отделов, два из которых, гипонейральная и апикальная системы, несут моторные функции (рис. 69). Они заметно варьируются по степени своего развития, иногда очень

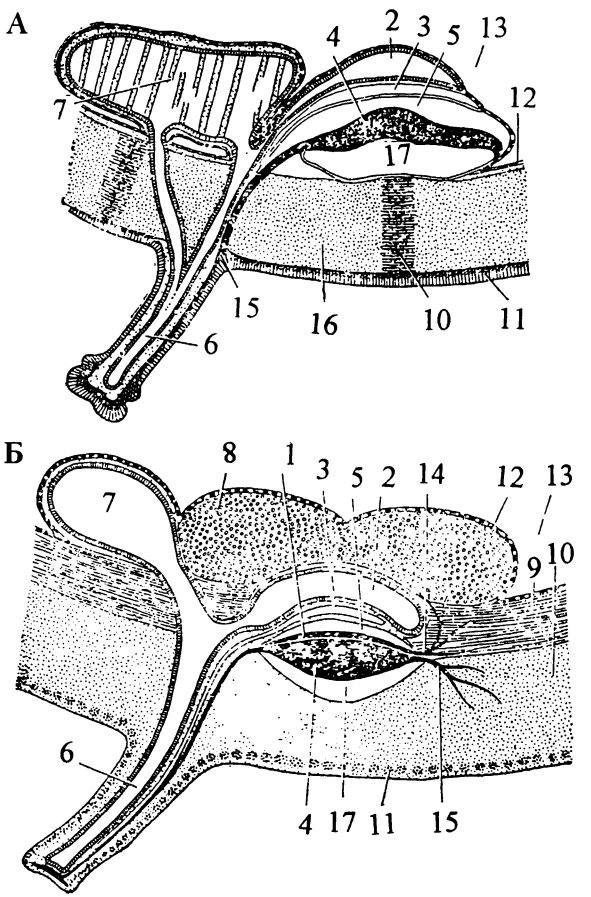


Рис. 70. Поперечный разрез через стенку тела морского ежа (А) и голотурии (Б) по радиусу (Ливанов, 1955): *1* и *4* — гипонейральная и эктонейральная нервные системы; *2* — радиальный канал амбулакральной системы и канал в ножку (*6*); *3* — кровеносный сосуд; *5* — перигемальная система; *7* — ампула амбулакральной ножки; *8* и 9 — продольные и кольцевые мышцы; *10* — соединительнотканный слой кожи; *11* покровный эпителий; *12* — целотелий; *13* — целом; *14* и *15*— двигательный и чувствительный нервы; *16* — пластинка скелета; *17* — эпинейральный канал

слабого, в разных классах иглокожих. Третий отдел, состоящий из чувствительных нервов (эктонейральная система), хорошо развит у всех представителей типа. Все три системы тесно связаны между собой. Каждая состоит из нервного кольца и отходящих от него радиальных нервов, число которых равно количеству амбулакров. И кольца, и стволы состоят из нервных клеток и нервных волокон и представляют собой нервные центры, воспринимающие и проводящие раздражения. Эктонейральный отдел у морских лилий и морских звезд залегает непосредственно в эпителии амбулакральных желобков (рис. 70, *4*). Глубже нее, но отделенная от эктонейральной системы только прослойкой соединительной ткани, лежит гипонейральная система (рис. 70, *1*). Апикальный отдел залегает вблизи аборальной стороны тела и связан там с целомическим эпителием.

Органы чувств иглокожих развиты слабо. Это преимущественно механорецепторы, разбросанные в виде многочисленных чувствительных клеток, одиночных или собранных в группы (рис. 71). У немногих иглокожих есть светочувствительные органы в виде простой глазной ямки. Наиболее развитые из них — у морских звезд на концах лучей (рис. 71 В). У морских ежей имеются пигментные пятна, расположенные над концами радиальных каналов амбулакральной системы, которые тоже реагируют на свет. У некоторых зарывающихся или очень глубоководных голотурий имеются так называемые отоцисты (рис. 71 Б), построеные по типу органов равновесия (пузырек, содержащий некоторое количество мелких статолитов, и связанный непосредственно с радиальными нервами).

Кровеносная система иглокожих тоже характеризуется пятилучевой симметрией. Она состоит из околоротового кольца и пяти радиальных кровеносных сосудов, идущих в амбулакры вдоль водоносных каналов амбулакральной системы (рис. 72). У части иглокожих (морские ежи, звезды и офиуры) имеется еще один — аборальный кольцевой сосуд, от которого отходят боковые ветки к гонадам. Аборальный отдел

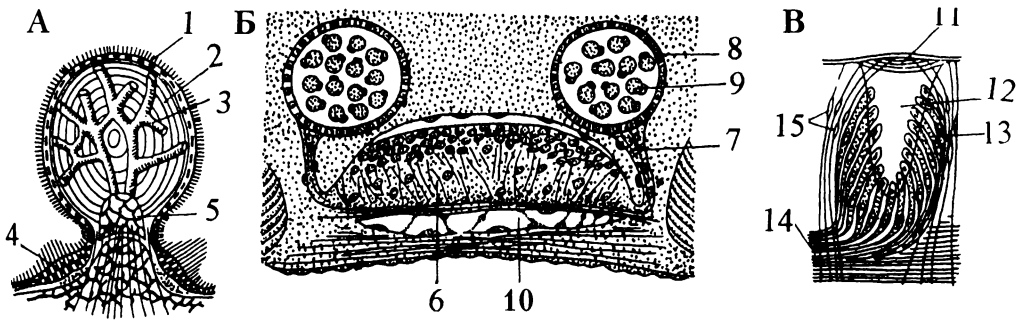


Рис. 71. Схемы строения органов чувств иглокожих (Беляев, 1968):
А – сферидий морского ежа (в разрезе); Б – отоцисты голотурий (в разрезе); В – глазок морской звезды (в продольном разрезе); *1* – ресничный эпителий; *2* – известковое тело сферидия; *3* – система каналов; *4* – чувствительные клетки; *5* – стебелек сферидия; *6* – радиальный нерв; *7* – нерв отоциста; *8* – отоцист; *9* – отолиты; *10* – радиальный канал амбулакральной системы; *11* – линза; *12* – глазная ямка; *13* – чувствительные клетки; *14* – нервные волокна; *15* – опорные клетки

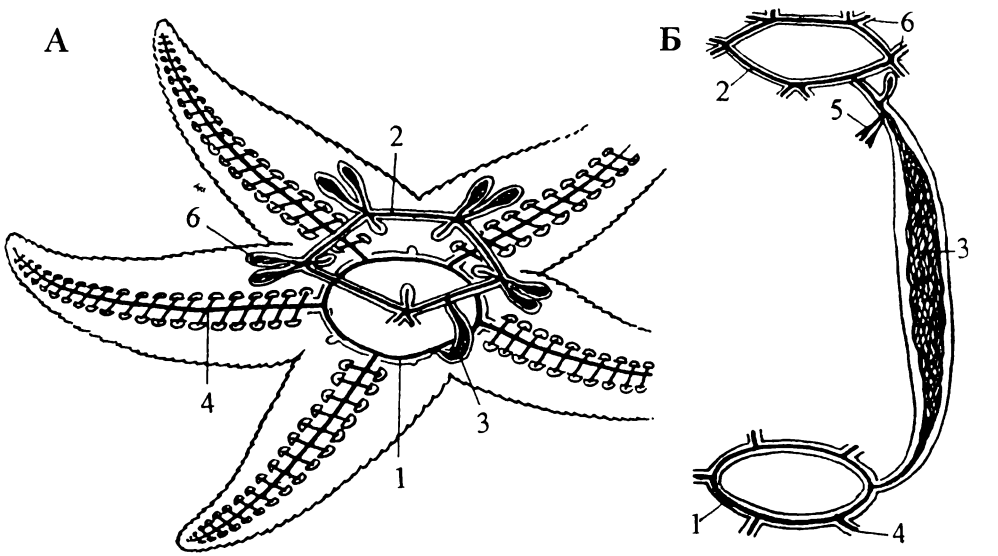


Рис. 72. Строение кровеносной системы иглокожих на примере морских звезд (Беляев, 1968):
А – общая схема; Б – кольцевые каналы и осевой орган; *1* – ротовой (оральный) кольцевой канал; *2* – аборальный кольцевой канал; *3* – сосуды осевого органа; *4* – радиальные каналы; *5* – сосуды кишечника; *6* – сосуды гонад

кровеносной системы соединяется с оральным посредством специального осевого синуса. Кровеносная система иглокожих скорее представляет собой систему сообщающихся лакун, нежели кровеносных сосудов. Она лишена собственных стенок и образована просветами в рыхлой мезенхиме. Особенно сильно эта мезенхима развита внутри осевого синуса, образуя так называемую губчатую ткань. Эта часть гемальной системы называется аксиальной (то есть осевой) железой. Она вырабатывает различные целомоциты. По своему составу жидкость, заполняющая кровеносную систему, близка к целомической или заполняющей амбулакральную систему. По выполняемым ею функциям гемальная система скорее сравнима с лимфатической системой

позвоночных животных, так как выполняет в первую очередь трофическую функцию: разносит по телу питательные вещества. Поэтому в стенке кишечника имеются мощные кровеносные лакуны. Правильного движения кровеносной жидкости у иглокожих нет, хотя наблюдается пульсация стенок некоторых сосудов.

С кровеносной системой тесно взаимодействует еще одна система каналов. В отличие от кровеносных, ее каналы выстланы эпителием, так как вся система, называемая перигемальной (псевдогемальной), развивается как дериват общего целома, образованный его обособленными участками (рис. 70). Она окружает кровеносную систему и состоит из окологлоточного кольца, расположенного между амбулакральным и околоротовым нервным кольцами, и пяти радиальных каналов, заходящих в амбулакры и тянущихся между радиальными нервами и амбулакральными каналами. Жидкость перигемальной системы идентична целомической и содержит большое количество амебоцитов. Полагают, что она выполняет трофическую функцию по отношению к нервной системе, со стволами которой тесно связана. Кроме того, нервные стволы, заключенные между гемальной и перигемальной системами, предохраняются ими от сдавливания. В разных группах иглокожих она развита по-разному, а у морских лилий вообще отсутствует.

Осевой комплекс органов характерен для иглокожих так же, как для моллюсков — мантийный (рис. 73). Он представляет собой пространственное объединение разнородных морфоанатомических структур, принадлежащих разным органам, входящим в состав амбулакральной, кровеносной и репродуктивной систем, а также участками целома. Основными элементами этого комплекса служат каменистый канал амбулакральной системы, мадрепоровая пластинка, осевая часть кровеносной системы, так и называемая осевым органом, в виде вытянутого мешка, заполненного губчатой тканью со сплетением кровеносных лакун и сосудов с большим количеством амебоцитов. Кроме этого, в состав комплекса входят два обособленных участка целома (левый и правый осевые синусы; правый называют также перикардием из-за способности к пульсации, благодаря которой обеспечивается движение крови), как бы обнимающие осевой орган и, наконец, так называемый половой тяж, заключенный в особом участке полости тела — половом синусе. Предполагают, что половой тяж одновременно служит эндокринной железой.

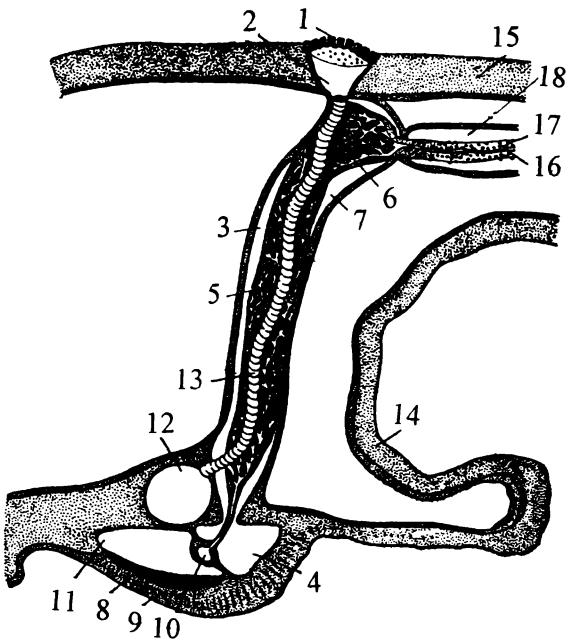


Рис. 73. Схема строения осевого комплекса иглокожих на примере морской звезды (Ливанов, 1955):
1 — мадрепорит; *2* — ампула; *3* — левый передний целом с оральным кольцом (*4*); *5* — оральная часть осевого органа; *6* — его аборальная часть; *7* — правый передний целом; *8* — гипонейральное и *9* — эктонейральное кольца нервной системы; *10* — околоротовое кольцо нервной системы; *11* — кольцо перигемальной и *12* — амбулакральной систем; *13* — каменистый канал; *14* — стенка кишечника; *15* — стенка тела; *16* — аборальный кровеносный сосуд с лимфоидными образованиями на нем (*17*) в половом целоме (*18*)

Целом иглокожих очень обширен, но его строение, как и у боль-

шинства других Amera, на взрослых этапах онтогенеза несет на себе отпечаток эволюционных преобразований, которые перенесли иглокожие за сотни миллионов лет их филогенеза. В целотелии имеется большое количество ресничных (мерцательных) клеток. Он выстилает бо́льшую часть внутренних органов. Особенности расчленения целома варьируются от группы к группе иглокожих. Его формирование у взрослых особей из личиночного целома будет описано ниже. У морских ежей, например, различают эпи- и гипогастрические целомические мешки, следующие за извивами кишечника. Но у некоторых иглокожих мезентерий между ними исчезает и образуется обширный перивисцеральный целом. Кроме них, как уже упоминалось выше, имеются такие целомические образования, отделенные друг от друга, как амбулакральная и перигемальная системы, а также правый и левый осевые синусы. Общая полость тела, представленная эпи- и гипогастрическими мешками целома, заполнена так называемой перивисцеральной жидкостью. Она прозрачна и близка по своему составу к морской воде. Однако эта жидкость содержит большое количество белка и клеточных элементов. Целомическая жидкость находится в постоянном движении благодаря работе ресничных клеток ее стенок. Поскольку целом утратил у иглокожих свои опорные функции, на первый план вышли те из них, что касаются в первую очередь обмена веществ: трофическая, дыхательная и эскреторная. У некоторых иглокожих в перивисцеральной жидкости имеются красные кровяные клетки, содержащие гемоглобин. Диффузия газов осуществляется специальными выростами покровов — кожными (морские звезды) и околоротовыми (голотурии) жабрами. Экскреция происходит на клеточном уровне: специальные клетки нефроциты или нефрофагоциты захватывают продукты экскреции и удаляют их наружу через покровы тела.

В рамках этих общих для всех иглокожих признаков, они, в зависимости от освоенной данной группой адаптивной зоны, от образа жизни, сформировали свои характерные варианты общего плана строения.

Сочетание преобладающей у них пятилучевой симметрии внешнего и внутреннего строения с билатеральной симметрией амбулакральной системы и ассимметрией пищеварительного тракта, наличие нескольких причудливо друг с другом соотносящихся целомических мешков, с первого взгляда заводят в тупик, заставляя недоумевать: откуда это могло взяться, так как морфология и анатомия иглокожих не содержит бросающихся в глаза черт преемственности от других целомических животных.

Ключом к пониманию того, как сформировался характерный для иглокожих план организации, послужили исследования развития ранних стадий их онтогенеза. На этом основании еще в 1869 году И. И. Мечников, а затем 1888 году Р. Земон и в 1892 году О. Бючли вводят в научный обиход представление о происхождении иглокожих от свободно живущих билатерально симметричных предков. Гипотетическая форма, от которой якобы произошли иглокожие, была названа «диплеврулой», то есть буквально «двубокой» (рис. 74). Можно по-разному относится к построению гипотетических предковых форм. Этот подход, используемый огульно и умозрительно, сильно себя скомпрометировал еще в XIX веке. Но в данном случае при взгляде на «диплеврулу» бросаются в глаза черты ее общего сходства с планом организации тех амерных целомат, что имеют лофофор (Sipunculida, Prosopygia): разделение целома на туловищный и лофофорный, наличие пары целомодуктов. С этой точки зрения становятся понятны особенности кровеносной системы иглокожих, имеющей кольцевое строение. Бросается в глаза также, что личинка иглокожих утратила черты сходства не только с трохофороподобными личинками кольчатых червей, но и с личинками других амерных целомат. Это еще раз подчеркивает, что эволюционная судьба иглокожих оказалась значительно более сложной и глубоко затронула уже самые ранние стадии их онтогенеза, приведя к выпадению из них трохофорной личинки. У иглокожих личинка несет черты сходства с более измененными амерны-

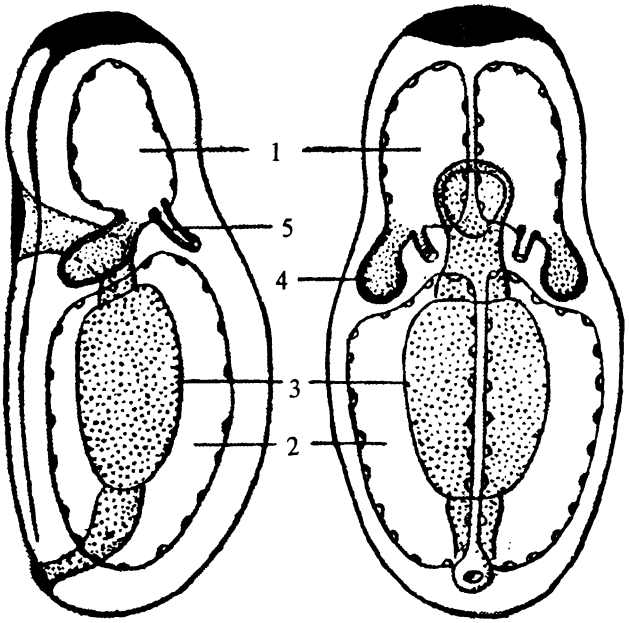


Рис. 74. Схема организации диплеврулы иглокожих (слева — вид сбоку, справа со спинной стороны) (по Ливанов, 1955): *1* — передние (преддиафрагмальные) и *2* — задние (туловищные) мешки целома; *3* — кишечник; *4* — зачатки целома лофофора (гидроцеля); *5* — целомодукт

ми целоматами и рекапитулирует основные этапы филогенеза собственно Amera и собственно Echinodermata.

Несмотря на все разнообразие форм, характерных для личинок иглокожих, они обязательно проходят сходные стадии, на основании которых и была разработана концепция «диплеврулы». Она имела элипсоидную форму, была несколько уплощена вентрально, с ротовым отверстием в передней части тела с брюшной стороны и анальным — вблизи заднего конца последней. Диплеврула имела пару целомических мешков в задней части тела по бокам от кишечной трубки и еще одну пару — справа и слева от рта (рис. 74). Предполагается, что две пары целомических мешков образовались разделением исходной единственной пары. Закладка сначала единственной пары целомических мешков прослеживается у некоторых иглокожих в эмбриональном развитии (рис. 75). Это подтверждается также наличием единственной пары целомодуктов, оставшихся в преддиафрагмальных целомических мешках и сменивших функцию с экскреторной на функцию обеспечения водой гидроцелей — выростов головных мешков. Следовательно, у иглокожих наблюдается обычное для амерных целомат явление. Только метанефридии оказались в лофофорном целоме. Такая диплеврула очень близка по строению к личинкам иглокожих, которые от нее отличаются лишь большим или меньшим развитием выростов тела, обеспечивающих их парение в толще воды.

Из первой пары целомических мешков, причем только с левой стороны развивается позднее амбулакральная система (см. рис. 75). Личинка как бы демонстрирует начало ее развития и из правого мешка, но затем этот зачаток исчезает или остается рудиментарным. В результате амбулакральная система закладывается в виде дугообразно изогнутого мешочка, расположенного слева от глоточного отдела кишечника личинки и несущего на выпуклой стороне дуги пять выростов, соответственно будущим щупальцам. В дальнейшем дуга принимает форму подковы и, наконец, замыкается в кольцо вокруг глотки. Этот процесс позволяет предположить, что у предков иглокожих вокруг глотки существовал лофофор, состоящий из двух симметричных частей, каждая из которых несла по пять щупалец. Их тургор обеспечивался жидкостью передней пары целомических мешков. Эти формы должны были обитать в толще воды или вести активный образ жизни у дна, добывая себе пищу с помощью десятилучевого лофофора, расправление которого обеспечивалось гидравлически.

Эволюция иглокожих началась с перехода их пелагического предка к сидячему образу жизни (рис. 76 А—В). Вполне возможно, часть их перешла к жизни в укры-

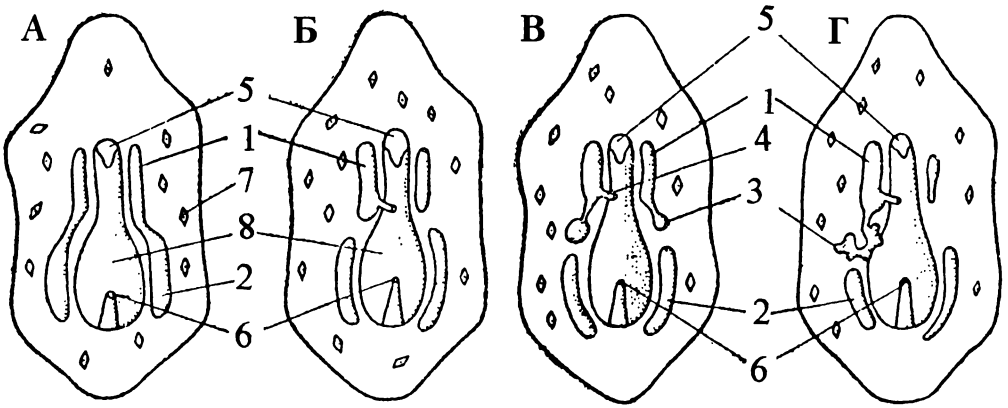


Рис. 75. Схема развития целома у иглокожих (Ливанов, 1955):
1 и *2*— передний и задний целомы; *3* — гидроцель; *4* — поровый канал; *5* — рот; *6* — анальное отверстие; *7* — мезенхима; *8* — кишечник

тиях, дав начало эволюции в сторону сипункулид, а часть прикрепилась к субстрату правой стороной лофофора (рис. 76 В). Этот этап эволюции до сегодняшнего дня сохранился у личинок морских лилий (современных иглокожих, имеющих наибольшее количество примитивных черт строения), которые, садясь на грунт, прикрепляются к нему правой стороной передней части тела.

Дальнейшая эволюция шла под знаком смещения ротового отверстия и ряда других органов, оказавшихся около субстрата, по левой стороне тела (рис. 76 Г и Д). Это сопровождалось его неравномерным ростом и усиленным развитием пяти левых околоротовых щупалец, обеспечивающих пассивное или полупассивное питание. В конце концов, они располагаются вокруг ротового отверстия по радиусам и образуют оральную сторону тела. Часть переднего левого целома в своем отделе, связанном со щупальцами и несшем функцию опоры для них, принимает при этом форму подковы, а затем замыкается в кольцо. От кольца отходят пять радиальных каналов первичных амбулакральных щупалец — образуется амбулакральная система с опорной функцией для ее придатков, а затем и для амбулакральных ножек. Отдел переднего левого целома, заходивший перед щупальцами в головную часть диплеврулы, сохраняет свое прежнее положение, оставаясь на месте прикрепления, так как сама головная лопасть осталась там. А сам целом сильно вытягивается, образуя длинный канал, идущий из аборального отдела в оральный.

Щупальца правой стороны превратились в аппарат прикрепления. В результате этого правый передний целом, утрачивая значение опорного аппарата для щупалец, сохраняется лишь в виде небольшого пузырька, примыкающего аборально к осевому органу и иногда пульсирующего.

Задние целомы, следуя за перемещением кишечной трубки, которая приобрела форму горизонтальной петли, тоже спирально изогнулись, образовав эпи- и гипогастрические целомы. Правый занимает пространство над петлей аборально, а левый располагается под петлей кишки у рта (рис. 76 Е и Ж). У некоторых иглокожих они сливаются между собой, образуя единую полость. Мезентерии, разделяющие задние мешки, сохранились лишь в виде участков, которыми петли кишечника прикрепляются к стенкам тела. Так сложился в общих чертах план организации иглокожих.

Современные Echinodermata подразделяют на два подтипа: Pelmatozoa и Euleuterozoa. В состав первого подтипа входит один класс Crinoidea (морские ли-

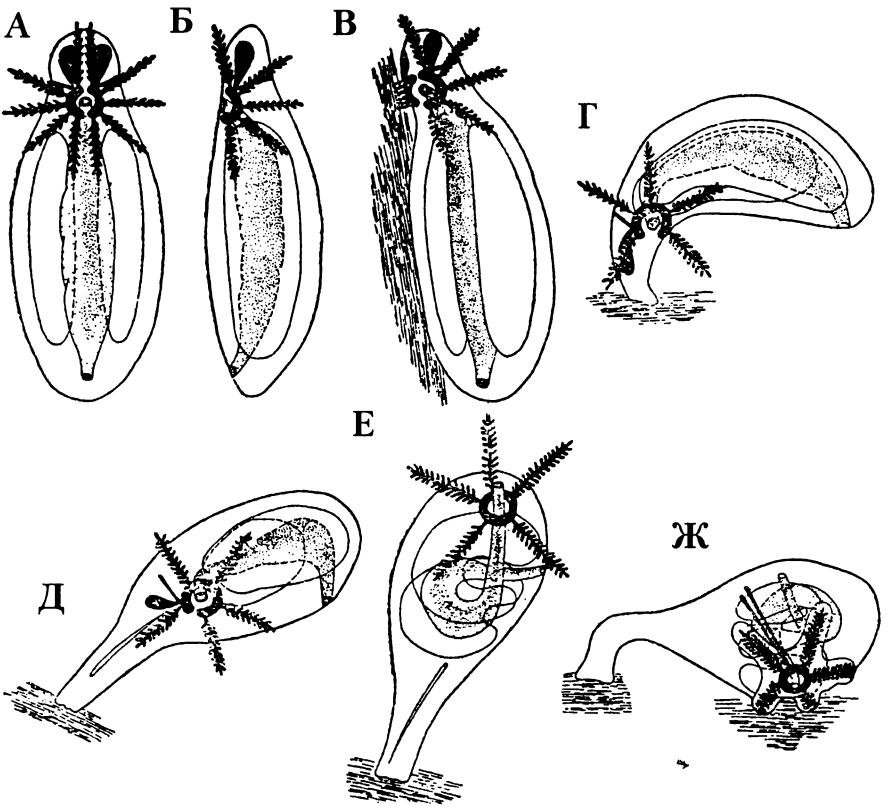


Рис. 76. Схема эволюции иглокожих (Ливанов, 1955):
А — диплеврула с брюшной стороны и Б сбоку; В — прикрепление диплеврулы к субстрату щупальцами правой стороны; Г и Д — перемещение левых щупалец по левой стороне тела; Е — стадия морских лилий (подтип Pelmatozoa); Ж — стадия перехода к плану организации подтипа Eleuterozoa; на рисунке видно вхождение щупалец в состав туловища

лии), а во второй — четыре класса: Asteroidea (морские звезды), Ophiuroidea (змеехвостки), Echinoidea (морские ежи) и Holothuroidea (морские огурцы).

☐ Класс Asteroidea (морские звезды)

В классе морских звезд насчитывают около 1500 видов с размерами тела (за размер тела принимают наибольшее расстояние между концами противоположно направленными лучами) от 1–1,5 см (например, *Podosphaeraster polyplax* из Южно-Китайского моря) до 50 и даже 80 см (некоторые виды из родов *Acanthaster* и *Pycnopodia*), а у звезды *Freyeylla remex* длина каждой из ее десяти рук равна 45 см.

Морские звезды обычно имеют более или менее уплощенное тело с центральным диском, постепенно переходящим в радиально расходящиеся от него лучи или руки (рис. 77). Обращенная книзу сторона звезды с ротовым отверстием в центре называется оральной, то есть ротовой, а верхняя — аборальной. Площадь оральной и аборальной сторон у звед одинаковы. У форм, имеющих анальное отверстие, оно располагается вблизи центра аборальной стороны диска. Посередине нижней стороны каждого луча проходит борозда, в которой находятся многочисленные подвижные выросты — амбулакральные ножки, служащие звезде для передвижения.

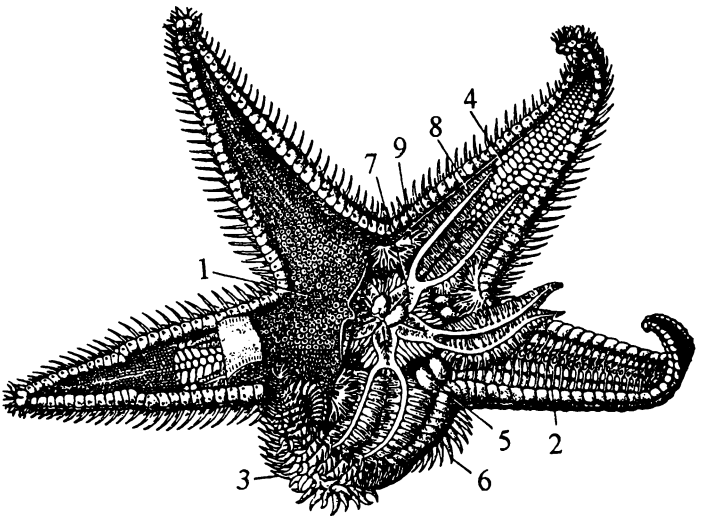


Рис. 77. Организация морской звезды *Astropecten aurantiacus* (Ливанов, 1955). Правая сторона вскрыта и видны внутренние органы; правый луч отпрепарирован, чтобы показать скелет:
1 — мадрепоровая пластинка; *2* — «позвонки»; *3* — амбулакральные ножки; *4* — ампулы амбулакральной системы; *5* — полиевы пузыри; *6* — иглы; *7* — желудок; *8* — печеночные придатки; *9* — гонады

Наиболее обычно для звезд пятилучевое строение, но имеется немало видов, имеющих шесть лучей, а у звезды *Heliaster helianthus* из Чили их количество может достигать 50. Есть среди морских звезд виды, потерявшие свою звездчатую форму. Например, упоминавшийся выше *Podosphaeraster polyplax* имеет вид шарика диаметром чуть больше сантиметра и внешне больше похож на морского ежа. Ближайшие родственники этого вида известны лишь в ископаемом состоянии.

Радиусы в теле звезды — это линии, проведенные от центра диска к концу луча, а интеррадиусы — линии, проведенные от центра диска к месту, где смыкаются основания двух соседних лучей. В одном из интеррадиусов аборальной стороны звезды располагается округлая мелко перфорированная сильно кальцифицированная площадка — мадрепоровая пластинка. Она служит входом в амбулакральную систему и благодаря ней морская звезда приобретает билатеральную симметрию. Ее ось проходит через интеррадиус, где находится мадрепоровая пластинка, и через конец противолежащего луча.

У мелководных видов аборальная сторона тела часто ярко окрашена. Преобладают оттенки оранжевого, розового и красного цветов, но встречаются и фиолетовый, синий, зеленый, коричневый и даже черный цвет. Иногда расцветка бывает пятнистой, и различные цвета могут образовывать причудливый рисунок. Нижняя сторона тела обычно имеет бледную желтоватую окраску.

При первом же взгляде на морскую звезду прежде всего замечаешь многочисленные, расположенные на поверхности тела, элементы известкового скелета: пластинки, иглы, шипы, мелкие бугорки и т. п. Однако все заметные снаружи детали скелета одеты покровным эпителием. Скелет развит неравномерно. На оральной стороне его пластинки значительно крупнее (рис. 78). Здесь вдоль всей нижней стороны каждого луча проходят два ряда скелетных элементов, называемых амбулакральными пластинками. Они имеют продолговатую форму и наклонно лежат поперек луча. Противолежащие пластинки каждого ряда соединены своими верхними концами, образуя подобие крыши амбулакральной борозды, тянущейся вдоль луча. К этим

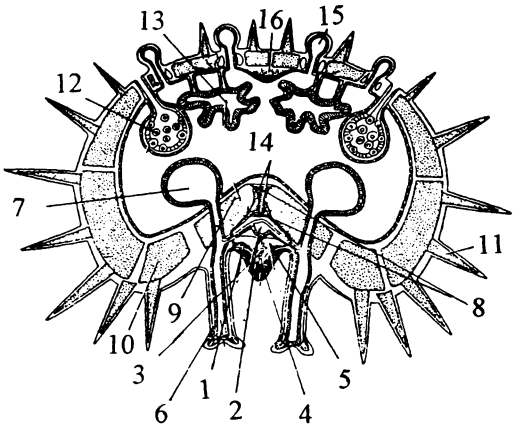


Рис. 78. Поперечный разрез через руку морской звезды (Ливанов, 1955):
1 — гипо- и *4* — эктонейральная нервные системы; *2* — радиальный канал амбулакральной системы и канал в ножку (*6*); *3* — кровеносный сосуд; *5* — перигемальная система; *7* — ампула амбулакральной ножки; *8* — мышцы, соединяющие амбулакральные пластинки скелета (*9*); *10* — адамбулакральные пластинки; *11* — иглы; *12* — гонады; *13* — печеночные выросты кишечника; *14* — целом; *15* — папуллы для газообмена; *16* — аборальный нервно-мышечный тяж

пластинкам снаружи примыкает продольный ряд адамбулакральных пластинок, за которыми следуют два ряда краевых или маргинальных пластинок. Последние образуют боковые края лучей и диска. Степень их развития у разных звезд варьируется в широких пределах. Так же сильно варьируется степень развития скелета аборальной стороны тела морских звезд. Чаще всего он образует неправильную сеть из многочисленных соприкасающихся своими концами пластинок. В одном из интеррадиусов верхней стороны среди других скелетных пластинок, как уже упоминалось выше, выделяется особая мадрепоровая пластинка. Ее бороздчатая поверхность пронизана порами, через которые осуществляется связь амбулакральной системы с внешней средой. Амбулакральная система имеет типичное строение, если не считать особых гроздьевидных придатков кольцевого канала, состоящих из простых или разветвленных трубочек — тидемановых телец. Их функция до сих пор не выяснена. Предполагают, что они вырабатывают некоторые формы целомоцитов — клеток, взвешенных в целомической жидкости, которые принимают участие в регуляции давления внутри амбулакральной системы.

Кроме опорного скелета у морских звезд имеются разнообразные и многочисленные скелетные придатки, чаще всего в виде игл и шипов. Обычно они подвижно сочленены с пластинами основного скелета. Среди них есть простые, а также увенчанные на вершине короной из мелких шипиков или иголочек (паксиллы). Часть игл видоизменена в так называемые педицеллярии. Они или сидят непосредственно на пластинках основного скелета, или поднимаются над ними на гибких и подвижных стебельках. Их функция — очистка поверхности морской звезды от загрязнений. Педицеллярии схватывают посторонние предметы, личинок различных сидячих беспозвоночных, оседающих на звезду, и отбрасывают их в сторону, как бы передавая друг другу до тех пор, пока посторонний предмет не будет удален с аборальной поверхности звезды.

В промежутках между скелетными пластинками верхней поверхности, а у некоторых звезд — и нижней, наружу выступают многочисленные тонкостенные кожные выросты, в которые заходит полость тела. Они называются папулами или кожными жабрами (см. рис. 78). Названы они так потому, что осуществляют дыхательную функцию. Дыхание осуществляется также через стенку амбулакральных ножек (см. ниже) и другие легко проницаемые поверхности тела.

Кожно-мускульный мешок у морских звезд, в связи с возникновением известкового скелета и потерей целомом опорной функции, разрушен. От него остались лишь мускульные тяжи, тянущиеся вдоль аборальной стороны каждого луча, и служащие для изгибания луча кверху. Остальная мускулатура распалась на отдельные мелкие пучки, соединяющие между собой скелетные пластинки оральной стороны, благо-

даря чему обеспечивается сужение и расширение амбулакральной борозды и боковое изгибание лучей. Мускульными волокнами снабжены и прочие скелетные элементы, а также амбулакральные ножки и кожные жабры.

Большинство морских звезд — активные хищники-макрофаги. Однако они лишены каких-либо приспособлений для измельчения добычи. Имеются лишь специализированные околоротовые пластинки скелета оральной стороны, служащие для проталкивания пищи в рот. Зато рот, окруженный мягким кожистым участком покровов — перистомом, способен широко растягиваться (рис. 79). Короткий пищевод ведет в объемистый желудок, который заполняет большую часть внутреннего пространства диска. От верхней части желудка отходит короткая и узкая задняя кишка, которая открывается вблизи центра аборальной стороны диска. Анальное отверстие настолько мало, что не может служить для удаления непереваренных остатков пищи. Они удаляются через рот. У некоторых звезд анальное отверстие отсутствует вообще. В верхней части желудка от него в каждый луч отходят парные ветвистые слепые выросты, так называемые печеночные (или пилорические) придатки. В их стенках сидят многочисленные железистые клетки, выделяющие пищеварительные ферменты. Там же происходит всасывание переваренной пищи и накопление питательных веществ. Накопленных запасов им может хватать на 6–8 недель голодания.

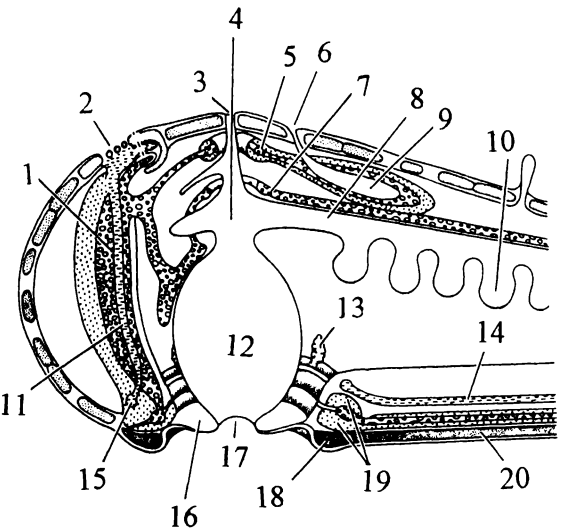


Рис. 79. Внутреннее строение диска морской звезды (R. Brusca, G. Brusca, 2002):
1 — осевой комплекс органов; *2* — мадрепорит; *3* — анальное отверстие; *4* — пилорический отдел желудка; *5* — аборальное кольцо кровеносной системы; *6* — половая пора; *7* — сосуды кишечника; *8* — проток печеночного придатка; *9* — гонада; *10* — слепые выросты печеночного придатка; *11* — каменистый канал; *12* — кардиальный отдел желудка; *13*, *14* и *15* — тидеманов орган (*13*), радиальный (*14*) и кольцевой (*15*) каналы амбулакральной системы; *16* — околоротовая мембрана (перистом); *17* — рот; *18* и *19* — оральные кольца нервной (*18*) и перигемальной (*19*) систем; *20* — радиальный нерв

Звезды, которые лишены задней кишки, анального отверстия и печеночных выростов желудка (например, отряд Platysterida), обитают на мягком субстрате и питаются илом.

Многие звезды, обладающие длинными и гибкими руками (например, представители семейства Asteriidae), помогающие им удерживать свою, как правило, малоподвижную или неподвижную добычу, способны выворачивать наружу нижнюю часть желудка, обволакивать им жертву и переваривать ее, не заглатывая. Звезды с короткими или неподвижными лучами заглатывают добычу, и после переваривания их мягких частей выбрасывают наружу непереваренные остатки (например, раковины моллюсков или панцири морских ежей).

Специальных экскреторных органов у звезд нет. Амебоидные клетки полостной жидкости, перегруженные экскретами, движутся к поверхности тела и выбираются наружу в основном через тонкостенные кожные жабры. Кроме того, конечные продукты обмена выделяются специальными секреторными клетками печеночных придатков, откуда попадают в желудок и удаляются наружу.

Репродуктивная система морских звезд имеет вид пяти пар ветвящихся гроздьевидных мешочков, помещающихся в основании лучей или же развивающихся настолько, что заходящих в них достаточно далеко (рис. 78). Открываются наружу короткими каналами между лучами или на аборальной поверхности тела. У некоторых видов имеются многочисленные гонады, располагающиеся внутри лучей серийно и открывающиеся каждая своим отверстием.

Большинство морских звезд раздельнополы. Но известны и случаи гермафродитизма в различных его проявлениях. Например, у *Marthasterias glacialis* наряду с особями того или иного пола встречаются и звезды с мозаичным гермафродитизмом, когда в пределах одной особи развиваются и мужские, и женские гонады. Известны и случаи протерандрического гермафродитизма, когда особь фунционирует сначала как самец, а позднее — как самка. Однако вторичные половые признаки у них не развиты и внешне самцы и самки неразличимы. Оплодотворение у морских звезд наружное и из яйца выходит планктонная личинка. Но у звезд наблюдается довольно сложное поведение в репродуктивный период. Так, у звезды *Asterina gibbosa* в период размножения самцы скапливаются вокруг самки и прижимают к ее лучам свои таким образом, чтобы обеспечить наиболее полное оплодотворение откладываемых самкой зрелых яиц. У мелководных тропических звезд из рода *Archaster* наблюдается образование пар в этот период. Плодовитость звезд с планктонной личинкой очень высока. *Asterias rubens* за два часа откладывает в воду около 2,5 млн яиц, а за репродуктивный сезон она может это сделать несколько раз. Но наряду с большим количеством видов, откладывающих яйца, бедные желтком, из которых выходит билатерально симметричная планктонная личинка бипиннария, встречаются и такие, у которых в гонадах развивается сравнительно небольшое количество (200–1000 яиц) крупных, богатых желтком яиц. У них наблюдается прямое развитие без свободноплавающей личинки и из яйца вылупляется маленькая звездочка. У этих звезд наблюдается и другие формы заботы о потомстве. У некоторых звезд (например, упоминавшаяся выше *Asterina gibbosa*) она ограничивается прикреплением отложенных яиц к субстрату в укромных местах. Но у многих холодноводных или глубоководных видов маленькие морские звезды вынашиваются на теле матери до тех пор, пока они не приобретают способность к самостоятельному существованию. Такая адаптация, например, наблюдается у всех звезд, обитающих в Антарктике независимо от их таксономического статуса. У живущей в арктических водах *Leptasterias groenlandica* молодь развивается внутри желудка матери — в специальных карманах в его передней части.

У некоторых звезд наблюдается высокая способность к регенерации, которая достигает уровня бесполого размножения. В последнем случае деление происходит через диск так, что лучи остаются неповрежденными. Однако целая звезда может регенерировать и из оторванного луча.

В состав класса Asteroidea входят пять отрядов.

Отряд Platysterida относят к примитивным морским звездам. В него входят около 60 видов, амбулакральные ножки которых лишены присосок. Анальное отверстие отсутствует. Это обычно обитатели мягких грунтов, могут зарываться. Хищники, питающиеся главным образом морскими ежами и офиурами, заглатывая их целиком. В состав отряда входят два рода: *Luidia* с 60 видами и *Platysterias* с единственным видом *P. latiradiata*.

Отряд Paxillosida. Для них характерно наличие паксилл (см. выше) в аборальном скелете. На амбулакральных ножках отсутствуют присоски. Анальное отверстие имеется или отсутствует. Эпибентосные или слегка зарывающиеся в мягкий субстрат формы. Многие питаются илом, заглатывая его безвыборочно. Непереваренный остаток удаляют, выворачивая наружу желудок. Есть среди них и хищники. Так, в желудке средиземноморского *Astropecten aurantiacus* было найдено 10 гребешков,

шесть других двустворчатых, пять лопатоногих и несколько брюхоногих моллюсков. Развитие прямое, с заботой о потомстве (наиболее известны рода *Astropecten, Caymanostella, Ctenodiscus, Lethmaster*).

Отряд Valvatida. Амбулакральные ножки с присосками, анальное отверстие имеется, у некоторых имеются паксиллы. Представители отряда широко распространены, несколько сот видов (наиболее известны рода *Amphiaster, Archaster, Asterodon, Chaetaster, Hoplaster, Linckia, Odonaster, Oreaster*).

Отряд Spinulosida. Имеют 5–18 лучей. Амбулакральные ножки с присосками, анальное отверстие имеется. Педицеллярии обычно отсутствуют. Менее 100 видов (наиболее известны рода *Acanthaster, Echinaster, Henricia, Pteraster, Remaster, Solaster*).

Отряд Forcipulatida. С 5–50 лучами. Амбулакральные ножки с присосками, анальное отверстие имеется. Педицеллярии в виде щипчиков. Широко распространенные морские звезды, включая многие литоральные формы. Несколько сот видов (наиболее известны рода *Astreis, Brisingia, Evasterias, Heliaster, Leptasterias, Pisaster, Picnopodia, Stylasterias*).

☐ Класс Ophiuroidea (Офиуры или Змеехвостки)

В класс офиур входят около 2000 видов со средними размерами диска 1–2 см. У самых крупных видов его диаметр может достигать 10 см. Длина лучей у некоторых видов офиур может превышать диаметр диска в 20 раз (рис. 80 А). Офиуры с первого взгляда очень похожи на морских звезд. Однако на самом деле отличия между представителями этих двух классов очень велики. Лучи офиур («руки») очень сильно обособлены от диска. Они очень подвижны не только в вертикальной, но и горизонтальной плоскости, напоминая движения змеи. Это и послужило основанием для названия офиур (змеехвостки — рис. 80 А).

Тело большинства офиур уплощено и состоит из округлого или пятиугольного диска и пяти, реже шести или семи-девяти лучей. Обычно лучи простые, сужающиеся к концу, однако у части офиур (например *Gorgonocephalus caryi*) они ветвятся. Отличия в строении офиур и морских звезд вызваны тем, что у офиур наблюдается как бы неравномерный рост аборальной стороны по отношению к оральному. Результат этого процесса хорошо маркируется положением мадрепоровой пластинки, которая теперь располагается на оральной стороне (рис. 80 Б). В ее роли выступает один из оральных щитков (см. ниже). Следовательно, собственно оральная сторона офиур ограничена околоротовым участком. Вся остальная поверхность их тела — разросшаяся аборальная сторона. Это же происходит и со скелетом лучей (рук) офиур (рис. 80 А). Амбулакральные и адамбулакральные пластинки погружаются внутрь луча, превращаясь во внутренний скелет руки, так называемые «позвонки», скрепленные пучками мышечных клеток и связок. Снаружи они прикрыты сместившимися на оральную сторону маргинальными пластинками. Хотя в целом мускулатура у большинства офиур заметно редуцирована в связи с приобретением ими прочного скелета. Руки офиур приобретают членистое строение и выполняют теперь функцию локомоторных органов. Между «позвонками» имеются сочленовные поверхности и в зависимости от их строения руки приобретают сильную подвижность лишь в горизонтальной плоскости или же способны обвиваться вокруг разных предметов. У части офиур руки могут ветвиться. На брюшной стороне луча на каждом членике имеются по два отверстия для выхода амбулакральных ножек. А радиальные каналы амбулакральной системы погружены в толщу «позвонков». Ножки лишены ампул и присосок и выполняют главным образом функции дыхания и осязания.

В центре оральной стороны диска помещается рот звездообразной формы, поскольку в его просвет интеррадиально вдаются пять треугольных выступов, так на-

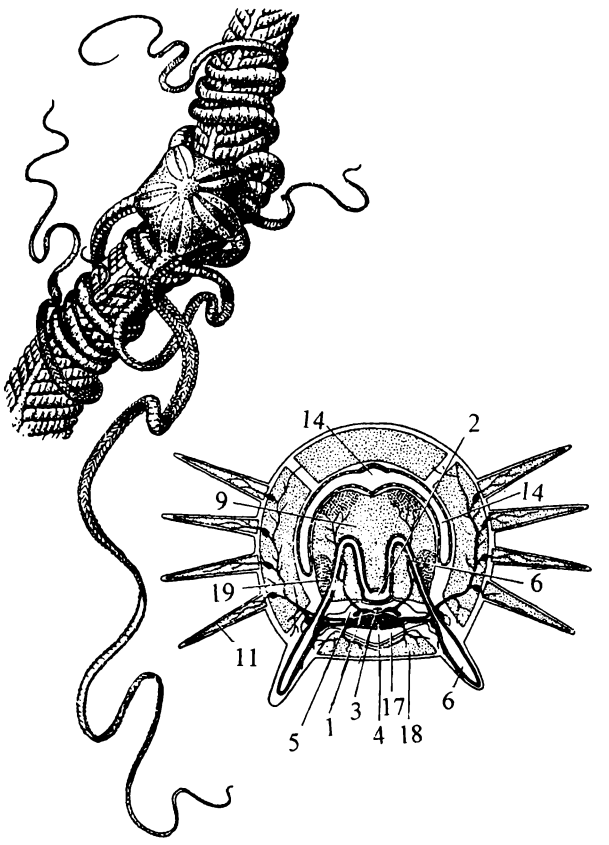


Рис. 80. Строение офиур:
А — *Asteronyx loveni* на морском пере (Беляев, 1968); Б — поперечный разрез через руку офиуры (обозначения как на рис. 78, кроме: *9* — «позвонок», образованный амбулакральными пластинками; *17* — эпинейральный канал; *18* — эпинейральная пластинка скелета; *19* — прикрепления мышц) (Ливанов, 1955)

зываемых челюстей (рис. 81 А). На их вершинах располагаются ротовые (или челюстные) пластинки, снабженные по краям острыми уплощенными иголочками — ротовыми папиллами. За ними в глубине рта помещаются зубы. Рядом с челюстными пластинками находятся узкие изогнутые адоральные щитки, попарно охватывающие крупные пластинки — оральные щитки. Один из них — мадрепоровая пластинка. Следовательно, адоральные щитки ограничивают собственно оральную сторону офиуры. Строение пищеварительной системы офиур напоминает таковую у морских звезд, однако желудок имеет складчатое строение, с радиальными и интеррадиальными выступами (рис. 81). Печеночные выросты, задняя кишка и анальное отверстие отсутствуют. У тех офиур, у которых имеются особые эктодермальные сумки (бурсы), глубоко вдающиеся в полость тела, объем основной целомической полости заметно уменьшен.

Большинство офиур раздельнополы. Известны лишь около 40 гермафродитных видов. Обычно офиуры откладывают половые продукты непосредственно в воду. В этом случае через три недели из яйца вылупляется планктонная личинка офиоплутеус. Весь процесс метаморфоза происходит в толще воды. У офиур сравнительно недавно обнаружена способность к вегетативному размножению на стадии личинки. Его назвали клонированием. Вылупившийся из яйца офиоплютеус называют первичной личинкой. Она отбрасывает личиночные постлатеральные выросты («руки»), которые регенерируют целую особь — вторичную личинку. Она, претерпев метаморфоз и садясь на дно, инициирует развитие третичной личинки.

Как и у морских звезд, существуют и разные формы заботы о потомстве. Известно около 60 видов, вынашивающих молодь на собственном теле, в бурсах или непосредственно в яичниках. Пол у большинства видов не различим, однако у *Amphilycus androphorus* и еще трех видов обнаружены карликовые самцы, всегда сидящие на более крупных самках. Описан случай подлинного живорождения, когда эмбрион развивается за счет материала, получаемого от матери. Длительность жизни может достигать 4–6 лет, хотя многие виды начинают размножаться на втором году жизни.

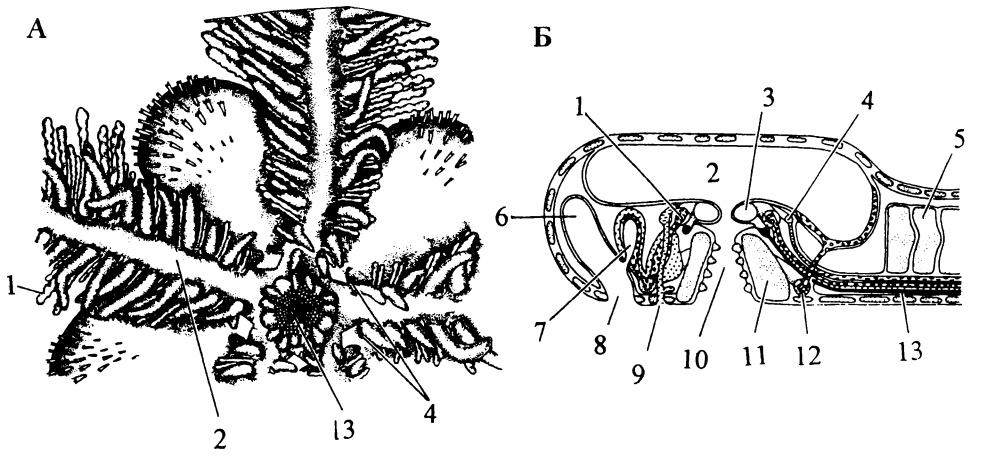


Рис. 81. Строение офиур (R. Brusca, G. Brusca, 2002):
А — центральный диск Ophiothrix (оральная сторона): *1* — шипы рук; *2* — вентральная поверхность руки; *3* — рот; *4* — бурсальная щель; Б — внутреннее строение центрального диска офиуры: *1* — околоротовое кольцо перигемальной системы; *2* — желудок; *3* — околоротовой целом; *4* — кольцевой канал амбулакральной системы; *5* — позвонок; *6* — бурса; *7* — гонада; *8* — бурсальная щель; *9* — мадрепорит; *10* — рот; *11* челюстная пластинка; *12* — аборальное кольцо кровеносной системы; *13* — радиальный нерв

Офиуры очень подвижны, но несмотря на это, обнаруживают склонность жить на других гидробионтах. Например, некоторые виды постоянно встречаются среди игл морских ежей. Очень мелкая офиура *Nannophiura lagani* (диаметр диска 0,5 см) обитает на нижней стороне плоского морского ежа *Laganum depressum*. Очень обычны офиуры на губках и кораллах. Особенно это характерно для ветвистых офиур. Представители рода *Phiomaza* живут на чашечках морских лилий. Широко распространенный в теплых и умеренных водах Мирового океана *Asteronyx loveni*, обитающий на глубинах от 100 до 3000 м, обычно встречается на кораллах из Pennatulidae (морские перья). При диаметре диска 4 см они могут иметь руки длиной до 40 см. Взрослые особи одной из самых крупных ветвистых офиур горгоноцефалы (*Gorgonocephalus caryi*) с диском, достигающим в диаметре 5 см, питаются мелкими животными, которые они отлавливают своими большими разветвленными руками. Молодь этого вида фактически ведет эктопаразитический образ жизни на колонии кораллового полипа из Gorgonacea, объедая его покровы. Когда на руках молодых офиур появляются несколько ответвлений, они возвращаются на верхнюю сторону диска взрослых горгоноцефал, питаясь мелкой добычей, застревающие у них в разветвлениях рук. Следовательно, молодь становится комменсалами взрослых особей собственного вида.

Офиуры подразделяются на три отряда.

Отряд Oegophiurida характеризуется отсутствием бурс. Руки лишены верхних и нижных щитков, мадрепоровая пластинка лежит на краю диска. Пищеварительные железы заходят в проксимальную часть рук. Единственный из живущих ныне видов *Ophiocanus fugiens*.

У представителоей отряда Phrynophiurida бурсы имеются, нижняя сторона рук снабжена рудиментарными щитками, а на их верхней стороне щитки обычно отсутствуют. Руки могут быть ветвистыми или не ветвистыми и способны изгибаться в вертикальной плоскости. Мадрепоровая пластинка на оральной поверхности диска. Пищеварительная железа ограничена диском (сюда входят, например, рода *Asteronyx, Astrodia, Gorgonocephalus, Ophiomyxa*).

Отряд Ophiurida характеризуется наличием бурс. На руках имеются и верхние, и нижные щитки, которые обычно хорошо развиты. Неветвистые руки неспособны изгибаться в вертикальной плоскости. Пищеварительная железа находится целиком внутри диска. В этот отряд входит большинство ныне живущих офиур.

☐ Класс Echinoidea (морские ежи)

В класс морских ежей включают около 1000 видов иглокожих, живущих только в полносоленых морях. Размеры тела варьируются от 2–3 до 30 см. Большая часть видов морских ежей хорошо соответствуют своему названию благодаря форме тела, лишенной лучей и близкой к шаровидной, и большому количество шипов, покрывающих поверхность их тела. Но многие ежи имеют тело, в той или иной степени уплощенное, сердцевидное, либо просто плоское, дисковидное. Форма тела неизменна, так как оно заключено в панцирь, образованный крупными пластинками, скрепленными между собой неподвижно. Мягкими остаются только небольшой участок тела вокруг рта (перистом или ротовое поле) и вокруг анального отверстия (перипрокт). Некоторая подвижность пластинок сохраняется лишь у представителей наиболее древнего семейства Echinothuriidae.

Вне зависимости от формы тела панцирь всех современных ежей построен по одной схеме (рис. 82 Б–Г). Он состоит из 20 рядов пластинок, располагающихся по меридианам, то есть вдоль воображаемых линий, соединяющих центры аборальной и оральной сторон тела морского ежа. Это хорошо заметно при рассмотрении такого панциря, чья форма приближается к шаровидной, очищенного от игл. В центре всегда слегка приплюснутой оральной стороны тела лежит рот. Противоположный, аборальный полюс, несет в своем центре анальное отверстие. От ротового поля к анальному отверстию вдоль меридианов шара идут пять парных рядов амбулакральных пластинок. Таких пластинок может насчитываться до нескольких десятков в каждом ряду. Каждая из них несет одну или несколько парных дырочек — пор, через которые проходят амбулакральные ножки (рис. 82 А, Б). Особенность строения амбулакральной системы ежей в том, что каналы, соединяющие ножки и ампулы водоносной системы, двойные. Общее количество амбулакральных ножек у ежей чрезвычайно велико. У некоторых видов оно может достигать нескольких тысяч. В результате животное может не только передвигаться с места на место и ползти даже по отвесным скалам, но и прочно прикрепляться к субстрату в самых прибойных местах и при этом добывать себе пищу.

Каждый амбулакральный ряд заканчивается на своем аборальном конце одной небольшой глазной пластинкой, на которой помещается маленький глазок (рис. 83 Б).

Одновременно это говорит о том, что вся поверхность тела ежа от ротового отверстия до пластинок, окружающих перипрокт, гомологична оральной поверхности морской звезды. Аборальная поверхность тела ограничена перипроктом, одна из пластинок которого прикрывает вход в каменистый канал, то есть служит мадрепоровой пластинкой (см. рис. 83 Б). Следовательно, у морских ежей также имеется неравномерный рост поверхности тела, но обратный тому, что наблюдалось у офиур. И подавляющая часть их поверхности тела — разросшаяся оральная поверхность.

С амбулакральными рядами чередуются пять парных интерамбулакральных рядов. Они состоят из более крупных пластинок, гомологичных адамбулакральным пластинкам морских звезд, и лишены пор для прохождения амбулакральных ножек. Каждая пара интерамбулакральных рядов пластинок на аборальном полюсе заканчивается пластинкой, несущей половое отверстие. Одна из них служит мадрепоритом. Венчик из пяти глазных и пяти половых пластинок (считая вместе с мадрепоровой), окружающих перипрокт, образуют вместе апикальное поле.

Ротовое поле морских ежей, чья форма тела приближается к шаровидной («правильные» морские ежи, в отличие от «неправильных», уплощенных в той или иной

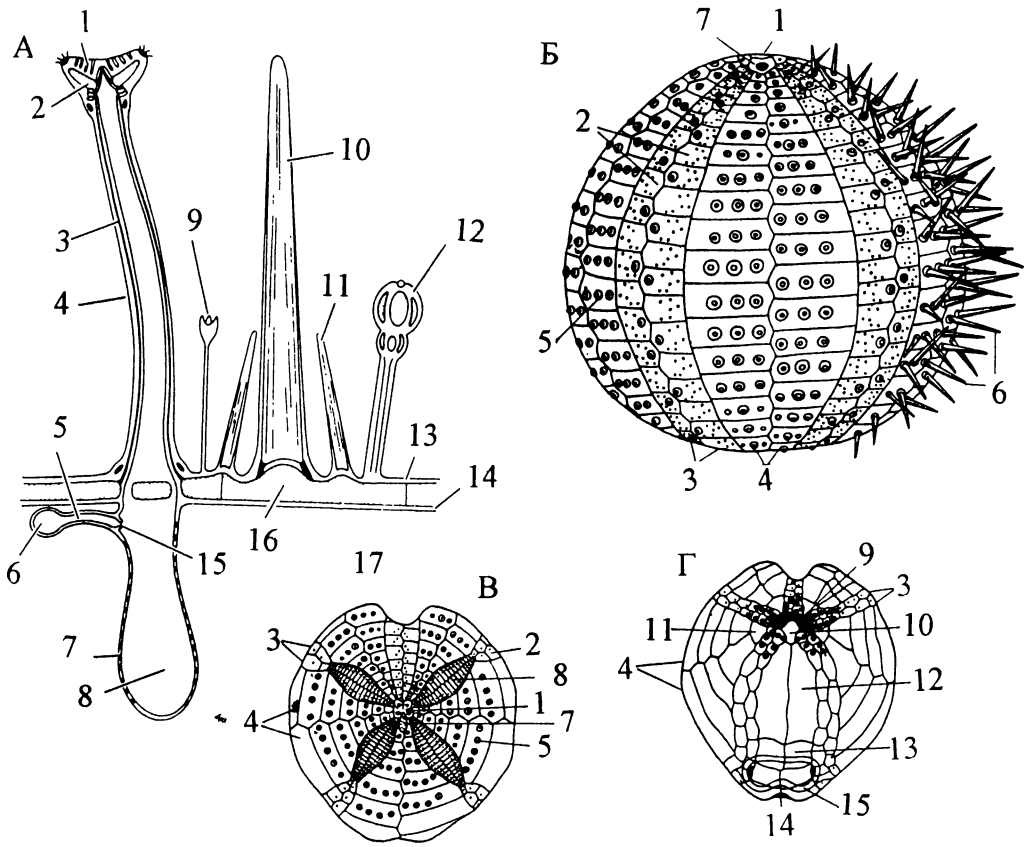


Рис. 82. Строение морских ежей:
А — схема строения стенки тела (R. Brusca, G. Brusca, 2002): *1* — слизистая железа; *2* — известковая пластинка; *3* — мускулатура; *4* — амбулакральная ножка; *5* — боковой проток радиального канала амбулакральной системы; *6* — радиальный канал амбулакральной системы; *7* — мускулы ампулы амбулакральной системы; *8* — ампула; *9* и *12* — простая и ядовитая педицеллярии; *10* — большой шип; *11* — маленький шип; *13* — эпидермис; *14* — целотелий; *15* — клапан бокового протока радиального канала амбулакральной системы; *16* — скелетная пластинка; *17* — целом; Б—Г — схема скорлупы морских ежей; Б — правильный, В — неправильный (сердцевидный) с оральной и Г — с аборальной стороны: *1* — апикальное поле; *2* — амбулакральные пластинки с отверстиями для прохождения ножек; *3* и *4*— амбулакральные и интерамбулакральные ряды пластинок; *5* — бугорки на пластинках для прикрепления игл; *6* — иглы; *7* — мадрепоровая пластинка; *8* — петалоиды; *9* — ротовое поле; *10* — губа или скребок; *11* — непарные перистомальные интерамбулакральные пластинки; *12* — грудные пластинки (стернум); *13* — эпистернум; *14* — анальное отверстие; *15* — фасциола

степени), затянутое мягкой кожей, имеет только пять пар округлых ротовых пластинок. Они снабжены ротовыми амбулакральными ножками. По краям ротового поля в особых 10 выемках амбулакральных рядов располагаются древовидно разветвленные наружные кожные жабры. В центре ротового поля, в его глубине находится специальный жевательный аппарат морских ежей, так называемый «аристотелев фонарь». Панцирь морских ежей несет на своей поверхности многочисленные бугорки, служащие для прикрепления игл. Форма бугорков и игл сильно варьируются по строению и величине. Наиболее крупные называются первичными. У правильных морских ежей они располагаются более или менее правильными меридиональными рядами,

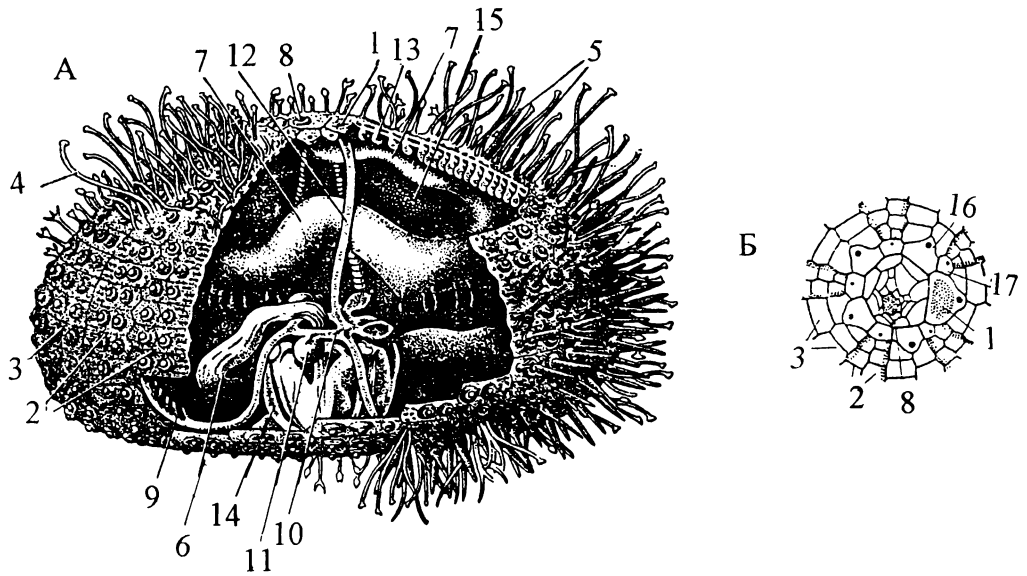


Рис. 83. Строение морских ежей (Ливанов, 1955):
А — план организации; Б — перипрокт и прилегающая часть скорлупы; *1* — мадрепорит; *2* — амбулакры; *3* — интерамбулакры; *4* — амбулакральные ножки; *5* — иглы; *6* — начальная часть и *7* — извивы кишки; *8* — анальное отверстие; *9* — радиальный канал и *10* — околоротовое кольцо амбулакральной системы; *11* — полиевы пузыри; *12* — каменистый канал; *13* — ампулы; *14* — аристотелев фонарь; *15* — гонады; *16* и *17* — генитальные и глазные пластинки скелета

тянущимися от апикального до орального поля. Основание каждой иглы имеет суставную ямку и благодаря специальной суставной сумке с сильной мускулатурой сочленяется с бугорком подвижно (см. рис. 82 А). Формы игл удивительно разнообразны. Они могут быть гладкими, ребристыми, шиповатыми и с отростками. Длина игл может быть заметно меньшей диаметра ежа или же превышать его в 3–5 раз. Иглы используются не только в качестве средства защиты, но и для передвижения. В последнем случае еж опирается на них, как на ходули. Среди обычных игл разбросаны упоминавшиеся выше хватательные органы — педицеллярии в виде мельчайших 3–4-створчатых подвижных щипчиков, сидящих на бугорках скелетных пластинок (см. рис. 82 А). Они прикреплены к ним с помощью известкового стебелька и мышц. Длина педициллярий может достигать 10 мм и более. Педицеллярии покрыты ресничным эпителием и несут ядовитые железы. Яд, выделяемый железами, может быть опасен даже для человека (например, у ежа *Toxopneustes pileolus*). Педицеллярии не только служат для защиты ежа от нападения хищников, но и для очистки его поверхности от загрязнений. Если частицы взвеси, осаждающиеся из толщи воды, грязь или другой мусор, которого особенно много в прибойной зоне, попадают на поверхность ежа или между его иглами, педициллярии захватывают их и передают одна другой, а те все дальше, пока не сбросят с ежа. То же самое относится и к животным, которые касаются педициллярий. Последние захватывают их и держат до тех пор, пока жертвы не погибают. Потом повторяется тот же процесс, только он завершается передачей жертвы амбулакральным ножкам, которые транспортируют ее к ротовому полю.

Ротовая полость, ограниченная аристотелевым фонарем (см. рис. 83 Б), переходит в короткий эктодермальный эзофагус. Затем идет длинный энтодермальный кишечник, который сначала поворачивает налево, почти завершив первый (оральный)

оборот восходящей петли, затем поворачивает обратно, по движению часовой стрелке, образуя вторую (аборальную) восходящую петлю, заканчивающуюся анальным отверстием на аборальном полюсе. Кишечник подвешен на мезентерии между эпи- и субгастральным целомическими мешками (рис. 83 А). Содержимое обоих оборотов кишечника отличается по цвету и консистенции. Это объясняется тем, что функции этих отделов кишечника различны. В самом начале энтодермальной кишки, у выхода из эзофагуса, имеется мешковидное расширение, наполненное буро-коричневой жидкостью, имеющей слабокислую реакцию. Полагают, что она служит для расщепления белков пищи. Следовательно, этот отдел подобен желудку других животных. Особенность пищеварительной системы морских ежей — наличие так называемого сифона (рис. 84). Это трубка, которая осуществляет связь между аборальным концом эзофагуса и участком энтодермальной кишки, более или менее удаленной от него. У правильных морских ежей это начало второго оборота кишечника. Имеются анатомические вариации. Так, у ежей из рода *Cidaris* сифона нет вообще. У неправильных ежей из семейства Spatangidae, напротив, имеются два сифона, один из которых короче второго. Сифон ритмически сокращается, прогоняя через себя порции воды. Это необходимо для регуляции концентрации пищи в кишечнике. Переваривание пищи экстрацеллюлярное. К аборальному концу кишечник сужается и переходит в короткую эктодермальную заднюю кишку, которая у правильных морских ежей открывается на апикальном полюсе или на краю скорлупы — у неправильных.

Аристотелев фонарь (рис. 84 Б) состоит из 25 пластинок и перекладин из углекислого кальция. Они подвижно соединены между собой мышцами. Главной частью аппарата служат пять парных пирамидок, внутри каждой из которых помещается по одному длинному зубцу. Кончики зубцов торчат из ротового отверстия. В процессе функционирования зубы сильно стираются и непрерывно растут. Скорость роста зубов у некоторых видов достигает 1 мм в неделю. Сам фонарь соединяется мышцами с особыми дугообразными пластинками интерамбулакральных рядов, которые называются ушками.

С помощью острых зубцов аристотелева фонаря морские ежи могут соскребать с камней водоросли или другое обрастание, захватывать другую пищу, а иногда и ускорять движение, отталкиваясь от субстрата при смыкании зубцов.

Мелководные ежи, как правило, травоядны. Они питаются растительным обрастанием камней и скал. Виды, обитающие на больших глубинах, часто сохраняют растительноядность в какой-то степени, потребляя растительные остатки, сносимые с мелководья, но не пренебрегая также животной пищей. *Prionechinus* из Тихого океана использует в пищу затонувшую древесину. Ежи из рода *Cidaris* питаются губками и горгонариевыми кораллами. Среди ежей встречаются хищники, нападающие на сидячих или прикрепленных животных (усоногих раков и полихет — *Echinus esculentus*). Ежи из семейства Spatangidae, живущие в поверхностных слоях грунта, извлекают из него растительный детрит и мелких животных.

Гонады морских ежей, как и у звезд с офиурами, развиваются из так называемого полового тяжа, который имеет вид пятиугольного кольца, связанного с осевым комплексом органов. Его стенки могут разрастаться, давая начало гонадам. Они расположены интеррадиально. У правильных морских ежей гонады представляют собой пять мешков гроздьевидного строения, располагающихся в аборальной половине полости тела. У неправильных морских ежей одна гонада (задняя) исчезает. Самцы и самки внешне неразличимы. Временный половой диморфизм характерен лишь для видов, демонстрирующих заботу о потомстве. Чаще всего она наблюдается у ежей, обитающих в Антарктике. У некоторых антарктических неправильных морских ежей, имеющих так называемые петалоиды (расширенные амбулакральные ряды на верхней стороне тела), последние сильно углубляются и превращаются в выводковые каме-

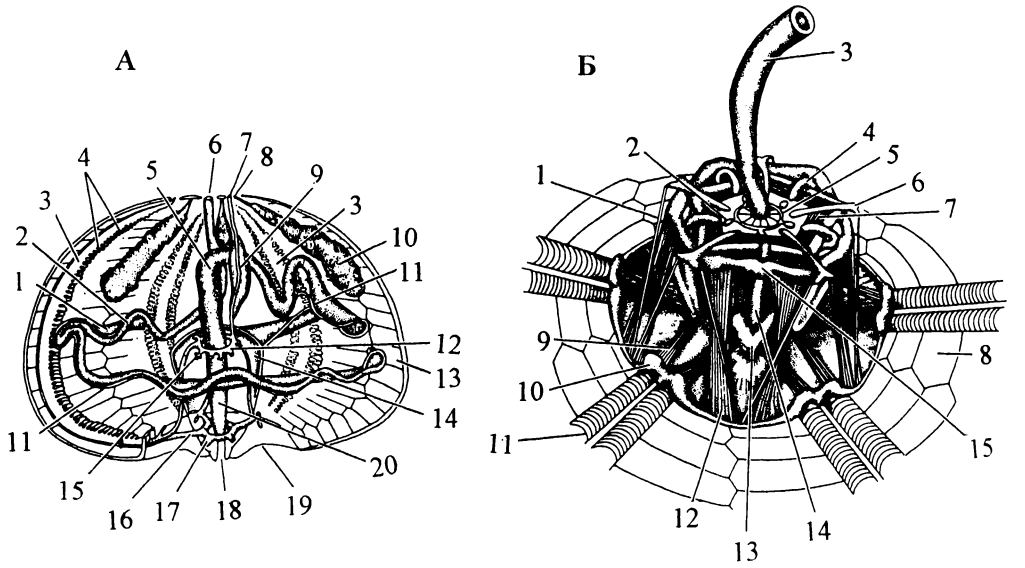


Рис. 84. Строение пищеварительной системы морских ежей (R. Brusca, G. Brusca, 2002):
А — схема строения правильного морского ежа: *1* и *2* — оральная и аборальная петли кишечника; *3* и *12* — радиальный и кольцевой каналы амбулакральной системы; *4* — ампулы; *5* — эзофагус; *6* — анальное отверстие; *7* — мадрепорит; *8* — половое отверстие; *9* — осевой комплекс; *10* — гонада; *11* — сифон; *13* — скелетная пластинка; *14* — Аристотелев фонарь; *15* — полиев пузырь; *16* и *17* — радиальный и кольцевой нервы; *18* — рот; *19* — перистом; *20* — фаринкс; Б — строение Аристотелева фонаря: *1* — прижимающая мышца компаса; *2* — полиев пузырь; *3* — эзофагус; *4* — зубная сумка; *5* — кольцевой канал амбулакральной системы; *6* — компас; *7* — подъемная мышца; *8* — интерамбулакральная пластинка; *9* — мышца-ретрактор фонаря; *10* — ушко; *11* — амбулакральная пластинка; *12* — мышца-протрактор фонаря; *13* — пирамида; *14* — зуб; *15* — эпифиз

ры, где развивается молодь. У ежа *Ctenocidaris nutrix* молодь, напротив, вынашивается на ротовом поле.

Морские ежи освоили самые разные биотопы, мягкие и твердые грунты. Правильные ежи встречаются на камнях, скалах, коралловых рифах. Неправильные, напротив, предпочитают мягкие грунты, в которые могут закапываться. Иногда морские ежи при благоприятных условиях могут образовывать очень плотные скопления. Некоторые из них предпочитают углубления в твердом субстрате, другие способны сами делать углубления, служащие им защитой от волн. Есть виды, способные сверлить даже стальные сваи.

Некоторые виды морских ежей имеют ограниченное промысловое значение. Их половые продукты считаются деликатесами. Промысел ведут самые разные страны, и его величина в период с 1993 по 2002 год колебалась от 107,2 до 140,5 тыс. т, сильно меняясь год от года.

Класс морских ежей (Echinoidea) подразделяют на два подкласса. Первый — Cidaroidea. Это правильные морские ежи с простыми амбулакральными пластинками, каждая из которых прободена парой пор для амбулакральных ножек. Шипы крупные, лишены эпидермиса. Анальное отверстие лежит на аборальном поле. Кожные жабры отсутствуют. Большинство представителей этого класса известно лишь в ископаемом состоянии. Современные формы представлены примерно 140 видами внутри одного отряда (Cidaroida) (наиболее известны рода *Cidaris, Eucidaris, Phyllacanthus, Psychocidaris*).

Второй подкласс Euechinoidea объединяет ежей с самой разной формой тела — от близкой к шаровидной до дискоидальной. Количество амбулакральных ножек и шипов на отдельных пластинках скелета варьируется в довольно широких пределах. Положение анального отверстия также варьируется от аборального до «заднего». Аристотелев фонарь может иметься или отсутствовать. Около 800 современных видов.

Подкласс подразделяют на два инфракласса. Первый (Echinothurioidea) объединяет преимущественно глубоководные формы, обитатели глубин от 1000 до 4000 м. Размеры тела достигают 30 см. Характеризуются большим количеством коллагена в коже и отсутствием единого панциря. Тело тонкое и очень нежное. Вынутый из воды морской еж разрушается. Оральные шипы булавовидные, поддерживают тело над субстратом. Анальное отверстие расположено аборально. Единственный отряд (Echinothurioida) с тремя семействами и небольшим количеством видов.

Второй инфракласс (Archoechinoidea) объединяет разнообразных ежей, которых подразделяют на три когорты.

Когорта Diadematacea. Правильные морские ежи с полыми иглами. Анальное отверстие лежит аборально. Амбулакральные пластинки сложные. Три отряда, в каждом по единственному семейству.

Когорта Echinacea. Правильные морские ежи с цельными иглами. Анальное отверстие лежит аборально. Амбулакральные пластинки сложные. Имеется пять пар кожных жабр. В состав когорты входят три отряда.

Когорта Irregularia. Объединяет так называемых «неправильных» морских ежей, чья форма тела варьируется от сердцевидной до дисковидной. Наблюдается тенденция к возникновению вторичной билатеральной симметрии. Положение анального отверстия вариабельно. Оно может смещаться на «задний» конец тела и даже на сторону, обращенную к субстрату. Шипы обычно маленькие, тонкие, плотно сидящие. Аристотелев фонарь редуцирован в той или иной степени, вплоть до исчезновения. В когорту входят шесть отрядов.

☐ Класс Holothurioidea

В класс голотурий, которые известны также под названием морские огурцы или морские кубышки, входят более 1400 видов. Длина тела этих иглокожих варьируется от 1 мм *(Leptosynapta minuta)* до двух метров (при диаметре тела около 5 см — *Synapta maculata*). Однако преобладают среди них виды от 10 до 40 см, то есть это относительно крупные животные. И распространены они всемирно от самых малых (*Polycheira rufescens*) до наибольших глубин, известных в океане.

Голотурии часто имеют червеобразную форму, что сильно их отличает от других иглокожих. Однако от вида к виду их форма варьируется от цилиндрической или веретеновидной до почти шарообразной или несколько уплощенной, с различными выростами на теле. Более того, у голотурий, как у настоящих червей, можно различить брюшную и спинную сторону, хотя они морфологически не соответствуют таковым настоящих червей. Голотурии фактически ползают оральным полем вперед, как бы на боку, поэтому их «спинная», и «брюшная» стороны чисто условны, несмотря на то, что у многих «брюшная сторона» уплощена и приспособлена для ползания. При внимательном рассмотрении обнаруживается, что по поверхности тела от ротового отверстия к анальному тянутся ряды амбулакральных ножек. Следовательно, поверхность тела голотурии сравнима с таковой морских ежей: она представляет собой оральную поверхность тела. Однако брюшная и спинная стороны голотурии не равноправны. К брюшной стороне относятся три радиуса и два интеррадиуса. Поэтому ее часто называют тривиум. Спинная сторона, или бивиум, состоит из двух радиусов и трех интеррадиусов. Амбулакральные ножки тривиума развиты нормально, снабжены присосками и служат для движения животного, тогда как ножки бивиума часто несколько

редуцируются, теряют присоски и служат органами чувств. Амбулакральная система голотурий поэтому лишь частично выполняет локомотрные функции. Околоротовая ее часть у ряда форм видоизменена в щупальца, служащие для добывания пищи (см. ниже). Радиальные каналы у некоторых голотурий укорачиваются или вообще исчезают. Имеются голотурии, у которых появляются несколько каменистых каналов и мадрепоровых пластинок. У большинства каменистый канал вообще теряет связь с внешней средой и вместе с мадрепоритом свисает в полость тела.

У некоторых глубоководных форм из отряда Elasipoda заметно некоторое отделение переднего конца от остального тела, из-за чего его иногда называют головным.

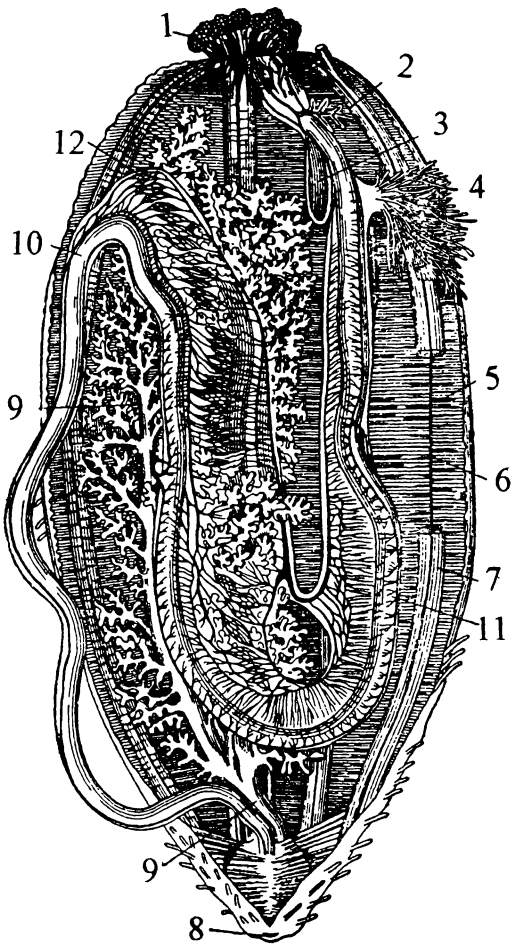


Рис. 85. Организация Holothuria tubulosa (Ливанов, 1955):
1 — околоротые щупальца; *2* — окологлоточное кольцо амбулакральной системы; *3* — полиев пузырь; *4* — гонада; *5* и *7* — кольцевая и продольная мускулатура; *6* — радиальный канал амбулакральной системы; *8* — анальное отверстие; *9* — водное легкое; *10* — кишечник; *11* — кровеносный сосуд; *12* — чудесное сплетение на легком

Рот расположен на переднем конце тела или слегка сдвинут на брюшную сторону (рис. 85). Он лишен каких-либо придатков, служащих для размельчения пищи, и снабжен специальным околоротовым сфинктером для его замыкания. Анальное отверстие располагается на противоположном, заднем конце тела. Имеется небольшое количество зарывающихся или прикрепляющихся к твердому субстрату видов, у которых рот и анальное отверстие смещаются на спинную сторону. Из-за этого голотурии приобретают шарообразную, колбовидную или сводчатую форму.

Вокруг рта располагается венчик щупалец. Это видоизмененные амбулакральные ножки. Их количество варьируется от 10 до 30, а строение специфично для каждого отряда голотурий, в зависимости от выполняемых функций. Щупальца могут быть древовидно разветвленными, охватывающими большие пространства и служить своеобразными ловчими сетями. У голотурий, собирающих пищу с твердого субстрата, имеются более короткие, так называемые щитовые щупальца. У некоторых голотурий короткие щупальца могут образовывать так называемые пальцевидные отростки. Кроме того, у всех голотурий они выполняют дыхательные функции (рис. 86).

Лишь у единственной группы глубоководных голотурий имеется скелет в виде плотно прилегающих друг к другу пластинок. У всех остальных скелет редуцирован до многочисленных отдельных элементов микроскопических размеров характерных и в то же время причудливо-разнообразных форм.

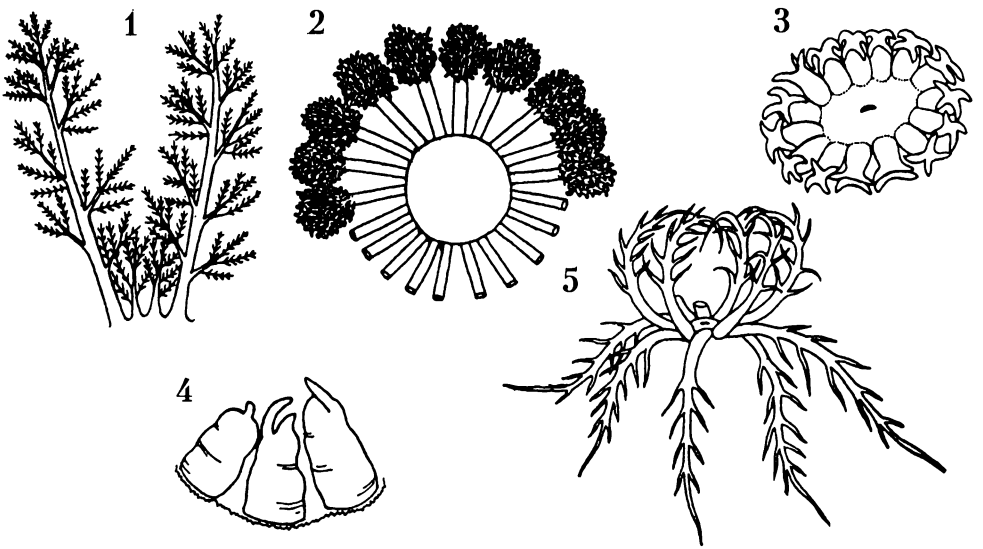


Рис. 86. Схема строения ротовых щупалец различных отрядов голотурий (Беляев, 1968): *1* – древовидные щупальца (отряд Dendrochirota); *2* – щитовидные щупальца (отряд Aspidochirotida); *3* – руковидные щупальца некоторых представителей отряда Elasipodida; *4* – пальцевидные щупальца (отряд Molpadida); *5* – перистые щупальца (отряд Apodida)

Самое крупное скелетное образование находится внутри тела голотурии. Это глоточное известковое кольцо. Оно, как правило, состоит из 10 кусочков, пять из которых соответствуют радиусам, и пять – интеррадиусам. У некоторых форм они служат местом прикрепления пять лент мышц-ретракторов, втягивающих внутрь передний конец тела вместе со щупальцами. Расправление переднего конца тела осуществляется пятью другими мышцами-антагонистами, крепящимися к глоточному кольцу рядом с ретракторами.

Покровы голотурий представляют собой кутикулу, на которую иногда налипают посторонние предметы: песок, растительные остатки, раковины фораминифер (например, глобигерин). У голотурий из родов *Pseudostichopus* и *Meseres* к поверхности тела прикрепляются острые спикулы губок, защищающие их от нападения хищных рыб. Эпидермальные клетки, подстилающие кутикулу, по форме и степени развития сильно варьируются в разных группах голотурий. У некоторых голотурий он хорошо выражен, у других это могут быть маленькие группы клеток, погруженные в студенистую массу базальной мембраны (неклеточная ткань основного вещества) и тому подобное.

Мускулатура голотурий развита значительно сильнее, чем у других иглокожих. Она фактически образует кожно-мускульный мешок, столь характерный для всех червей (см. рис. 84). Правда, он не повторяет буквально типичный кожно-мускульный мешок, так как образован за счет характерной для всех иглокожих пучковой мускулатуры, и образован слоем поперечных мышц и пятью парами продольных мышечных лент. Образуется мощная мышечная система, позволяющая голотуриям двигаться, зарываться в грунт и сильно сокращать тело при малейшем раздражении.

Пищеварительная система, начинаясь околоротым аппаратом щупалец, после ротового отверстия образует расширение – перифарингеальный синус, окружающий короткую эктодермальную глотку, которая переходит в пищевод (эзофагус), а затем в длинный узкий энтодермальный кишечник. Его длина существенно превы-

шает длину тела животного, поэтому он образует петли, подвешенные в полости тела на мезентериях. Задняя (эктодермальная) кишка дистально расширена, образуя довольно объемную мускулистую клоаку, которая у большинства видов открывается на заднем конце тела (см. рис. 85).

Голотурии питаются пищевыми частицами, взвешенными в воде или захороненными в грунте, захватывая их с помощью околоротовых щупалец. В процессе питания щупальца или простираются в толще воды, или шарят по поверхности субстрата, или погружены в него. Когда они загружаются пищевыми частицами, щупальца сокращаются и переносят захваченную пищу в глотку. Особенности строения щупалец (древовидные, щитовидные или пальцевидные — см. выше) — специализация к определенному способу собирания пищевых частиц (детрита и содержащегося в нем бактерий) (см. рис. 86). На малых глубинах источником пищи служит детрит, возникший в процессе формирования и разрушения первичной продукции (водоросли и продукты их разрушения). На больших глубинах источником пищи служит аллохтонный детрит, сносимый береговым стоком, детрит, образующийся в результате гибели планктонных и более крупных организмов, а также обитателей гидротермальных вентов. Кроме этого, голотурии питаются простейшими из типа Granuloreticulosea (Xenophyophorea, Komokiacea, фораминиферами), а также спорами и пыльцой.

В высоко продуктивных районах бореальной зоны Атлантического океана имеются обширные районы, где первичная продукция в конце весны — начале лета настолько велика, что тела отмерших водорослей в огромных количествах достигают ложа океана на глубинах более 2000 м. В это время голотурии нескольких видов образуют здесь плотные скопления. Они в два-три приема, несколькими волнами, образованными разными видами, очищают поверхность дна от органического материала, поступившего с поверхности океана. Каждый вид специализируется на растительном детрите, по-разному захороненному на дне.

Функцию дыхания у голотурий выполняют околоротовые щупальца так же, как и покровы. У голотурий, которые лишены хорошо развитых щупалец, существуют специальные респираторные органы, так называемые водяные легкие. Это два сильно разветвленных ствола, располагающихся по бокам клоаки, и впадающих в нее. Они занимают значительную часть полости тела. Левое легкое бывает опутано сетью кровеносных сосудов. Дистальные части веточек могут быть ампулообразно расширены. Водяные легкие соединяются со стенкой тела и петлями кишечника сложной сетью тонких соединительнотканных и мускульных тяжей. Они обычно ярко окрашены. Расслабление мускулатуры легких ведет к увеличению их объема и поступлению через клоаку морской воды. Ритмическое сокращение легких обеспечивает поступление дифундирующего через стенку легких кислорода и, соответственно, удаление углекислого газа. Отчасти они играют и роль экскреторных органов. Через разрывы стенки внутрь могут поступать амебоциты, нагруженные экскретами, и удаляться наружу.

С клоакой связаны еще одна характерная лишь для голотурий анатомическая структура, которая называется «Кювьеровы органы». Они известны у представителей отряда Aspidochirota. Это железистые клейкие трубчатые образования, также впадающие в клоаку. Их очень много. При раздражении животного кювьеровы трубочки могут выбрасываться через клоаку наружу, прилипая к источнику раздражения. Это, с одной стороны, может отпугнуть нападающего, а с другой — служит своеобразной данью хищнику за то, чтобы он оставил голотурию в покое.

Почти все голотоурии раздельнополы. Изредка встречаются (преимущественно среди представителей отряда безногих голотурий) протерандрические гермафродиты. Известны функциональные гермафродиты, когда в одной гонаде одновременно развиваются и мужские и женские половые продукты. Но и в последнем случае откладка яиц и спермиев данной особью происходит неодновременно. Оплодотворение,

как правило, внешнее. Из яйца выходит личинка аурикулярия довольно крупных размеров (4–6 мм). У ряда видов аурикулярия проходит еще одну бочковидную личиночную стадию долиолярию, а затем последнюю, пятищупальцевую, пентакулу.

У примерно 30 видов известна забота о потомстве, которая выражается в вынашивании молоди на материнском организме или внутри него. Это преимущественно антарктические виды, утратившие свободноплавающую личинку. Яйца развиваются или за счет желтка, или получая питание непосредственно от материнского организма. Известны случаи бесполого размножения, когда животное делилось пополам, затем регенерируя утраченные части тела.

Среди голотурий абсолютно доминируют донные и, более того, широко распространены зарывающиеся формы. Однако, в отличие от всех других ранее описанных иглокожих, некоторые голотурии способны плавать. Плавающие формы известны среди представителей трех отрядов: Elasipodida — в семействах Pelagothuriidae, Psychropotidae и Elpidiidae; Apodida — в родах *Euapta, Leptosynapta, Lapidoplax*; Aspidochirotida — в семействах Synallactidae и Stichopodidae. У мелководных голотурий из Apodida и семейства Stichopodidae все описанные случаи плавания представляют собой кратковременный отрыв от дна при помощи резких изгибаний тела в дорсовентральном направлении. Голотурии прибегают к этому, например, в случае опасности.

Но среди глубоководных форм в семействе Synallactidae и в отряде Elasipodida встречаются настоящие плавающие голотурии, обладающие специальными адаптациями к плаванию. Их можно разделить на три группы.

К первой можно отнести формы, которые при плавании не имеют строгой ориентации, хотя обычно держатся вертикально. Обладают передней и задней плавательной лопастями, причем последних может быть две (по бокам тела). В эту группу входят представители рода *Peniagone* из эльпидиид и *Enypniastes* из пелаготуриид.

Ко второй относятся голотурии, плавающие в горизонтальном положении. Плавание у них сопровождается волнообразными изгибаниями тела в дорсовентральном направлении либо ундулирующими движениями мягких боковых продольных складок тела. Из специальных органов может быть развит хвостовой придаток, усиливающий волнообразные движения тела при плавании. Тело у этих голотурий уплощенное. Его длина может достигать 0,4 м (например, у *Psychropotes depressa*). Способны лишь кратковременно активно и быстро передвигаться. В эту группу входят представители семейства Synallactidae, а также психропотиды из элазипод.

Все представители этих двух групп относятся к бентопелагическим формам, жизнь которых в той или степени связана с грунтом. Обычно они держатся в 3–5-метровом придонном слое, причем 90 % обычно держится в толще воды, а остальные — на дне, где они и питаются.

И наконец, в третью группу входит единственный вид *Pelagothuria natatrix*, (Pelagothuriidae), плавающий в вертикальном положении ртом кверху. Форма тела у него воронкообразная за счет разрастания плавательной лопасти, охватывающей передний конец тела. Свободные окончания выростов, образующих плавательную лопасть, плавно изгибаясь, ориентируют тело в нужном положении. Пелаготурии пассивно парят в воде, используя плавательную лопасть как парашют. Вся жизнь этого вида проходит в пелагиали, без связи с грунтом. Питаются они сестоном, то есть взвесью, в которой содержатся пелагические диатомеи, радиолярии, фекальные комочки веслоногих раков и сами рачки, а также пелагические фораминиферы.

Голотурии играют чрезвычайно важную роль в донных сообществах океана. А некоторые из них служат и объектом промысла. Это, прежде всего, представители рода *Stichopus* (*S. japonicus*, например), утратившие полностью известковый скелет. Вылов этого вида японскими и корейскими судами в течение последнего десятилетия со-

ставлял 7,9–9,2 тыс. т. Общий вылов голотурий всеми странами в течение этого же времени достигал 11,2–17,6 тыс. т.

Класс Holothurioidea подразделяется на три подкласса и шесть отрядов.

□ *Подкласс Dendrochirotacea*

К нему относят голотурий с 8–30 оральными щупальцами, которые могут варьироваться от пальцевидных до древовидно разветвленных. Оральная область тела и щупальца снабжены мускулами-ретракторами. Имеются трубчатые амбулакральные ножки, места локализации которых сильно варьируются.

• Отряд Dactylochirota

Тело часто U-образно изогнуто и имеет скелет из подвижных пластинок. Щупальца неразветвленные. Преимущественно глубоководные зарывающиеся формы.

• Отряд Dendrochirotida

Тело не изогнуто U-образно, но некоторые рода имеют скелет из подвижных пластинок. Оральные щупальца разветвленные. В отряд входят наиболее широко известные литоральные и сублиторальные рода.

□ *Подкласс Aspidochirotacea*

С 10–30 листовидными или щитовидными оральными щупальцами. Отсутствуют оральные мускулы-ретракторы; трубчатые амбулакральные ножки имеются.

• Отряд Aspidochirotida

Щупальца щитовидные. Водные легкие имеются. В этот отряд входят крупнейшие виды голотурий, достигающие длины 2 м.

• Отряд Elasipodida

Типично глубоководные голотурии, часто имеющие форму тела, уклоняющуюся от типичной (например, у пелагических голотурий). Водные легкие отсутствуют.

□ *Подкласс Apodacea*

Более, чем с 25 оральными щупальцами, форма которых варьируется от пальцевидных до перистых. Амбулакральные ножки сильно редуцированы или отсутствуют.

• Отряд Molpadida

Тело плотное, сужающееся позади до образования подобия хвоста. Имеется 15 пальцевидных щупалец, ножки отсутствуют.

• Отряд Apodida

Имеется 10–25 щупалец. Тело червеобразное, ножки отсутствуют. Среди безногих голотурий выделяется своими странностями семейство Synaptidae с уникальными скелетными пластинками в виде якорьков, плотность которых составляет более 1500 на кв. см. При пробегании волны перистальтического сокращения и расширения вдоль тела голотурии они выглядывают из ее кожи на месте исчезнувших ножек и втягиваются обратно.

— *Подтип Pelmatozoa* —

□ Класс Crinoidea (Морские лилии)

Морскии лилии действительно имеют форму тела, делающую их похожими на некие причудливые цветы. Это сходство увеличивается благодаря их пестрой или просто яркой окраске. Количество современных представителей по разным данным

625–1000 видов, тогда как в ископаемом состоянии их известно около 5000. Размеры тела лилий варьируются в очень широких пределах. Диаметр палеозойских микролилий измеряется десятыми долями миллиметра, тогда как гигантский мезозойский *Pentacrinus* имел руки длиной до 0,5 м, а стебель — до 21 м. У современного *Antedon* диаметр диска равен 6–7 мм, стебель *Metacrinus superbus* достигает длины до 2 м, а руки — 20 см.

Тело морской лилии имеет форму чашечки, обращенной расширенной стороной вверх. От нее отходят перисто разветвленные лучи или руки.

И стебельчатые, и бесстебельчатые морские лилии, в отличие от всех остальных иглокожих, направлены ротовой (оральной) стороной вверх, а к субстрату — противоположной, аборальной стороной. Все они имеют хорошо развитый известковый скелет. Он состоит из довольно крупных и утолщенных пластинок разных размеров и формы, которые часто пронизаны отверстиями для прохождения нервов или каналов амбулакральной системы. Как и у других иглокожих, скелет закладывается в толще кожи, но у взрослых особей он оголяется полностью, и хорошо различим.

Аборальная сторона чашечки представляет собой панцирь из двух (моноциклическая чашечка) или трех (дициклическая чашечка) венчиков, состоящих из чередующихся пластинок. Эти пластинки расположены по радиусам и интеррадиусам вокруг центральной (основной) пластинки чашечки, по пять пластинок в каждом венчике. У стебельчатых морских лилий с этой центральной пластинкой соединен гибкий стебель, который служит для прикрепления морских лилий к субстрату. Сам способ прикрепления различен. Это может быть диск или зацепка, которыми служит расширение конечной пластинки стебля, или же своеобразные корешки, или же подвижные отростки (цирри), кольчато располагающиеся на стебле.

У бесстебельчатых лилий, у которых от стебля остается одна лишь конечная пластинка, сливающаяся с центральной пластинкой чашечки, временное прикрепление к субстрату осуществляется членистыми «корешками», называемыми также циррями. На концах они снабжены подобием коготков. Часто центральная пластинка чашечки разрастается, образуя так называемый центральный конус со специальными ямками для прикрепления циррей. Их количество может быть более ста.

Поддерживающий скелет рук морских лилий состоит из отдельных члеников («позвонков» или брахиальных пластинок — рис. 87 В). Первые из них причленяются к радиальным пластинкам последнего венчика чашечки на границе ротовой стороны лилии. Скелетные пластинки гибко соединены между собой при помощи мышц. Почти к каждому позвонку попеременно справа и слева присоединяются боковые веточки — пиннулы, придающие рукам перистость. Они тоже состоят из отдельных члеников. На уровне второй брахиальной пластинки руки могут раздваиваться или же многократно делится, достигая в крайнем случае до 200 веточек.

По оральной стороне лучей, вдоль всех их разветвлений вплоть до пиннул, проходят ветвящиеся соответственно всем ветвлениям лучей амбулакральные борозды, усаженные двойными рядами амбулакральных ножек. У основания лучей все борозды соединяются вместе и переходят на оральный диск чашечки лилии, где по радиусам направляются к ротовому отверстию, которое расположено, как правило, в центре орального диска. Оральный диск почти лишен скелетных элементов и покрыт только мягкой кожей. Она пронизана многочисленными порами, которые ведут в ресничные воронки и далее в глубину тела. Фактически это диффузное замещение мадрепоровой пластинки. Через эти поры происходит заполнение амбулакральной системы водой. Ближайшие к ротовому отверстию амбулакральные ножки выполняют функцию околоротовых щупалец. Анальное отверстие открывается на небольшом возвышении, располагающемся у большинства видов в одном из интеррадиусов орального диска, недалеко от его края рис. 87 А и Б).

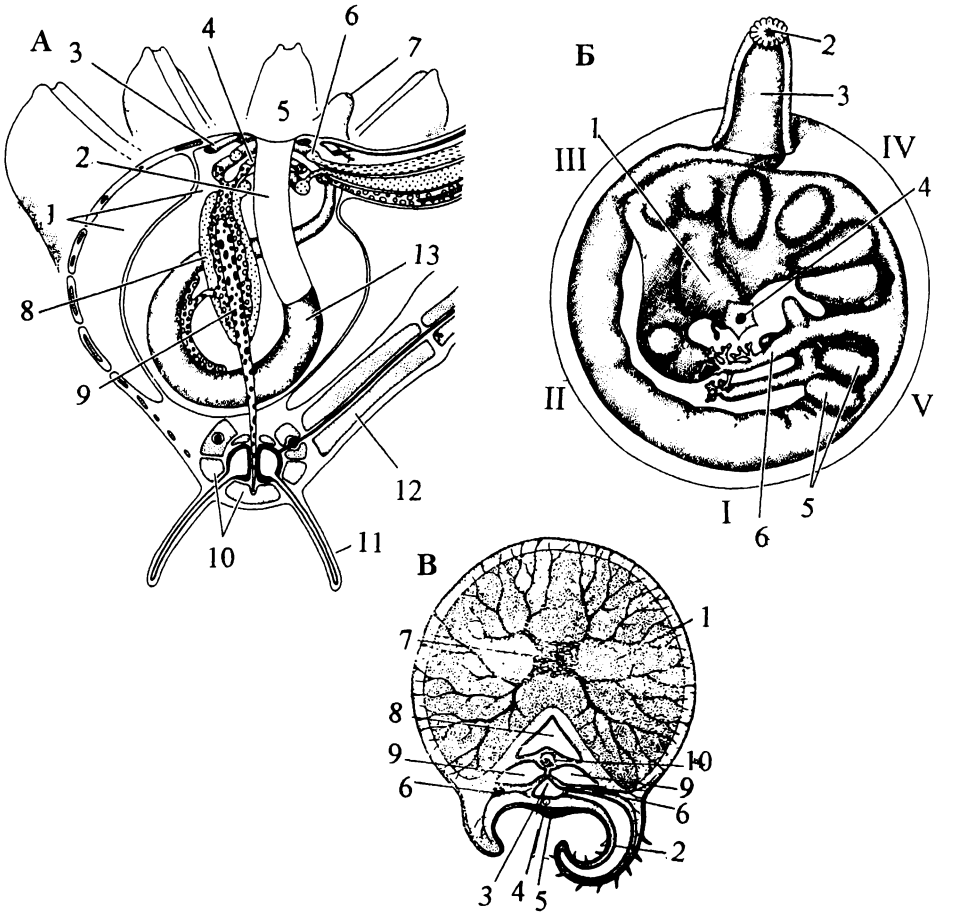


Рис. 87. Строение морских лилий (А, Б — R. Brusca, G. Brusca, 2002; В — Ливанов, 1955):
А — внутреннее строение морских лилий: *1* — целом; *2* — эзофагус; *3* — гипонейральное нервное кольцо; *4* — циркуморальное кольцо кровеносной системы; *5* — рот; *6* — кольцевой канал амбулакральной системы; *7* — анальное отверстие; *8* — осевой синус кровеносной системы; *9* — осевой орган; *10* — скелетные элементы; *11* — циррус; *12* — рука; *13* — кишечник; Б — пищеварительная система морской лилии *Antedon*, вид сверху (оральная поверхность удалена, римскими цифрами на периферии обозначены амбулакральные радиусы): *1* — эзофагус; *2* — анальное отверстие; *3* — прямая кишка; *4* — рот; *5* — выросты желудка; *6* — древовидные выросты кишечника; В — поперечный срез через руку морских лилий: *1* — брахиальная пластинка скелета; *2* — чувствительный придаток руки с амбулакральным каналом внутри; *3* — радиальный канал амбулакральной системы; *4* — перигемальный канал; *5* и *6* — эктонейральный и гипонейральный отделы нервной системы; *7* — аборальный нерв; *8* — аборальный и *9* — оральный отделы целома; *10* — половой синус целома с половым тяжом

Морские лилии питаются мельчайшей взвесью и планктонными организмами, улавливаемыми руками. Пища попадает в амбулакральные борозды, на дне которых лежат эпителиально-нервные и железистые клетки. Они снабжены мощными подвижными ресничками, большая часть которых выполняют не чувствительную, а транспортную функцию. Благодаря их быстрым движениям пища, склеенная слизью, вместе с токами воды, создаваемыми ресничками, направляется по бороздам в рот. У многолучевых лилий площадь сбора пищи чрезвычайно велика. Например,

у 68-лучевой тропической лилии *Comantheria grandicalix* одна только длина амбулакральных борозд в сумме может достигать 100 м. Рот морских лилий, расположенный, как правило, посередине орального диска, ведет в хорошо развитый пищевод. Он впадает в очень объемистый кишечник со складчато-бугристыми стенками, образующий полную петлю в направлении движения часовой стрелки. После этого он переходит в прямую кишку, поднимающуюся вертикально вверх. Энтодермальная кишка образует обширные лопасти, в том числе имеются длинные разветвленные дивертикулы, в которые пища не проникает (см. рис. 86 Б). Стенка кишечника образована высоким ресничным эпителием. От анальной трубки и пищевода энтодермальный кишечник отделен мускульными сфинктерами.

Огромная суммарная поверхность аппарата лучей у лилий позволяет им успешно выполнять респираторную функцию.

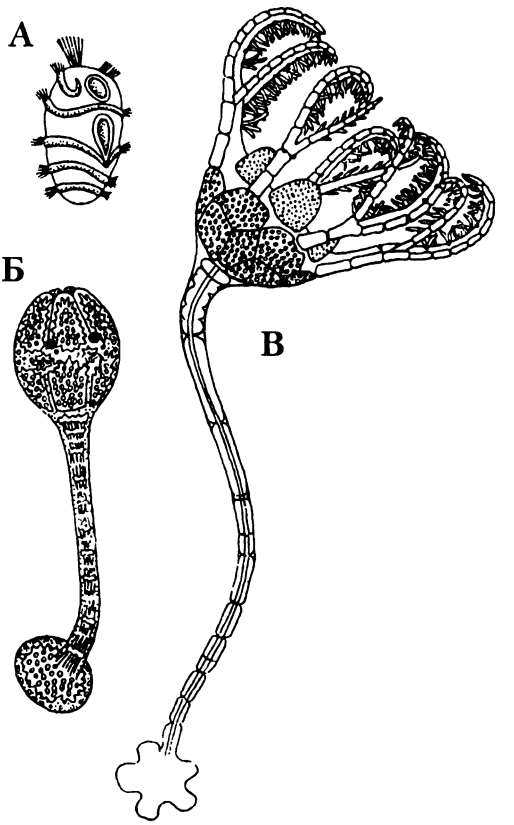


Рис. 88. Схема развития морской лилии (Беляев, 1968):
А — личинка морской лилии долиолярия; Б — морская лилия на стадии цистоидеи; В — стадия пентакринуса

У лилий, в отличие от других иглокожих, имеются свои особенности в строении целома. Особенно это относится к стебельку. По всей его длине тянутся пять каналов целома, охватывая со всех сторон центральный тяж кровеносной системы. В основании чашечки начальные участки этих каналов, расширяясь, образуют так называемый камерный орган. Он образуется из пяти выростов передней части заднего правого целомического мешка аналогично тому, как возникают выросты зачатков перигемальной системы у Euleuterozoa.

В мощной толще скелета основания чашечки под целотелием вокруг расширений описанных выше целомических каналов камерного органа располагается хорошо развитый нервный центр. От него отходят нервы в стебелек и прикрепительные корешки, а также интеррадиальные нервы. Последние дихотомически делятся и бегут уже радиально в толще аборального скелета рук. Считают, что этот нервный центр — все, что сохранилось от головных ганглиев предков иглокожих, напоминавших диплеврулу. У Euleterozoa уже исчезли отходящие в интеррадиусы нервы, сохранилось лишь аборальное кольцо.

Морские лилии раздельнополы. Половые продукты развиваются в пиннулах, которые расположены ближе всего к чашечке. У большинства видов оплодотворение внешнее. Из оплодотворенного яйца развивается бочонкообразная личинка долиолярия (рис. 88 А). После 2–3 дней планктонной жизни она опускается на дно и прикрепляется правой стороной своего переднего конца на каком-либо твердом субстрате. Через некоторое время потерявшая реснички личинка начинается удлиняться, подразделяясь одновременно на стебелек и чашечку. На вершине чашечки позднее образуется рот.

Это так называемая цистоидейная стадия личиночного развития (рис. 88 Б). Затем обнаруживается пятилучевое строение, начинают развиваться руки, стебель удлиняется, разрастается прикрепительный диск и личинка становится похожей на маленькую морскую лилию. Это стадия пентакринуса (рис. 88 В). Ее размеры от 4 мм до 1 см. Далее развитие у разных групп лилий протекает по-разному. Стебельчатые морские лилии, число видов которых достигает 80, остаются на всю жизнь прикрепленными. У бесстебельчатых морских лилий на стадии пентакринуса после примерно полутора месяцев жизни чашечка отламывается от стебелька и переходит к свободному образу жизни.

Все современные морские лилии относятся к одному отряду Articulata, в состав которого входят четыре подотряда, три из которых объединяют стебельчатых, и один — бесстебельчатых лилий (Comatulidae).

Стебельчатые лилии — самые древние из ныне живущих иглокожих. В настоящее время известно около 80 видов, обитающих главным образом на больших глубинах (до 9700 м). Наиболее широко известны представители подотряда Isocrinida.

≡Тип Chaetognatha (Щетинкочелюстные,≡ Сагитты или Морские стрелки)

Щетинкочелюстные — маленькая группа морских животных. Количество видов менее 100. Длина тела от 0,5 мм до 12 см. Преимущественно планктонные формы, но есть небольшое количество видов, обитающих у дна и на дне.

Тело стреловидной формы, в сечении элипсовидное, слегка дорсовентрально уплощенное, билатерально симметричное (рис. 89). Виды, обитающие в эпипелагиали (до глубин 200 м), чаще всего стекловидно прозрачные. Более глубоководные формы могут быть окрашены в оранжевый цвет пигментами каротиноидной природы, а иногда имеют молочно-белое тело из-за просвечивающей сквозь покровы непрозрачной вентральной мускулатуры. По крайней мере, один вид (*Caecosagitta macrocephala*) способен к люминесценции.

Тело подразделяется на голову, туловище и хвост (рис. 89 А). Рот открывается вентрально у переднего края головы, посередине углубления, которое называется вестибулюм. По бокам от ротового отверстия располагаются мощные, крупные хватательные шипы или «крючья» (рис. 89 В, Г). Впереди рта имеются маленькие шипы, которые называют зубчиками. Это главное вооружение сагитт, используемое ими при ловле добычи. Дорсально голова несет пару светочувствительных органов своеобразного строения. Антеролатерально стенка тела у основания головы образует складку, которая называется капор или капюшон. В расправленном состоянии он может прикрывать голову спереди и сбоков, увеличивая обтекаемость тела в момент броска на добычу. Вблизи перехода головы в туловище дорсально на поверхности тела располагается так называемая ресничная петля (или ресничная корона). Это два кольца эпителиальных ресничных клеток. Возможно, это хеморецепторы. Но есть предположения, что они служат для переноски спермы. Половые отверстия самцов и самок располагаются латерально, соответственно, позади в хвосте и туловище.

Граница между туловищем и хвостом определяется положением анального отверстия, которое лежит вентрально. Тело несет одну или две пары плавников, а хвостовой отдел — единственный хвостовой плавник. Покровы тела — очень тонкая, эластичная кутикула. Под кутикулой лежит однослойный, плоский, так называемый пластырный эпителий. Его клетки характеризуются извилистыми краями (рис. 90 А). Выпуклости одной клетки заходят в углубления другой, что придает эпителию растяжимость и эластичность. Отдельные участки тела покрыты, кроме того, еще одним слоем более рыхлых клеток эпителия (рис. 90 Б). Это участки у

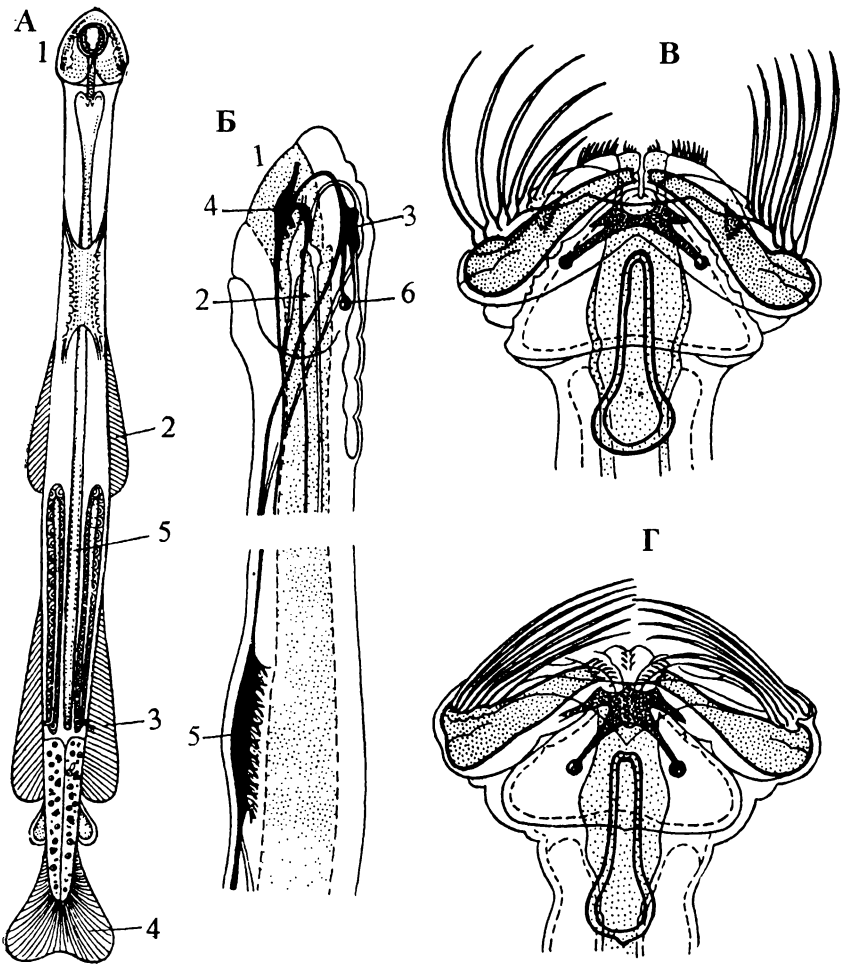


Рис. 89. Строение щетинкочелюстных (Chaetognatha) (Зенкевич, 1968):
А — общий вид: *1* — голова; *2* — передние боковые плавники; *3* — задние боковые плавники; *4* — хвостовой плавник; *5* — кишечник; Б — нервная система, вид с левой стороны: *1* — ротовое отверстие; *2* — кишка; *3* — головной мозг; *4* — висцеральный ганглий; *5* — вентральный ганглий; *6* — глаза; В и Г — голова с раздвинутыми и согнутыми ловчими щетинками

основания щетинок и по бокам головы. Околоротовой участок головы (вестибулюм) характеризуется столбчатым эпителием, а на плавниках клетки эпидермиса очень вытянуты. На некоторых участках тела эпителиальные клетки замещены железистыми. Эпителий лежит на хорошо развитой базальной мембране. Внутри плавников она образует складки, подстеленные более толстым слоем неклеточной ткани основного вещества (экстрацеллюлярный матрикс). Жесткость и гибкость плавников обусловлены наличием «лучей» — поперечных балок из того же неклеточного материала, богатого белком эластином.

Мускулатура стенки тела поперечно-полосатая. Она представлена четырьмя мощными лентами продольной мускулатуры (четырьмя квадрантами). Исключение — комплекс мускулатуры головы, которая управляет крючьями, вестибулюмом и капюшоном. У представителей отряда Phragmaphora имеется также поперечная туло-

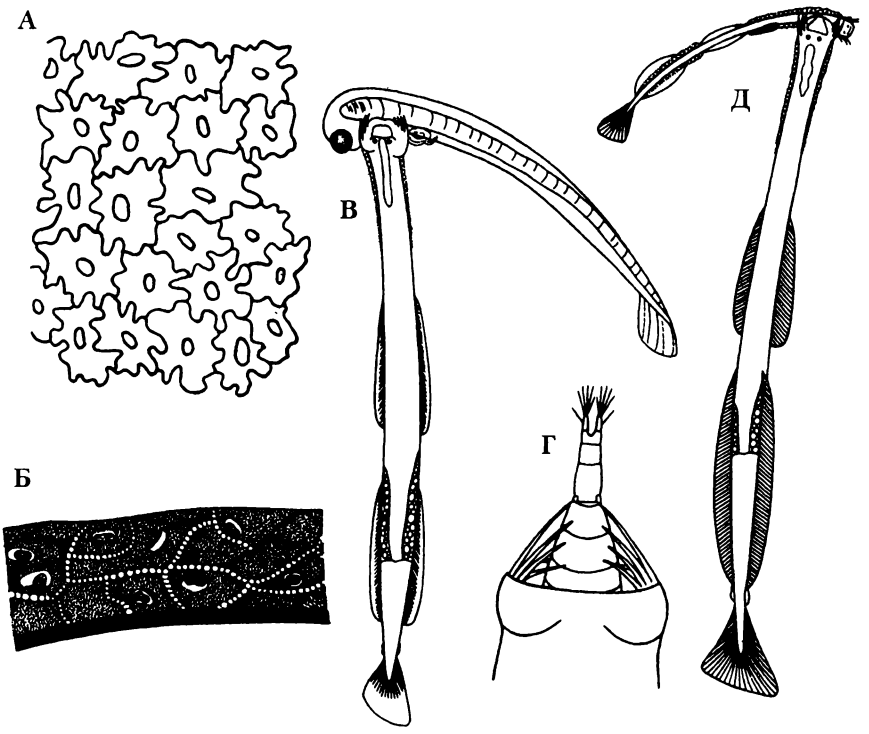


Рис. 90. Щетинкочелюстные (Касаткина, 1982):
А — участок эпителия верхнего воротникового слоя *Eukrohnia bathypelagica*; Б — поперечный срез через многослойный эпителий в шейном районе; В — захват личинки сельди взрослой *Parasagitta liturata*; Г — *Sagitta* при захвате копеподы; Д — захват молодой особи *Leptosagitta collariatta* взрослой *L. nudata*

вищная вентральная мускулатура. Она непрозрачна и придает телу живых особей молочный оттенок. Кольцевая мускулатура полностью отсутствует.

У взрослых червей полость тела разделена на три части. Первая — непарный головной, вторая и третья — парные туловищный и хвостовой целомы. Однако они развиваются в процессе эмбриогенеза из единого непарного целомического мешка и перегородки между ними образуются различными способами и из разных тканей, то есть это не диссепименты. Головная полость, или, как ее еще называют, протоцель, невелика из-за развития мощного комплекса головной мускулатуры. Кроме этого, имеются вторично парные целомы туловищного и хвостового отделов, называемые соответственно мезо- и метацелями. Вдоль средней линии они граничат между собой, разделенные вертикальной перегородкой, на которой подвешен кишечник. Поперечные септы не только отграничивают между собой целомические мешки, но и служат анатомическими границами между отделами тела. Целомическая жидкость содержит клетки и клеткоподобные включения, строение и функция которых еще недостаточно изучены. Она служит гидроскелетом, то есть опорой локомоторной системе, в которую входят кутикула, мощная базальная мембрана и продольная мускулатура.

Передвижение щетинкочелюстных осуществляется с помощью поочередных сокращений боковых лент мышц, служащих антагонистами. Chaetognatha производят впечатление не очень хороших пловцов, сочетающих периоды активности с периодами неподвижности, когда червь медленно погружается. Плавники не помогают при

движении. Это стабилизатор, помогающий сохранить направление броска в момент охоты на добычу, а также замедляющий скорость погружения в периоды между бросками. Поперечная мускулатура донных щетинкочелюстных, вероятно, помогает при ползании, хотя они могут плавать на короткие дистанции.

Хетогнаты — активные хищники, питающиеся различными планктонными ракообразными, мелкими рыбами или их мальками, а также другими щетинкочелюстными (рис. 90 В—Д). Донные формы — хищники-засадчики, прикрепляющиеся к субстрату специальным клейким секретом и держащие веера своих хватательных крючьев расправленными. Когда жертва приближается достатчно близко, хищник совершает бросок. Примерно так же ведут себя планктонные формы, неподвижно ожидающие приближения добычи, а затем совершающие бросок для ее захвата. Некоторые крупные представители рода *Sagitta* могут захватывать рыб сравнимых с ними размеров. Острые крючья легко пронзают добычу, особенно панцирь мелких ракообразных. Предполагают, что они содержат яд из группы тетродотоксинов, вырабатываемый комменсальными бактериями, обитающими на голове или в желудке сагитты. Расстояние до жертвы, вероятнее всего, определяется специальными ресничными полями, разбросанными по поверхности тела щетинкочелюстных.

Схваченная добыча попадает в относительно просто устроенную пищеварительную систему, представляющую собой прямую трубку. Она начинается от ротового отверстия в вестибулюме. Рот ведет в короткий фаринкс, стенки которого содержат железистые слизистые клетки. Они облегчают заглатывание добычи, которое совершается с помощью специальной глотательной мускулатуры. Кишечник сужается в месте его прохождения через перегородку, отделяющую головной целом от туловищного. Позади нее начинается длинная энтодермальная кишка. Прямая кишка короткая. Вероятно, основная часть процесса переваривания протекает внеклеточно, в полости кишечника, и может быть очень быстрым.

Кровеносная система лишена обычных сосудов и представляет собой скорее обширные синусы и каналы между кишечником и ближайшими к нему внутренними органами и, следовательно, выполняет прежде всего трофические функции. Маленькие полости внутри продольной и поперечных перегородок между целомическими мешками также содержат гемальную жидкость. Движение жидкости внутри этой системы, вероятно, облегчается сокращением мускулатуры при движении животного или с помощью диффузии.

Дыхание и экскреция, вероятно, осуществляются с помощью диффузии из целомической жидкости.

Нервная система хетогнат состоит из мощного церебрального ганглия, располагающегося в голове дорсально от фаринкса. Несколько других ганглиев отделены от него и обслуживают различные мышцы и органы чувств головы. Пара окологлоточных нервных стволов отходят от задних частей церебрального ганглия и проходят постеровентрально к мощному подкишечному (субинтестинальному) ганглию, локализованному уже в покровах средней части туловища. Этот ганглий контролирует плавание. От его задней части отходят два нервных ствола, идущих в хвостовую часть тела и — субэпителиально — большое количество других нервов, образующих нервное сплетение (нервный плексус).

Как упоминалось выше, по поверхности тела разбросаны поля ресничных клеток, служащих механорецепторами, которые определяют положение добычи по колебаниям воды. Специальные хеморецепторы пока не обнаружены. Возможно, их функцию выполняют парные вестибулярные ямки.

На дорсальной поверхности головы располагается субэпидермально пара глаз. Каждый из них состоит из пяти инвертированных глазков в виде пигментных ямок. Они образуют один крупный глаз, направленный латерально, и четыре маленьких,

направленных медиально, благодаря чему создается почти непрерывное поле зрения, позволяющее определять направление к источнику освещения и его интесивность. Линзы у этих глаз отсутствуют. Исключение — два глубоководных представителя рода *Eukrohnia*, глаза которых снабжены шестиугольными кутикулярными линзами.

Все щетинкочелюстные — гермафродиты. Они имеют парные яичники, расположенные в туловищном, и семенники — в хвостовом отделах. Сперматогонии поступают в хвостовой целом, где и созревают. Оттуда сперматозоиды через ресничные воронки, переходящие в семяпроводы, поступают в открывающиеся латерально семенные пузырьки, образуя так называемые «семенные гроздья» или «семенные шары». Настоящие сперматофоры не образуются. Вдоль каждого яичника сбоку тянется яйцевод, открывающийся генитальной порой несколько впереди границы между туловищным и хвостовым отделами тела. Зрелые яйца поступают в яйцеводы. После так называемого «танца» спаривания яйцевые шары сохраняются на теле полового партнера. Разрыв шара позволяет сперме достигать находящегося позади отверстия гонопора и яйцевода и оплодотворить зрелые яйца. Донные щетинкочелюстные прикрепляют их к водорослям или другому подходящему субстрату. Пелагические мелководные виды могут секретировать желатиноподобную оболочку вокруг яйца, которое потом плавает в воде или опускается на дно. У глубоководных представителей рода *Eukrohnia* развивающиеся эмбрионы вынашиваются на теле материнской особи в специальных желатиноподобных временных марсупиумах, которые располагаются попарно с каждой стороны тела в его хвостовой части.

Развитие прямое, личиночная стадия отсутствует.

В состав типа Chaetognatha входят два отряда: Phragmophora и Aphragmophora.

Для отряда Phragmophora характерно наличие поперечной вентральной мускулатуры. В состав отряда входят три семейства с примерно 30 видами.

Представители Aphragmophora лишены вентральной поперечной мускулатуры. В его состав также входят три семейтсва с примерно 70 видами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрикосов Г. Г. Тип мшанки (Bryozoa) // Жизнь животных: в 6 т. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 1. С. 533–542.
2. Абрикосов Г. Г. Тип плеченогие (Brachiopoda) // Жизнь животных: в 6 т. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 1. С. 543–548.
3. Адрианов А. В., Майорова А. С., Малахов В. В. Микроскопическая анатомия и ультраструктура нефридия япономорской сипункулиды *Thysanocardia nigra* Ikeda, 1904 // Зоол. ж. 2002. Т. 81, № 1. С. 30–39.
4. Адрианов А. В., Малахов В. В., Морозов Т. Б. Строение нефридиев сипункулиды *Phascolosoma agassizii* (Sipuncula, Phasculosomatidea) // Зоол. ж. 2001. Т. 80, № 10. С. 1155–1167.
5. Адрианов А. В., Малахов В. В., Майорова А. С. Организация щупальцевого аппарата сипункулиды *Thysanocardia nigra* (Sipuncula, Sipunculidea) // Зоол. ж. 2005. Т. 84, № 8. С. 922–928.
6. Бардач Дж., Ритер Дж., Макларни У. Аквакультура. Разведение и выращивание пресноводных и морских организмов. М.: Пищевая промышленность, 1978. 294 с.
7. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
8. Беляев Г. М. Тип Иглокожие (Echinodermata) // Жизнь животных: в 6 т. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 2. С. 197–297.
9. Беньяш И. А., Ерлыкова Н. Н., Евдонин Л. А. К анатомии нервной системы *Dinophilus vorticoides* // Многощетинковые черви и их экологическое значение. Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 1992. Т. 43 (51). С. 5–8.

10. Богданов И. П., Клевцова О. Е. Морфология и анатомия пищеварительной системы некоторых видов Trochoidea (Archaeogastropoda) // Ruthenica. 1993. Т. 3, № 2. С. 119–132.
11. Бубко О. В. О систематическом положении Oweniidae и Archiannelida (Annelida) // Зоол. ж. 1973. Т. 52, вып. 9. С. 1286–1296.
12. Буруковский Р. Н. О чем поют ракушки. Калининградское кн. изд-во, 1977. 109 с.
13. Гебрук А. В. Ревизия семейства Pelagothuriidae (Holothurioidea, Elapsipoda) с обзором по плавающим голотуриям. 1. Ревизия семейства Pelagothuriidae // Зоол. ж. 1989. Т. 68, вып. 12. С. 57–66.
14. Гебрук А. В. Ревизия семейства Pelagothuriidae (Holothurioidea, Elapsipoda) с обзором по плавающим голотуриям. 2. Обзор плавающих голотурий и их происхождение // Зоол. ж. 1990. Т. 69. Вып. 3. С. 60–68.
15. Голиков А. Н. Моллюски Buccininae Мирового океана. Моллюски. Т. V. Вып. 2. Фауна СССР. Л.: Наука, 1980. 465 с.
16. Дыганова Р. Я., Шакурова Н. В., Голубев А. И., Малютина Л. В. Особенности организации фоторецепторных органов *Dinophilus vorticoides* (Polychaeta: Dinophilidae) в свете взглядов на эволюцию фоторецепторов // Многощетинковые черви и их экологическое значение. Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 1992. Т. 43 (51). С. 19–24.
17. Заренков Н. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Моллюски / Изд-во МГУ, 1989. 188 с.
18. Зезина О. Н. Современные брахиоподы в составе естественного донного биофильтра морей России. Палеонтологический ин-т РАН. М., 1997. 84 с.
19. Зезина О. Н. Тип Brachiopoda — Плеченогие // О. Н. Зезина, Е. Н. Темерева. Брахиоподы и форониды // Биота российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. Т. 3. С. 8–49.
20. Зенкевич Л. А. Тип Щетинкочелюстные или «морские стрелки» (Chaetoghatha) // Жизнь животных: в 6 т. Беспозвоночные. М.: Просвещение, 1968. Т. 2. С. 298–303.
21. Зуев Г. В., Несис К. Н. Кальмары (биология и промысел). М.: Пищевая пром., 1971. 359 с.
22. Зюганов В. В. Парадокс паразита, продлевающего жизнь хозяина. Как жемчужница выключает программу ускоренного старения у лосося // Известия РАН. Сер. биол. 2005. № 4. С. 435–441
23. Иванов Д. Л. Морфолого-систематический очерк организации Caudofoveata (Molusca, Aplacophora) // Фауна и распространение моллюсков: северная часть Тихого океана и полярный регион. Владивосток, 1987. С. 4–21.
24. Иванов Д. Л. Тентакулярный отдел центрального нервного аппарата моллюсков и гомология органов локомоции // Ruthenica. 1991. Vol. 1 (1–2). P. 81–89.
25. Кантор Ю. И. Брюхоногие моллюски Мирового океана. Подсемейство Волютопсиина. М.: Наука, 1990. 178 с.
26. Касаткина А. П. Щетинкочелюстные морей СССР и сопредельных вод. Л.: Наука, 1982. 136 с.
27. Клюге Г. А. Мшанки северных морей СССР. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1962. 582 с.
28. Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М.: Сов. наука, 1955. 396 с.
29. Ливанов Н. А. Форониды, мшанки и брахиоподы // Тр. общества естествоиспыт. при Казанском гос. университете. 1963. Т. 66. С. 55–81.
30. Мамкаев Ю. В. Динофилиды как примитивная группа трохофорных животных // Многощетинковые черви. Морфология, систематика экология. Иссл. фауны морей. Зоол. институт РАН. 1985. Вып. 34 (42). С. 99–103.
31. Мамкаев Ю. В., Селиванова Р. В. Исследования организации *Dinophilus vorticoides* O. Schmidt с использованием электронной микроскопии // Эволюционная морфология животных. Тр. Зоол. института РАН. 1979. Т. 84. С. 73–83.
32. Миничев Ю. С., Бубко О. В. К построению системы кольчатых червей // Многощетинковые черви и их экологическое значение. Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 1992. Т. 43 (51). С. 52–58.
33. Мурина Г.-В. В. Морские черви сипункулиды арктических и бореальных вод Евразии. Л.: Наука, 1977. 282 с.
34. Несис К. Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 358 с.
35. Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски. Распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 285 с.

36. Несис К. Н. Головоногие умные и стремительные. М.: Октопус, 2005. 204 с.
37. Нигматуллин Ч. М. Биология и промысел каракатиц шельфа Северо-Западной Африки // Рыбохозяйственные иссл. в Атлантическом океане (биология и промысел беспозвоночных). Тр. АтлантНИРО. 1972. Т. 42. С. 57–85.
38. Нигматуллин Ч. М. Нектонные кальмары как объединители локальных сообществ Мирового океана и экосистемные катализаторы // IX съезд Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 18–22 сентября 2006 г.): тез. докл. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. Т. 2. С. 58.
39. Нигматуллин Ч. М. Состояние мирового и российского промыслов головоногих и их перспективы // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным памяти Б. Г. Иванова. Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. С. 207–210.
40. Сиренко Б. И. Ревизия системы хитонов отряда Chitonida (Mollusca: Polyplacophora) на основе корреляции между типом расположения жабр и формой придатков хориона // Ruthenica. 1993. Т. 3, № 2. С. 93–118.
41. Суворов А. С. Вопросы функциональной морфологии устья пупиллоидных моллюсков (Gastropoda Pulmonata) // Ruthenica. 1993. Т. 3, № 2. С. 141–152.
42. Татишвили К. Г., Багдасарян К. Г., Казахашвили Ж. Р. Справочник по экологии морских брюхоногих. М.: Наука, 1968. 168 с.
43. Темерева Е. Н. Тип Phoronida — Форониды / О. Н. Зезина, Е. Н. Темерева. Брахиоподы и форониды // Биота российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. Т. 3. С. 50–105.
44. Федосеева Е. А. Сравнительная морфология стрел стилофора моллюсков надсемейства Helicoidea (Gastropoda, Pulmonata) // Ruthenica. 1994. Т 4, № 2. С. 103–110.
45. Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.
46. Anonym. Science et technologie. № 37. 1991.
47. Balser E. J. Cloning by ophiuroid echinoderm larvae // Biol. Bull. 1998. Vol. 194. P. 187–193.
48. Bizikov V. A. The shell in Vampiropoda (Cephalopoda): Morphology, functional role and evolution / Ruthenica. M. Suppl. 3. 2004. 88 p.
49. Brusca R. C., Brusca G. J., Haver N. J. Invertebrates // Sinauer Associated, Inc. 1990. Sunderland, Massachusets. 936 p.
50. Grassé P.-P. Échinodermes — Stomocodés — Procordés // Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. T. XI. 1948. Paris (VI). Masson et Cie Éditeurs. L'Académie de Médecine. 1077 p.
51. Gruner H.-E., von. 13. Stamm Sipunculida // Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 3. Teil: Mollusca, Sipunculida, Echiurida, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 246–260.
52. Gruner H.-E., von. 14. Stamm Echiurida // Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 3. Teil: Mollusca, Sipunculida, Echiurida, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 261–275.
53. Hyman L. H. The Invertebrates. Smaller Coelomate Groups. 1959. Vol. V. P. 645.
54. Kilias R., von. 12. Stamm Mollusca // Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 3. Teil: Mollusca, Sipunculida, Echiurida, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 9–245.
55. Nesis K. N. The diamondback squid *Thysanoteuthis rhombus* Troschel, 1857: a «living fossil»? // Ruthenica. Russian Malacological J. 1992. Vol. 2 (2). P. 91–104.
56. Nigmatulliin Ch. M. Ovary development, potential and actual fecundity and oocyte resorption in coleoid cephalopods: a review // K. Wranke (ed). Int. Symp. Coleoid Cephalopods through time. 2002. Berliner paläontologische Abhandlungen. Bd. 1. P. 82–84.
57. Phoronida. 2006. http://paleopolis. rediris. es/Phoronida/Syst/Muel/muel_ADULT.html.
58. Richter A. E. Handbuch des Fossiliensammlers. Bechtermünz Verlag. 1999. 461 S.
59. Roberts D., Gebruk A., Levin V., Manship B. A. D. Feeding and digestive strategies in deposit-feeding holothurians // Oceanogr. & Mar. Biol: Ann. Rev. 2000. Vol. 38. P. 257–310.
60. Starobogatov Ya. I. Morphological basis for phylogeny and classification of Bivalvia // Ruthenica Russian Malacological J. 1992. Vol. 2 (1). P. 91–104.
61. Zezina O. N. Deep-sea brachiopods. Their peculiarities in morphology and evolution // Sarsia. 1994. Vol. 79. P. 59–64.

Дополнение

Три типа, описание которых приводится ниже, стоят особняком по отношению к другим целомическим животным. Их положение в филогенетической системе уже давно представляет собой предмет дискуссий, которые то затихают, то опять оживляются. С одной стороны, представители этих типов очень напоминают кольчатых червей, с другой — имеют ряд признаков, сближающих этих животных с членистоногими. В обоих случаях несомненно то, что они относятся к полимерным целомическим беспозвоночным. Многие авторы включают их в одну группу, называемую Pararthropoda, или Oncopoda. Все три группы объединяются промежуточной аннелидно-артроподной организацией, своеобразными культевидными конечностями с когтями на конце. Полагают, что они отошли от ствола членистоногих очень рано, прежде чем последние приобрели твердую кутикулу и членистые конечности. Именно исходя из такого их маргинального положения мы выделили данные три группы из всех остальных целомических животных и описываем их отдельно.

≡Тип Onychophora≡

Тип Onychophora или буквально «когтеносные» называют еще по имени одного из наиболее известных его представителей «перипатусами» или «гуляками» от греческого слова «peripatos» — аллея в афинском парке Ликей, по которой прогуливался великий Аристотель со своими учениками. По-немецки их метко называют «Stummelfüßer» или «огрызконогими». В англоязычной литературе, однако, наиболее известно другое название, которое нам кажется более всего подходит этим беспозвоночным: «вельветовые черви» (из-за особенностей их покровов) (рис. 91 А). Это маленькая группа, в которую входят не более 100 видов с длиной тела 5–7 см. Самый крупный представитель типа, *Macroperipatus torquatus* с о-ва Тринидад, достигает длины 15 см. Перипатусы имеют внешне червеобразное тело, выпуклое дорсально и несколько уплощенное вентрально. Оно лишено наружной сегментации. На поверхности покровов, правда, различимо слабо выраженная кольчатость, не имеющая никакой связи с истинной метамерией тела, которая внешне выражена числом и положением пар конечностей, соответствующих числу метамер.

Голова слабо отделена от туловища (рис. 91 Б). Она состоит из лишенного придатков акрона (или простомиума), несущего глаза. Затем следует практически не отграниченный от него антеннальный сегмент, дорсально несущий пару щупалец (антенн) кольчатого строения. Они представляют собой дериваты первой пары конечностей и у эмбриона их зачатки лежат посторально. Вторая пара конечностей лежит в глубине кольца вентромедианных папилл, окружающих ротовое отверстие, в качестве серповидных челюстей. Третья пара служит латеральными околоротовыми папиллами, на вершине которых открываются протоки защитных желез (рис. 91 Б). Остальные конечности (от 13 до 43 пар) в нормальном состоянии расположены вентролатерально и служат ходильными ногами или онкоподиями. Это круглые в сечении, полые, лишенные мышц, сужающиеся дистально выступы тела, состоящие из двух частей: базальной и дистальной (так называемой ноги). Их основание состоит из 3–6 широких, сильно опушенных, уплощенных колец, которые вместе с конечным члеником отдаленно напоминают лапку (тарзус) насекомого. Сходство создается тем, что конечный членик несет два крючковидных когтя на дистальной части и име-

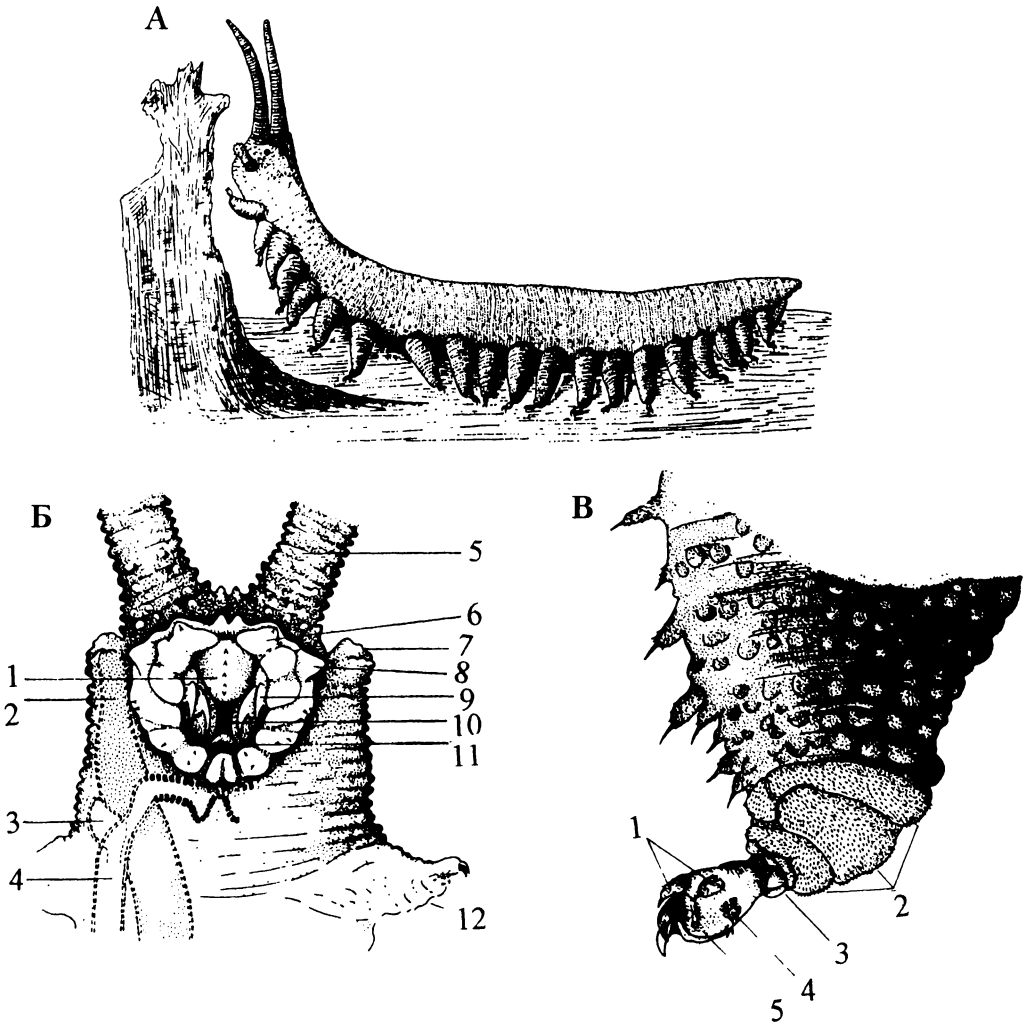


Рис. 91. Тип Onychophora (Moritz, 1993):
А — *Paraperipatus amboinensis*; Б — *Peripatopsis sedgwicki*, рот и околоротовая область, вид с вентральной стороны: *1* — верхняя губа; *2* — защитные железы; *3* — мешочек слюнной железы; *4* — проток слюнной железы; *5* — антенна; *6* и *8* — внутренние и внешние папиллы губы; *7* — околоротовая папилла; *9* — челюсти; *10* — ротовое отверстие; *11* — преддверие околоротовой полости; *12* — нога; В — *Paraperipatus amboinensis*, нога: *1* — папиллы; *2* — подошвенные кольца; *3* — чешуйки; *4* — бородавки; *5* — подушечки когтей

ет подушкообразную подошву. Иногда она снабжена чувствительными щетинками и папиллами (рис. 91 В).

От параподий полихет конечности перипатусов отличаются наличием когтей, отсутствием разветвления ее на две части: ното- и нейроподия, отсутствию циррей, щетинок и их мешков, а также отсутствию внутренней скелетной основы, которую обеспечивали у полихет ацикулы. Имеются отличия в иннервации конечностей. Одновременно от конечностей членистоногих ноги перипатусов отличаются отсутствием разделения на отдельные членики. Это совершенно иной, третий вариант плана организации конечностей.

У основания каждой ноги вентрально открывается экскреторная пора нефридия. Анальное отверстие лежит вентрально на заднем конце тела, а половые отверстия — впереди него, между предпоследними или последними парами конечностей. По всей поверхности тела диффузно разбросаны многочисленные дыхальца в виде вороночек, ведущих в трахейную систему онихофор.

Покровы перипатусов кажутся очень сложно устроенными из-за их ярко выраженной рельефности. Она возникает благодаря тому, что дистальная часть эпителиальных клеток приобретает коническую форму. Кроме того, они образуют многочисленные шишковидные папиллы, которые располагаются более или менее правильными поперечными рядами. Вершина папиллы может быть увенчана чувствительной щетинкой варьирующей длины. Наряду с этим в области рта, на антеннах и подошвенных подушечках могут встречаться специальные чувствительные папиллы.

Эпителий сверху выстлан очень тонкой (примерно 1–2 μкм) эластичной кутикулой, состоящей из α-хитина (у членистоногих панцирь состоит из β-хитина). Рост перипатусов осуществляется с помощью линек, как и у членистоногих. С другой стороны, в отличие от членистоногих в покровах у Onychophora (и у Tardigrada) отсутствуют восковые канальцы.

Под эпидермисом лежит базальная мембрана толщиной до 30 мкм, с хорошо выраженой фибриллярной структурой, в которой преобладают коллагеновые волокна. От ее упругости и эластичности во многом зависят эти свойства покровов. Ответвления базальной мембраны тесно связаны с кольцевой мускулатурой.

Полость тела — миксоцель или гемоцель, который развивается из типичного целома с парными метамерными целомическими мешками, имеющегося у личинок. В процессе онтогенеза от этих мешков отшнуровываются небольшие отделы. Оставшаяся часть распадается, объединяясь с первичной полостью тела. В результате образуется миксоцель. Целомический эпителий превращается во внешнюю выстилку мускулатуры, соединительную ткань и т. п. Остатки вторичной полости тела сохранились в мешкообразных расширениях нефридиев и гонадах. Несмотря на распад целомической системы, миксоцель продолжает функционировать в качестве гидроскелета, так как заполнен жидкостью — гемолимфой (рис. 92 Б).

Мускулатура онихофор представляет собой в первую очередь кожно-мускульный мешок, состоящий из гладкой мускулатуры. Он состоит из кольцевой мускулатуры, довольно прочно связанной с базальной мембраной. Под ней имеются два слоя диагональной перекрещивающегося мускулатуры. Ниже располагаются многочисленные и разнообразные пучки мощной продольной мускулатуры. Кроме них имеются также многочисленные дорсовентральные мышцы, которые среди прочего отграничивают от полости тела с боков латеральные синусы.

Мускулатура конечностей отличается от мускулатуры туловища тем, что в них отсутствуют элементы кожно-мускульного мешка (кольцевые и продольные мышцы), зато имеются специальные диагональные мускулы-антагонисты. Особенно важны мышцы перегородок между сомитами, подходящие к ноге вертикально и замещающие исчезнувшую кольцевую мускулатуру. Отдельные мускулы обеспечивают подвижность когтей.

Нервная система состоит из парных надглоточных ганглиев (мозга), которые посредством парных глоточных коннективов связаны с парными вентральными ганглиозными стволами, тянущимися вдоль брюшной стороны тела до анального отверстия. Стволы сливаются над задней кишкой. Они отделены друг от друга довольно большим расстоянием и в каждом метамере связаны между собой 9–10 тонкими коммиссурами. Нервные клетки распределены вдоль всей длины стволов, хотя и обнаруживают тенденцию к образованию скоплений в каждом сегменте. От середины каждого такого скопления отходят латерально два мощных нерва конечностей, идущих к ногам.

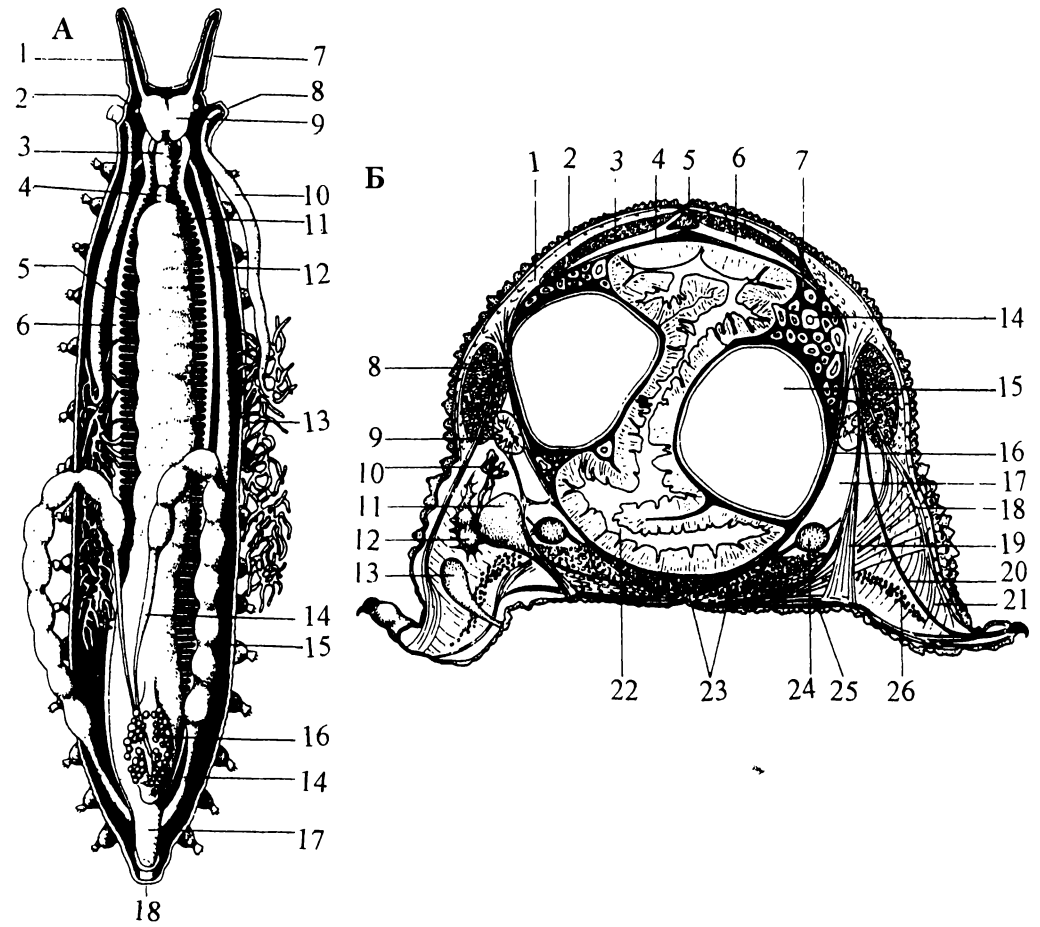


Рис. 92. Строение тела онихофор (Moritz, 1993):
А — самка *Peripatoides novaezealandiae*, вскрытая со спинной стороны: *1* — нерв антенны; *2* — глаз; *3* — фаринкс; *4* — эзофагус; *5* — комиссуры нервной системы; *6* — брюшной первный ствол; *7* — антенна; *8* — ротовая папилла; *9* — надглоточный ганглий; *10* — выводной проток оборонительной железы; *11* и *12* — слюнная и оборонительная железы; *13* — яйцевод; *14* — матка с эмбрионами; *15* — яичник; *16* — задняя кишка; *17* — анальное отверстие; Б — *Peripatopsis capensis*, срез через восьмую пару ног: *1*, *2* и *3* — диагональная (*1*), кольцевая (*2*) и дорсальная продольная (*3*) мускулатура; *4* — перикардиальная перегородка; *5* — сердце; *6* — перикардиальный синус; *7* — полость тела (окрашена черным); *8* — дорсолатеральная продольная мускулатура; *9* — слюнная железа; *10*, *11* и *12* — лабиринт (*10*) мочевой пузырь (*11*) и саккулус (*12*) нефридия; *13* — железа; *14* и *15* — оборонительная железа и ее резервуар; *16* — дорсовентральная мускулатура, разделяющая срединное пространство полости тела и латеральный синус (*17*); *18* и *19* — дорсальная и передняя мускулатура ноги; *20* — ретрактор когтя; *21* — диагональная мускулатура стенки тела; *22* — средняя кишка; *23* — вентральная продольная мускулатура; *24* — первный ствол; *25* — вентральная мускулатура ноги; *26* — горизонтальная мускулатура, которая делит полость ноги на верхнюю и нижнюю камеры

Среди органов чувств преобладают механорецепторы. Ими плотно усажены покровы онихофор. Рецепторы состоят из групп чувствительных клеток, которые имеются на конце каждой кожной папиллы, и связаны с ее концевыми щетинками, которые и функционируют в качестве механорецепторов.

Простые пузыревидные глаза диаметром примерно 0,2–0,3 мм лежат у основания антенн. Они состоят из выпуклой прозрачной роговицы, развивающейся из эпителиальных клеток,образующих так называемое стеклянное тело, лежащее над клет-

ками сетчатки, и собственно сетчатки. Она складывается из собственно вытянутых ретинальных клеток, лежащих параллельно друг другу, и подстилающего их слоя пигментированных защитных клеток. Ретинальная клетка состоит из дистальной палочковидной части, внутри которой находится центральная нейрофибриллярная ось в оболочке из длинных микровиллей, сильно пигментированного тела клетки с ядром, лежащим базально, и отходящего от него нерва.

Как было сказано выше, ротовое отверстие лежит на брюшной стороне головы сразу позади оральных папилл. Оно находится внутри венчика из крупных кожных лопастей, образующих ротовое преддверие, которое может открываться и закрываться. У основания преддверия по бокам располагаются челюсти. Каждая челюсть состоит из коротких оснований (цоколей), на которых сидят, повернутые друг к другу, крупные серпообразные зазубренные когти (рис. 91 Б).

Рот ведет в короткий эктодермальный фаринкс, выстланный хитином. Стенки фаринкса сильно сближены между собой так, что его сечение приобретает X- или Y-образную форму. Просвет глотки может увеличиваться и уменьшаться благодаря действию специальной радиальной мускулатуры. В результате этого глотка может работать как насос. Фаринкс переходит в также выстланный кутикулой, но снабженный слабой мусукулатурой эзофагус. Он служит клапаном между энтодермальной средней кишкой и фаринксом. Средняя кишка тянется вдоль всего туловища, не образуя слепых отростков (рис. 92 А). Она окружена внутренней продольной и наружной кольцевой мускулатурой. Энтодерма представлена двумя типами клеток: резорбционными и секреторными. В процессе функционирования эти клетки постоянно отмирают и замещаются из мелких базальных клеток энтодермы. Короткая задняя кишка лишена железистых клеток. Длительность переваривания пищи составляет около 12–18 часов.

Особенности дыхательных органов определяются наземным образом жизни и очень близки по строению таковым сухопутных членистоногих. Дыхание осуществляется с помощью специальных дыхательных трубок (трахей), имеющих эктодермальное происхождение. Они начинаются от покровов и глубоко внедряются в полость тела, достигая отдельных клеток внутри органов. Трахеи образованы плоским эпителием и их просвет выстлан нежным хитиновым слоем. Их диаметр равен 1–3 мкм. Стигмы лежат на дне специальных углублений покровов перипатусов.

Кровеносная система, благодаря прямому снабжению внутренних органов атмосферным кислородом, не выполняет у онихофор респираторной функции. Вероятно, это одна из причин ее упрощения. Она состоит только из сердца. Артерии и вены не развиты, из-за чего «кровь» изливается прямо в пространства между внутренними органами (в так называемый гемоцель). Она смешивается с целомической жидкостью и фактически превращается в гемолимфу. Сердце представляет собой дорсально лежащую трубку, состоящую из кольцевой мускулатуры, которая изнутри и снаружи одета соединительной тканью. Оно лежит дорсально от кишечника в перикардиальном синусе и простирается от примерно первой пары ног до последнего сегмента тела. В каждом метамере сердце снабжено парой щелевидных отверстий (остий).

Сердечная трубка связана с кожно-мускульным мешком дорсально и вертикальными мышечными пучками — с перикардиальными септами — вентрально. Перикардиальный синус сообщается с периферической системой лакун через многочисленные промежутки в полости тела и равномерно расположенные отверстия, ограниченные кожно-мускульным мешком. Там имеется большое количество нефроцитов. Циркуляция гемолимфы обусловлена сокращениями сердца и мускулатуры тела. Главные функции кровеносной системы — трофическая и экскреторная.

Экскреция осуществляется с помощью клеток нефроцитов через стенку средней кишки, но главным образом с помощью располагающихся рядом с конечностями

метамерными органами, которые можно отнести к метанефридиям (см. рис. 92 Б). Они располагаются в латеральных синусах миксоцеля и каждое открывается наружу у основания ноги. Их строение варьируется. Самые крупные находятся в четвертом и пятом сегментах конечностей. Наиболее типичны нефридии шестой пары ног. Они состоят из ресничной воронки, открывающейся в участок сохранившейся вторичной полости тела, так называемый саккулюс. Это пространство, ограниченное стенкой из уплощенных эпителиальных клеток. От воронки отходит трубка, расширяющаяся дистально и образующая мочевой пузырь. Нефридии отсутствуют в антеннальном и челюстном сегментах. Слюнные и анальные железы, располагающиеся соответственно в головной и анальнной частях тела, представляют собой тоже видоизмененные метанефридии.

Онихофоры раздельнополы. Самцы уступают самкам по размерам. Гонады в виде дорсально лежащих в задней части тела парных трубок. Открываются наружу непарным отверстием между последней или предпоследней парами ног. Каждый семенник впадает в семенной пузырек, от которого отходит длинный извитой семяпровод к выводному протоку. В его расширенной мускулистой дистальной части формируется сперматофор. Парные гроздьевидные яичники могут срастаться. Парные яйцеводы могут образовывать в дистальной части семяприемник.

Оплодотворение у онихофор внутреннее. Самцы некоторых видов (*Peripatopsis*) прикрепляют сперматофор прямо к телу самок, после чего в этом месте кутикула растворяется и сперматофор погружается в полость тела, сперматозоиды выходят из него и мигрируют к яичникам. Но чаще сперматофоры откладываются в субстрат, и самки захватывают их половым отверстием. Плодовитость маленькая. У большинства видов наблюдается живорождение. В этом случае в матке образуется что-то вроде плаценты, через которую к зародышу поступают питательные вещества; развитие зародышей может продолжаться более года. *Peripatus acacioi*, например, спаривается в возрасте 5–9 месяцев, а первая молодь рождается в возрасте 13–15 месяцев. Длительность жизни до 6–7 лет.

Экологически онихофоры своеобразны. Это обитатели тропиков или зоны южного умеренного климата. Экватор они пересекают лишь в Мексике, где достигают 22° с. ш., и в Гималаях (28° с. ш). Они крайне влаголюбивы, живут в среде, сильно насыщенной влагой. Виды, живущие в более сухих местностях, в сухой период года зарываются и переходят в пасивное состояние. Из укрытий появляются лишь после дождей.

Онихофоры плотоядные животные. Питаются только что умершими животными: термитами, низшими насекомыми, наземными равноногими раками (мокрицами), но могут ловить живую добычу. Способ охоты очень своеобразный: чтобы обездвижить добычу, они выбрасывают клейкую слизь из желез, расположенных по бокам рта. У некоторых видов «плевок» способен поразить цель на расстоянии до 30 см. Пищеварение у онихофор наружное, как у пауков: их укус впрыскивает в тело добычи слюну, содержащую пищеварительные соки и ферменты; затем онихофора втягивает получившийся «бульон» ртом с помощью насоса, каковым служит фаринкс.

В ископаемом состоянии онихофоры не найдены, но известны очень близкие к ним докембрийские и среднекембрийские формы, обитавшие в море. При всем своеобразии строения онихофор, сочетающих в себе признаки как кольчатых червей, так и членистоногих, их считают хоть и близкой по происхождению к кольчатым червям, но самостоятельной ветвью, возникшей от аннелидоподобных предков. Это живые ископаемые. напоминающие о своеобразии фауны беспозвоночных, существовавшей 500 млн лет назад.

В состав типа входят два семейства: Peripatopsidae примерно с 30 видами и Peripatidae примерно с 60 видами.

≡Тип Tardigrada (Тихоходки)≡

Тардиграды, или тихоходки, более известны широкому кругу неспециалистов, чем онихофоры, из-за целого ряда таких нетривиальных качеств, присущих им, как анабиоз, способность к инцистированию и связанные с ними способности переживания самых экстремальных абиотических условий. В состав типа входят 400–600 видов очень маленьких размеров. Преобладают формы с длиной 0,25–0,5 мм, тогда как самый мелкий вид, *Echiniscus (Bryodelphax) parvulus*, при вылуплении из яйца имеет длину 0,05 мм, а самый крупный (*Macrobiotus hufelandi*) достигает максимальной длины 1,2 мм.

Тардиграды преимущественно водные или околоводные обитатели, характеризующиеся более или менее однообразной вальковатой или бочонкообразной формой тела (рис. 93, 94 А). Дорсально слегка уплощены. Имеют четыре пары коротких, почти цилиндрических, слабо сужающихся дистально конечностей (рис. 94). У эмбрионов закладываются пять пар целомических мешков, что свидетельствует об исходной метамерности тардиград.

Голова и туловище отделены друг от друга очень слабо. Голова может быть отграничена от туловища перетяжкой, поперечной складкой или же эта граница маркирована кутикулярной пластинкой. Голова может нести до пяти пар медианных цирей, которые у наиболее специализированных форм редуцированы. Очень маленькое ротовое отверстие располагается вентротерминально на вершине околоротового конуса. Часто встречаются так называемые ротовые папиллы разной формы. На спинной стороне туловища хорошо заметны 7–12 выпуклостей кутикулы, ограниченных мелкими складками. Их форма связана с особенностями расположения поперечной мускулатуры и с дорсальной продольной мускулатурой. У представителей семейства Echiniscidae этому соотвествует расчленение пластинок спинного панциря. Часто у имеющих панцирь форм образуются зубчатые или нитевидные придатки, не имеющие ничего общего с волосами. Латерально на туловище может быть до пяти пар цирей, сидящих между пластинками панциря на мягких участках покровов туловища (рис. 94 Б).

Имеются четыре пары ног. Каждая состоит из проксимальной части конечности (ствола) и присоединенного к ней чисто кутикулярного терминального подиального органа. Его строение очень вариабельно. Это могут быть присоски на конце пальцеобразных выступов, коготки и тому подобное. Подиальный орган специальными мускулами может втягиваться в ствол. В противоположность трем первым парам конечностей, направленным латеровентрально, последняя четвертая пара ног направлена назад.

Анальное отверстие у Heterotardigrada располагается терминально, между четвертыми парами ног, а половое отвестие лежит преанально. У Eutardigrada имеется клоака, локализованная преанально.

Тардиграды бесцветны и прозрачны. В падающем свете кажутся белыми. У некоторых видов тело окрашено экскретами, отлагающимися в кутикуле.

Для тардиград, как и для некоторых других мелких беспозвоночных (нематоды, коловратки), характерно постоянство числа клеток в организме. Покровы состоят из плоского эпителия и из многослойной, водопроницаемой и сильно набухающей кутикулы. У морских форм покровы тонкие, у обитателей мхов, напротив, их дорсальная часть сильно утолщается, так что образуются экзоскелетные пластинки. Ультрамикроскопическое исследование позволило установить, что кутикула может иметь сложное строение, обнаруживая до восьми слоев в поперечном сечении.

Полость тела, обширная и заполненная жидкостью, представляет собой миксоцель, результат слияния первичной и вторичной полостей друг с другом.

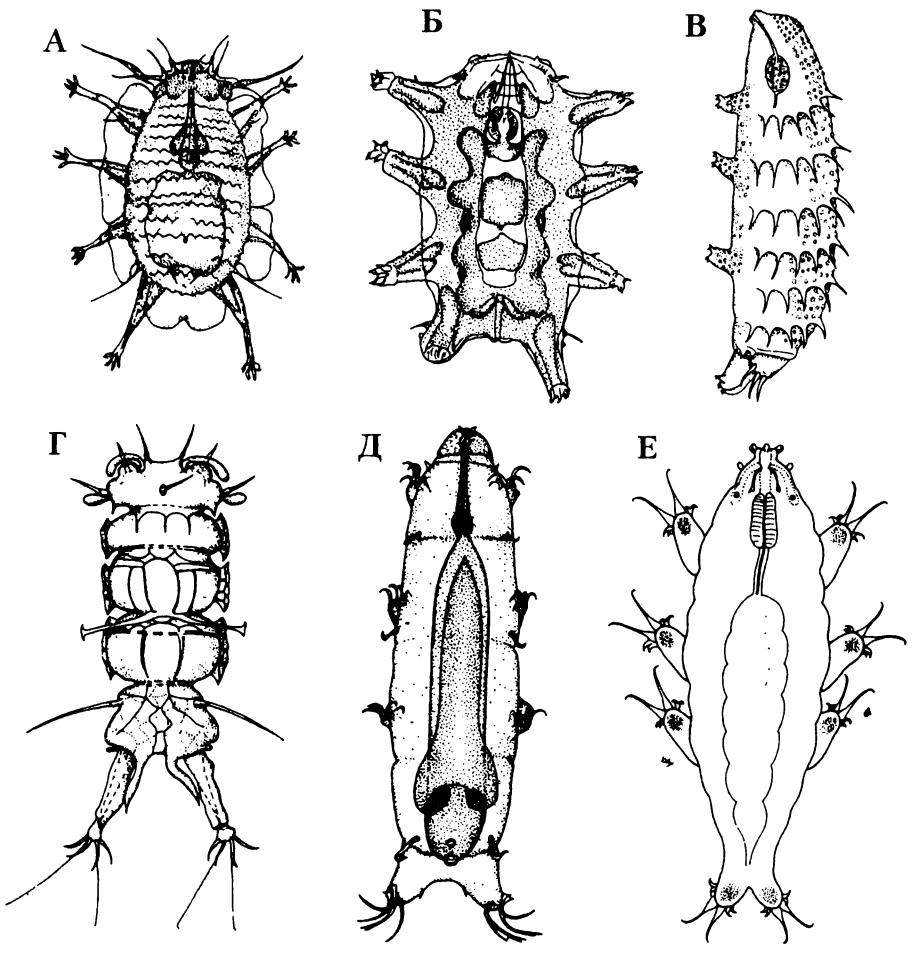


Рис. 93. Тип Tardigrada (тихоходки) (Moritz, 1993):
А — *Halechiniscus intermedius*, 0,6 мм; Б — *Tetrakentron synaptae*, 0,2 мм; В — *Hypsibius* (*Calohipsibius*) *ornatus*; 0,18 мм; Г — *Stygarctus bradypus*, 0,15 мм; Д — *Coronarctus tenellus*, 0,38 мм; Е — *Milnesium tardigradum*, 0,6 мм

Мускулатура не образует кожно-мускульный мешок. Она состоит из многочисленных одноклеточных гладких мускульных волокон, одиночных или образующих метамерно расположенные группы. Каждая мускульная клетка состоит из утоньшенной сократительной части и утолщенной, содержащей ядро и саркоплазму. Дорсальные, латеральные и вентральные пучки продольных мышц служат для движений, производимых туловищем. В состав мускулатуры конечностей кроме пучков вентральных, поперечных и диагональных мускулов, входят дорсовентральные мускульные волокна, свободно пересекающие полость тела. Специализированная кольцевая мускулатура отсутствует. Антагонистом этой мышечной системы служит внутриполостное давление, то есть миксоцель выполняет у тардиград функцию гидроскелета. Мускулатура внутренних органов развита очень слабо или отсутствует.

Нервная система состоит из лежащих над фаринксом надглоточных ганглиев, пары толстых окологлоточных коннективов и дериватов брюшных нервных стволов

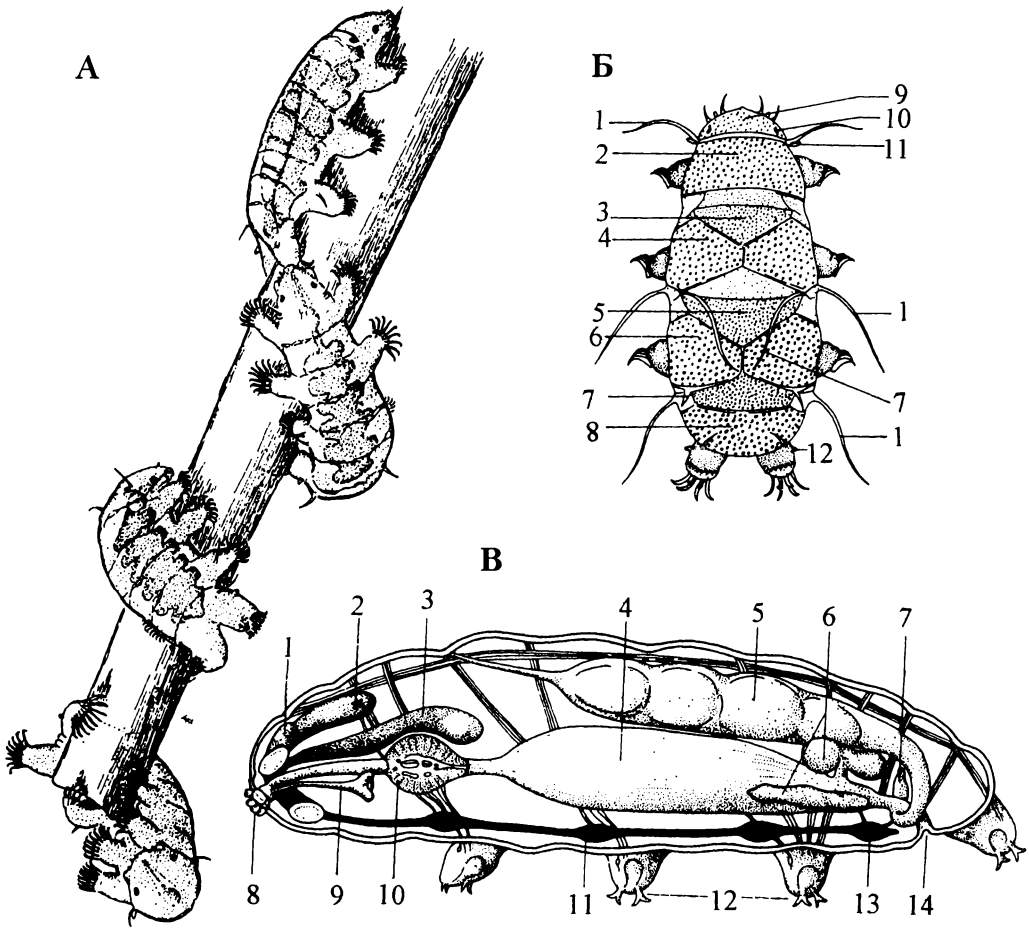


Рис. 94. Тип Tardigrada (Moritz, 1993):
А — тихоходки *Echiniscoides sigismundi* карабкаются по нити водоросли *Enteromorpha* (длина животного 0,2 мм); Б — внешнее строение (вид сверху) *Echiniscus*: *1* — латеральный циррус; *2, 4, 6, 8* — парные и *3, 5* — непарные экзоскелетные пластинки; *7* — дорсальный циррус; *9* — головная площадка; *10* — глаза; *11* — складка, отделяющая голову от туловища; *12* — чувствительная папилла *4* пары ног; В — внутреннее строение тихоходок: *1* — боковые доли мозга с глазными пятнами (*2*); *3* — слюнная железа; *4* — средняя кишка; *5* — яичник; *6* — мальпигиев сосуд; *7* — семяприемник; *8* — рот; *9* — стилет; *10* — эзофагус с сосательным аппаратом; *11* — ганглии брюшного нервного ствола; *12* — конечности; *13* — анальное отверстие

в виде слившихся вдоль средней линии тела пяти пар ганглиев, из которых самый передний — слившиеся подглоточные ганглии, а остальные — это ганглии конечностей. Периферийная нервная система изучена плохо (рис. 94 В).

Органами чувств служат головные цирри, а также пигментные бокаловидные клетки, с которыми связаны лишь очень немногочисленные чувствительные клетки.

Пищеварительная система начинается круглым ротовым отверстием, лежащем на переднем конце тела и неподвижном благодаря кутикулярному кольцу; в процессе питания тардиграды способны раздавливать пищу твердой консистенции. Передний край ротового отверстия часто несет венчик пластинок или папилл. Далее

следует небольшая ротовая полость, задняя стенка которой с каждой стороны образует углубления, в которых располагаются влагалища стилетов. Из них в ротовую полость выглядывают острия хитиновых обызвествленных стилетов. За ротовой полостью следует фаринкс, подразделяющийся на два отдела. Передний — тонкая трубка, и задний — утолщенный аппарат сосания с сильной радиальной мускулатурой. Число клеток в ней постоянно. Просвет этого так называемого сосательного желудка имеет типичную Y-образную форму. Из эзофагуса пища попадает в среднюю кишку, выстланную постоянным числом высоких клеток. Строение ее у разных груп варьируется. У некоторых имеются длинные слепые мешки, ответвляющиеся от кишечника, у других — 5–6 дивертикул. Короткая задняя кишка выстлана кутикулой. Придаточные железы кишечника отсутствуют за исключением слюнных желез, лежащих у основания сосательного желудка и впадающих в ротовую полость (см. рис. 94 В).

Кровеносная и респираторная системы отсутствуют из-за малых размеров тардиград.

В составе экскреторной системы отсутствуют метамерные метанефридии. Экскреция производится органами эктодермального происхождения: утолщениями стенки задней кишки, а также тремя короткими слепыми трубками, отходящими от основания задней кишки и погруженными в полость тела. Они очень напоминают мальпигиевы сосуды насекомых и, так же, как они, содержат секрет, сильно преломляющий световые лучи.

Тардиграды раздельнополы. У некоторых видов самцы мельче самок. Имеются непарные гонады. Эпителий гонады состоит из небольшого числа крупных плоских клеток. Семяпроводы парные, сливающиеся на выходе во внешнюю среду. У самок протоки непарные. По настоящему внутреннее оплодотворение наблюдается лишь у видов, живущих во мху. У Eutardigrada самцы впрыскивают семя в клоаку самки. У водных видов спаривание происходит лишь во время линьки и откладка яиц происходит так быстро, что они остаются в сброшенном экзувии. У тардиград известно и наружное оплодотворение, когда самец откладывает сперму на кладку яиц. Довольно обычен партеногенез. Во время периода размножения у самки созревает от одного до 30 яиц. У одних видов яйца откладываются в грунт, в мох или воду, у других — в сброшенную при линьке шкурку. Развитие прямое, молодая тихоходка отличается от взрослой особи только меньшими размерами.

Передвигаются тихоходки действительно очень медленно — со скоростью всего 2—3 мм в минуту (следует, однако, учесть, что это сопоставимо со скоростью 30—40 м в минуту для человека, при его размерах тела). Тихоходки, как правило, растительноядны. Стилеты в ротовой полости служат им для прокалывания оболочек клеток водорослей и мхов, которыми они питаются.

Тихоходки среди прочих животных выделяются своей поразительной выносливостью. При наступлении неблагоприятных условий они способны на годы впадать в состояние анабиоза, а при наступлении благоприятных условий довольно быстро оживать. Выживают тихоходки в основном за счет так называемого ангидробиоза, высушивания. При высыхании они втягивают в тело конечности, уменьшаются в объеме и принимают форму бочонка. Поверхность покрывается восковой оболочкой, препятствующей испарению. При анабиозе их обмен веществ падает до 0,01 % от исходного уровня, а содержание воды способно доходить до 1 % от нормального. В состоянии анабиоза тихоходки выносят невероятные нагрузки. Например, пребывание в течение 20 месяцев в жидком воздухе при –193 °С, восьмичасовое охлаждение жидким гелием до –271 °С; нагрев до 60–65 °С в течение 10 часов и до 100 °С в течение часа. Ионизирующее излучение в 570 000 рентген убивает примерно 50 % облучаемых тихоходок. Для человека смертельная доза радиации составляет всего 500 рентген.

Кроме этого, тихоходки оживали после получасового пребывания в вакууме. Довольно долго могут находиться в атмосфере сероводорода и углекислого газа. Японские биофизики помещали впавших в анабиоз тихоходок в герметичный пластиковый контейнер и погружали его в заполненную водой камеру высокого давления, постепенно доведя его до уровня, почти в 6 раз превышающего давление в самой низкой точке Марианской впадины (глубина 11 км).

Из-за микроскопических размеров и способности переносить неблагоприятные условия распространены они повсеместно, от Гималаев (до 6000 м высоты) до морских глубин (ниже 4000 м глубины). Тихоходок находили в горячих источниках, подо льдом (например, на Шпицбергене) и на дне океана. Распространяются они пассивно — ветром, водой, различными животными. Все тихоходки до некоторой степени водные животные. Примерно 10% — морские обитатели, другие встречаются в пресноводных водоемах, однако большинство населяет моховые и лишайниковые подушки на земле, деревьях, скалах и каменных стенах. Количество тихоходок во мхе может быть очень велико — сотни, даже тысячи особей в 1 г высушенного мха. Например, в небольшом пруду около Борка, где находится Институт внутренних вод и водохранилищ Академии наук, в конце первой декады мая их численность достигала 79 тыс. экз. на кв. м, в дальнейшем варьируя в пределах 5–8 тыс.

Тихоходки делятся на три класса, Heterotardigrada, Eutardigrada и Mesotardigrada. Последниий класс представлен единственным видом из вод Японии *Thermozodium esakii*. Это тихоходка длиной 0,49 мм, обитающая в налетах водорослей вокруг горячих серных источников. У Heterotardigrada внешние покровы склеротизированы, голова снабжена двумя усиками, а конечности имеют по четыре пальца и/или когтя. В состав класса входят около 200 видов. У Eutardigrada нет усиков на голове и покровы эластичные. К ним относятся виды, приспособившиеся к жизни в море, и самая крупная из тихоходок, *Milnesium tardigradum*, достигающая 1,5 мм в длину. Около 240 видов.

≡Тип Pentastomida (=Linguatulida)≡ (Пятиустки)

Пятиустки или пентастомиды — маленькая группа паразитических животных, насчитывающих около 130 видов. Они имеют среднюю длину 1–2 см. Самки крупнее, до 6 см. У самого крупного вида, *Armillifer armillatus*, самки достигают 16 см. Пентастомиды червеобразны, почти всегда довольно вытянуты, дорсовентрально уплощены (рис. 95).

Тело состоит из двух отделов: короткого переднего, называемого также «головой», и значительно более длинного заднего — туловища или просто задней части тела, внешне многократно кольчатой или поперечно складчатой. Передняя часть, несущая ротовое отверстие, имеет слабо различимые признаки разделения на сегменты. Это подтверждается эмбриональным развитием, которое демонстрирует, что у пентастомид имеется четыре метамера, снабженных каждое парой апикальных и фронтальных папилл и двумя парами конечностей, которые у примитивных форм вооружены парными крючкообразными когтями. Следующий, пятый метамер различим лишь в период эмбриогенеза благодаря закладкам целомических мешков.

Ротовое отверстие лежит на нижней стороне головы, а конечности по бокам от него, на дне двух пар ямок, из которых выглядывают когти. У Cephalobaenia они расположены на концах пальцеобразных выступов. И в том и в другом случаях это часть видоизмененных конечностей, но не членистых, в отличие от Arthropoda.

Половое отверстие лежит вентрально непосредственно позади переднего отдела тела, у примитивных форм — на границе между седьмым и восьмым метамерами.

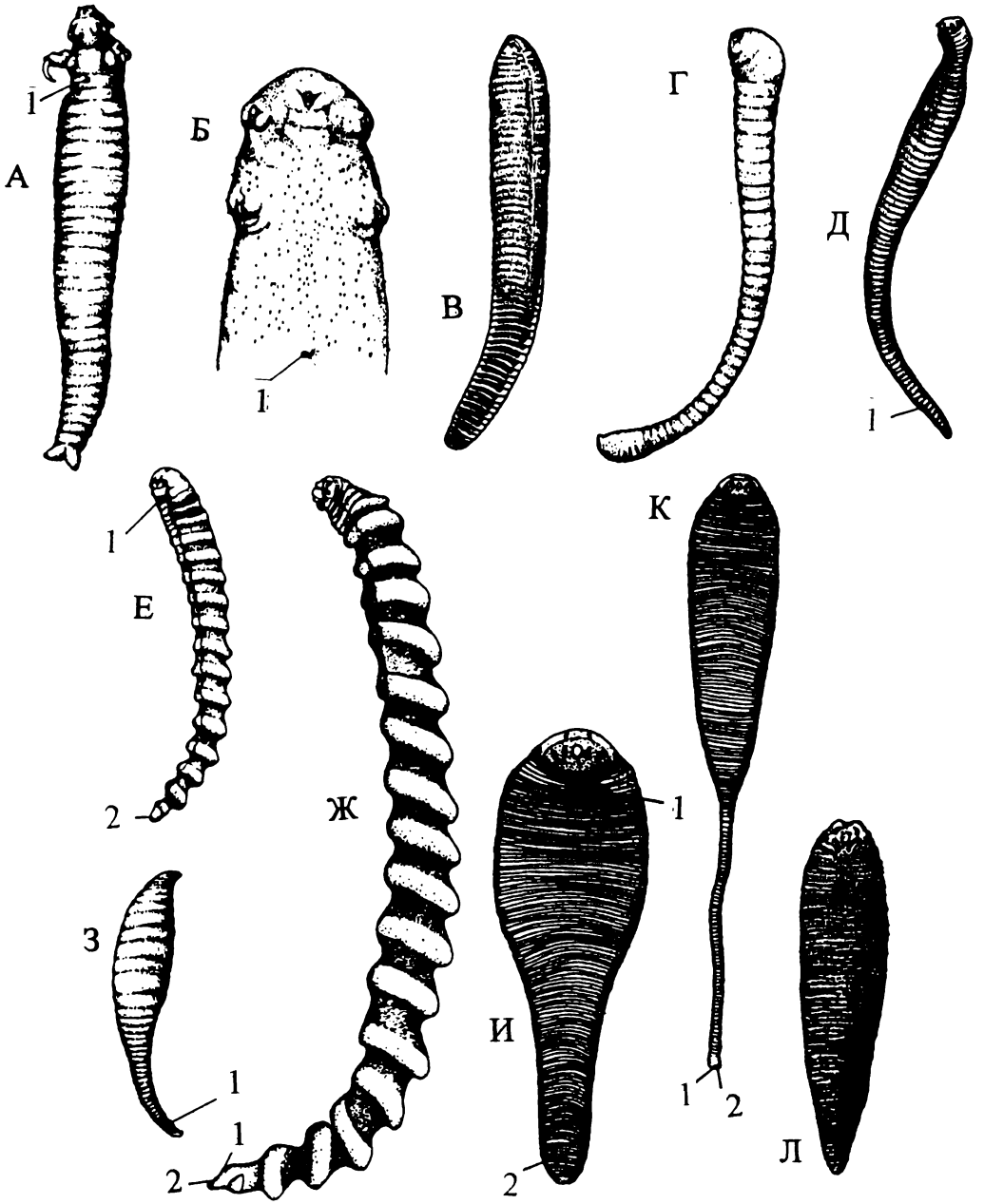


Рис. 95. Тип Pentastomida (пятиустки): общий вид взрослых пятиусток (Чесунов, 2002):
А — *Raillietiella mabuiae* (10 мм); Б — *Reighardia sternae* (передняя часть самки с брюшной стороны — от переднего конца тела до гонопора 30 мм); В — *Sebeckia oxycephala* (14 мм); Г — *Porocephalus clavatus* (70 мм); Д — *Waddycephalus teretiusculus* (60 мм); Е, Ж — *Armillifer armillatus* (самец 42 мм и самка 96 мм, в естественном соотношении размеров); З — *Sambonia lohrmanni* (12 мм); И, К — *Linguatula multiannulata* (И — самец 0,2 мм, К — самка 100 мм); Л — *Linguatula serrata* (поздняя личинка 0,5 мм): *1* — гонопор; *2* — анальное отверстие

Исключение — Porocephala, у самок которых половые отверстия лежат посередине или вблизи заднего конца «головы».

Резкая граница между двумя отделами тела, как правило, отсутствует. Более или менее хорошо выраженная перетяжка между ними характерна для видов, сохраняющих некоторую связь с внешней средой. Это относится к тем из них, что паразитируют в легких и их передняя часть тела бывает выдвинута в полость альвеолы.

Количество внешних колец туловища, наибольшее у Porocephala, превышает 200. Они ограничены неглубокими бороздами интегумента. Правда, у *Armillifer* и *Cubirea* эти кольца очень сильно вздуты и разделяются глубокими бороздами, придавая телу четковидные очертания. Анальное отверстие лежит терминально на заднем конце тела. Спава и слева от него имеются папиллообразные терминальные придатки. В редких случаях анальное отверстие исчезает или открывается в клоаку.

Наряду с парными апикальными и фронтальными папиллами и пятью парами регулярно расположенных на передней части тела кожных осязательных папилл, на задней части тела имеются латеральные чувствительные бляшки — стигмы, а на вентральной стороне — поперечные ряды отверстий так называемых стигмовидных желез. Последние скорее не специальные органы, сколько просто сложные комплексы секреторных клеток. Часть из них выделяют слизь, помогающую пятиусткам при движении.

Пятиустки имеют тонкие кутикулярные покровы, в составе которых β-хитин. Кутикула регулярно сбрасывается при линьках. Она подстелена однослойным эпителием и слоями мощной кольцевой и продольной мускулатуры. По тонкому строению мышечные клетки поперечно-полосатые. Благодаря этому пентастомиды могут ползать за счет сокращений кожно-мускульного мешка. Мускульный аппарат конечностей с их крючковидными когтями опирается на внутренний каркас. Все вместе это называется прикрепительным аппаратом, с помощью которого паразит фиксируется на теле хозяина.

Полость тела — общая полость между кишечником и кожно-мускульным мешком. Она ограничена соединительной тканью и по меньшей мере в головном отделе представляет собой микоцель. Настоящих эпителиальных перегородок и мезентериев нет. Однако кишечник и гонады связаны со стенкой тела так называемыми лигаментами — перепонками, построенными в основном из волокнистого неклеточного материала. Благодаря боковой поперечной мускулатуре в каждом кольце тела отделяются так называемые боковые камеры. Жидкость, заполняющая полость тела, содержит многочисленные свободные клетки. К их числу необходимо добавить бросающиеся в глаза крупные париетальные клетки, разбросанные латерально по стенкам полости тела.

Для пентастомид характерны многочисленные так называемые гроздьевидные железы мезодермального происхождения (фронтальные, крючковые и париетальные). Они состоят из групп по 3–5 железистых клеток, заключенных в хитиновую капсулу, образованную центральной капсульной клеткой. Их секрет поступает наружу через очень тонкую хитиновую трубочку.

Надглоточные ганглии у пентастомид не развиты. Имеются надглоточная дуга и два варианта строения центральной нервной системы в двух отрядах пентастомид. У высших (Porocephalida) имеется надглоточная дуга и соединенная с ней брюшная нервная масса, простирающаяся от рта до уровня полового отверстия. От нее до заднего конца тела идут два мощных нерва. У низших пентастомид (Cephalobaenida) брюшная часть нервной системы в виде короткой нервной цепочки из тесно примыкающих друг к другу семи пар ганглиев. От последних вдоль всей брюшной стороны до конца тела тянутся два нерва.

Пищеварительная система начинается ртом. Ее передний отдел состоит из ротовой полости, фаринкса и эзофагуса, выстланных хитиновой кутикулой. Серповидный в сечении фаринкс может работать как насос. На спинной стороне ротовой полости прикреплен большой мускулистый «язык». С помощью его и мускулистого фаринкса животные производит глотательные движения. Между передней и средней кишкой есть клапан, препятствующий обратному ходу пищи. Средняя кишка лишена дивертикулов и придаточных желез. Вокруг нее имеется несплошная обкладка из кольцевых и продольных поперечно-полосатых мышц. Цилиндрический энтодермальный эпителий снабжен микроворсинками и, вероятно, выполняет как секреторную, так и резорбционную функцию. Пищеварение, видимо, полостное. Большинство взрослых пятиусток сосут кровь из разрушенных легочных капилляров хозяина. Лишь Linguatulidae, обитающие в носоглотке млекопитающих, питаются эпидермальными клетками и слизью. На стадии нимфы во внутренних органах промежуточного хозяина пентастомиды питаются кровью, лимфой и лимфатическими клетками.

Кровеносная и респираторная системы отсутствуют. Экскреторные органы неизвестны. Предполагают, что ими служат стигмовидные железы покровов, которые, вероятно, связаны с протоками париетальных желез, лежащих под покровами в соединительной ткани.

Пентастомиды раздельнополы. Репродуктивная система самцов состоит из одного, реже пары семенников, соединенных с семенными пузырьками, семяпроводами с хитинизированными стенками, мускулистыми семенными бульбами и совокупительным органом (циррусом). Непарный яичник самок тянется над кишечником. От него отходят два яйцевода, в которые дистально открываются семяприемники и объемистая матка, в которой вынашиваются оплодотворенные яйца. Матка занимает большую часть полости тела. У Cephalobaenida непарное половое отверстие самки, как и самца, открывается немного позади ротового отверстия. У Porocephalida оно вторично смещено на дистальный конец матки у задней оконечности тела.

Половозрелые самцы заметно меньше самок и долго не живут, тогда как самки живут годами *(Porocephalus crotali* до 6 лет) и постепенно вырастают очень крупными. Общее число одновременно созревающих яиц в матке может быть огромно, у *Linguatula* и Porocephalida до 500 000. Одна самка *Porocephalus crotali* в день откладывает 520–2300 яиц. Самка *Linguatula* за жизнь продуцирует несколько миллионов яиц после единственного осеменения в жизни.

Жизненный цикл с промежуточным хозяином (рис. 96). Большинство видов (90%) паразитируют в пресмыкающихся. Наиболее обычны змеи, далее по убывающей крокодилы, ящерицы, амфисбены и черепахи. В роли промежуточных хозяев выступают членистоногие (насекомые) или позвоночные (рыбы, земноводные, ящерицы, змеи, млекопитающие). Яйца покидают тело окончательного хозяина с носовыми выделениями, слюной или фекалиями и случайно проглатываются промежуточным хозяином. В его кишечнике из яиц выходят подвижные четырехногие первичные личинки. Правда в роде *Subtriquetra,* взрослые особи которого паразитируют в крокодилах, личинки выходят из яиц, попавших в воду, и должны быть проглочены рыбой. На переднем конце личинки имеется аппарат проникновения: стилет и две вилочки, а также две пары чувствительных папилл. Конечности устроены как простые, нерасчлененные выступы тела и напоминают таковые тихоходок и онихофор. На вершине каждой конечности по два когтя (у взрослых один). У личинки уже сформированы глоточная трубка, зачатки средней кишки и гонады.

С помощью аппарата проникновения, секрета головных желез, растворяющего ткани, и когтей первичная личинка проходит сквозь стенку кишечника и оседает во внутренних органах, превращаясь во вторичную личинку. У одних видов личинки обитают в лимфатических узлах, у других — в печени, на кишечнике, в жировой тка-

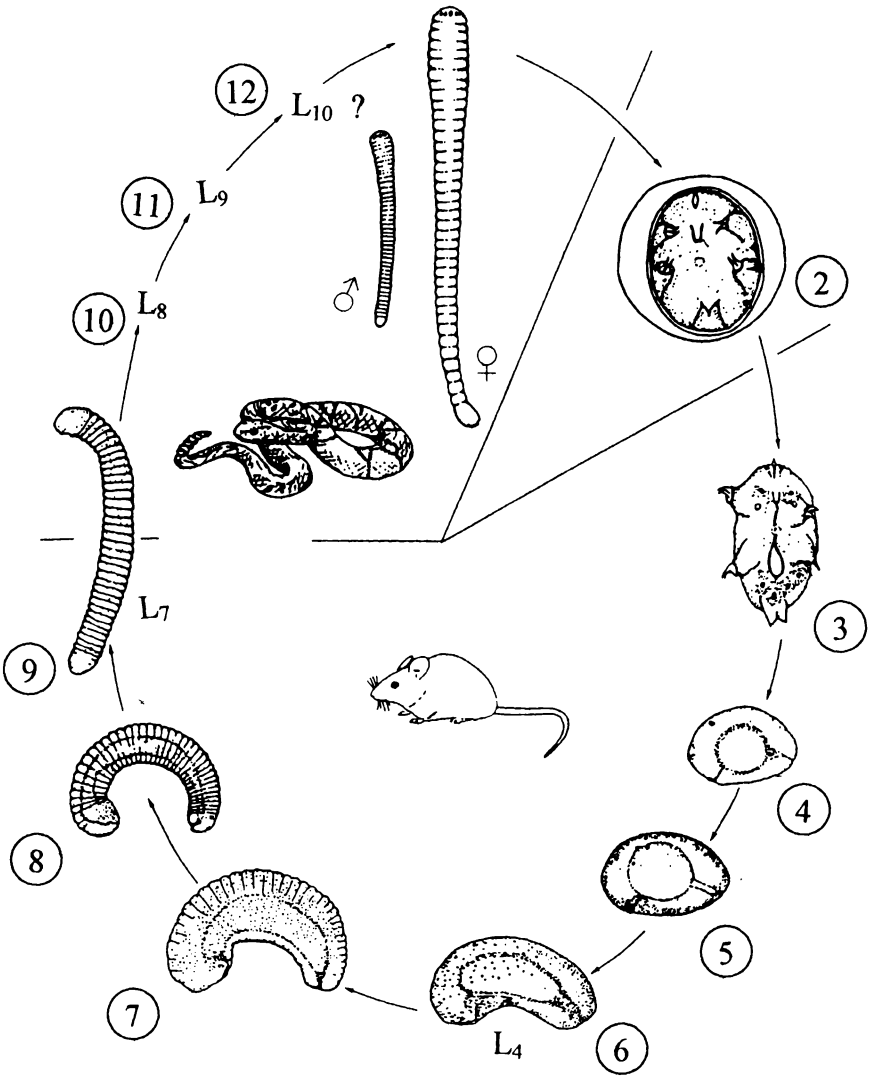


Рис. 96. Жизненный цикл *Porocephalus crotall* (Чесунов, 2002). Взрослые самцы и самки паразитируют в легких гремучих змей (окончательный хозяин). Яйца с эмбрионами выходят вместе с фекалиями во внешнюю среду, где случайно проглатываются грызунами (промежуточный хозяин). Первичная личинка выходит из яйца в кишечнике грызуна, откуда активно переходит во внутренние органы. Когда змея проглотит грызуна, поздняя личинка переходит из кишечника в легкие окончательного хозяина. L — личинки разных стадий

ни. Дальнейшее развитие сводится к разрастанию и удлинению задней части тела. Две пары конечностей не растут, а как бы утопают в утолщающемся теле и превращаются в две пары околоротовых когтей. Рост осуществляется посредством линек (от первичной личинки до следующей инвазионной стадии должно пройти шесть-восемь линек). Обычно вторичные личинки покоятся внутри собственной сброшенной кутикулы, которая окружена капсулой, создаваемой промежуточным хозяином. У вторичной личинки аппарата проникновения нет, придатки редуцированы, а на

теле сериальные кольца из мелких шипов. Она ползает, перистальтически сокращаясь и опираясь на шипы.

Когда промежуточный хозяин съеден окончательным, личинки освобождаются от цисты и ползут вверх по кишечнику в ротовую полость, а оттуда добираются до легких. Возможен и прямой путь через стенку кишки и внутренности.

Как и другие паразиты, пентастомиды участвуют в регуляции численности своих позвоночных хозяев. В некоторых случаях они доводят хозяев до смерти. В некоторых районах мира, на Среднем Востоке, в Африке и Юго-Восточной Азии, в жизненный цикл четырех видов пентастомид нередко вовлекается и человек в роли то окончательного, то промежуточного хозяина. Известны случаи гибели человека от заражения пентастомидами.

Недавно пятиустки открыты в ископаемом состоянии. В верхнекембрийских отложениях в Швеции обнаружены их остатки с посмертно фосфатизированными мягкими покровами. Это микроскопические существа длиной 200–700 мкм, очевидно, личинки древних морских пентастомид. Тело состоит из большой широкой головы и тонкого туловища. Имеются апикальные и фронтальные папиллы и две пары двучленистых конечностей. Каждая конечность — с одинарным (а не двойным в отличие от личинок современных видов) пальцем или когтем на вершине. Тонкое туловище состоит из четырех отделов (или сегментов), из них три передние продолговатые цилиндрические, а задний отдел конический и закругленный.

К настоящему времени известно примерно 130 видов пятиусток. Пентастомиды подразделены на два отряда, Cephalobaenida и Porocephalida. Виды первого отряда, Cephalobaenida, морфологически более примитивны. У цефалобенид когти расположены позади рта, одна пара за другой, женское половое отверстие у самок в том же положении, что и мужское у самцов — на брюшной стороне тела позади задней пары когтей, а нервная система сохраняет метамерное строение в виде короткой цепочки из семи пар ганглиев. К цефалобенидам относится удивительная *Cephalobaena tetrapoda,* у которой во взрослом состоянии сохраняются длинные конечности. Этот вид обитает в девственной сельве Центральной и Южной Америки, где паразитирует в самой крупной и опасной ядовитой змее Нового Света — бушмейстере *Lachesis muta.* Второй род цефалобенид, *Raillietiella,* напротив, самый богатый видами среди пятиусток: к нему относится не менее трети всех видов пентастомид, которые паразитируют в ящерицах и змеях. Наконец, пятиустки третьего цефалобенидного рода, *Reighardia* (два вида), паразитируют в морских птицах.

Отряд Porocephalida, объединяющий высших пентастомид, характеризуется тем, что обе пары когтей располагаются на одном уровне со ртом, женское половое отверстие вторично смещено на задний конец тела и сообщается непосредственно с маткой, центральная нервная система в виде сплошной нервной массы позади рта, где отдельные ганглии неразличимы. У *Sebekia, Alofia, Subtriquetra* и *Leiperia* окончательные хозяева — крокодилы. Единственный вид рода *Diesengia* обитает в органах дыхания южноамериканских пресноводных черепах. Роды *Sambonia* и *Elenia* связаны с варанами Старого Света. Род *Waddycephalus* географически ограничен Австралией, его 10 видов паразитируют в змеях. В змеях же обитают виды *Porocephalus* и *Kiricephalus.* У гигантских пятиусток *Armillifer* и близких родов кольцевая мускулатура образует обручи, из-за чего тело кажется кольчатым. Длина тела самок *Armillifer armillatus* в питонах и крупных африканских гадюках достигает 16 см. В тропиках Старого Света известно немало случаев обнаружения вторичных личинок этого вида у человека, иногда с тяжелыми последствиями. Наиболее эволюционно продвинут род *Linguatula* с плоским телом и единственным семенником у самцов. Пять видов *Linguatula* обитают в носовых полостях и лобных пазухах хищных млекопитающих и северного оленя.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бисеров В. И. Пресноводные тихоходки некоторых районов СССР // Зоол. ж. 1988. Т. 67, № 12. С. 1798–1811.
2. Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966. 404 с.
3. Чесунов А. В. Казус пятиусток (Pentastomida): частная проблема в контексте современной филогенетики // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63, № 3. С. 209–226.
4. Brusca R. C., Brusca G. J., Haver N. J. Invertebrates / Sinauer Associated, Inc. 1990. Sunderland, Massachusets.
5. Moritz M., von. 16. Stamm Onychophora / In: Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 3. Teil: Mollusca, Sipunculida, Echiurida, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 470–495.
6. Moritz M., von. 17. Stamm Tardigrada / In: Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 3. Teil: Mollusca, Sipunculida, Echiurida, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 496–516.
7. Moritz M., von. 18. Stamm Pentastomida / In: Lehrbuch der speciellen Zoologie. Band I. Wirbellose Tiere. 3. Teil: Mollusca, Sipunculida, Echiurida, Annelida, Onychophora, Tardigrada, Pentastomida. 1993. Jena. G. Fischer Verlag. S. 517–545.
8. Onychophora / http://www. rim-company. ru/wiki/
9. Tardigrada / http://ruwiki. com/article/



Учебное издание

Буруковский Рудольф Николаевич

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Учебное пособие

Верстка *Е. Ю. Кузьменок*
Корректор *О. Д. Камнева*
Дизайн обложки *Е. А. Соловьева*

Подписано в печать 30.03.2010. Гарнитура «PetersburgC».
Формат 70 × 100 $^{1}/_{16}$. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 60. Заказ 3312

Издательство
ООО «Проспект Науки»
www.prospektnauki.ru
e-mail: info@prospektnauki.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов в ОАО «Издательско-полиграфическое предприятие «Искусство России».
198099, Санкт-Петербург, ул. Промышленная, д. 38, корп. 2.