

59(045)
Ш26

УВ

УЧЕБНИК
ДЛЯ ВУЗОВ



И.Х.ШАРОВА

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ГУМАНИТАРНЫЙ
ИЗДАТЕЛЬСКИЙ
ЦЕНТР

ВЛАДОС

УЧЕБНИК
ДЛЯ ВУЗОВ

И.Х. ШАРОВА

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Рекомендовано Министерством образования
Российской Федерации в качестве учебника
для студентов высших учебных заведений



ББК 28.691я73
Ш25

Рецензент:
заведующий лабораторией ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова РАН,
доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН
Ю.Л. Чернов

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований

Шарова И.Х.
Ш25 Зоология беспозвоночных: Учеб. для студ. высш. учеб. заведений. — М.:
Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2002. — 592 с: ил.
ISBN 5-691-00332-1.

В учебнике показана современная система животного мира, приведены новые данные из морфологии и филогении животных, усилены экологические и эволюционные аспекты в изложении материала. Большое внимание уделено роли животных в экосистемах и их практическому значению для человека.

Учебник адресован студентам высших учебных заведений, а также учителям биологии и учащимся, интересующимся зоологией беспозвоночных.

ББК 28.691я73

ISBN 5-691-00332-1

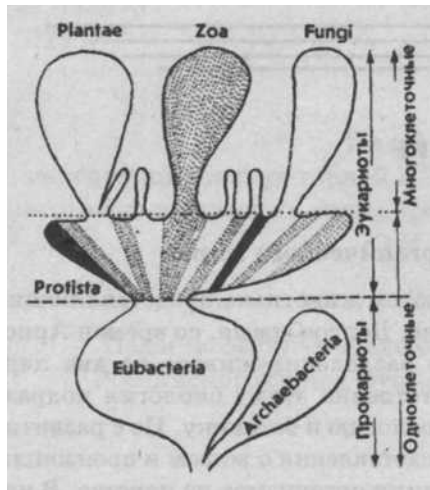
© Шарова И.Х., 1994, 1999
© «Гуманитарный издательский
центр ВЛАДОС», 1999
© Серийное оформление обложки.
«Гуманитарный издательский
центр ВЛАДОС», 1999

ВВЕДЕНИЕ

Животные в составе органического мира

Объектом изучения зоологии являются животные, представляющие особое царство живых существ на Земле. Долгое время, со времен Аристотеля, господствовало традиционное разделение живого на два царства — животных и растений. Соответственно этому биология подразделялась лишь на две дисциплины — зоологию и ботанику. Но с развитием науки существенно расширились представления о живом и произошли существенные изменения в классификации организмов на царства. В настоящее время наиболее принято подразделять мир живых существ на два надцарства: безъядерные или прокариоты (Procaruota), и ядерные, или эукариоты (Eucaruota). Первые не имеют оформленного ядра в клетках, а последние обладают ядром. Среди прокариот выделяют царства архебактерий (Archaeobacteria) — без липидной клеточной мембраны и бактерий (Eubacteria) — с двуслойной липидной мембраной. Прокариоты обладают широким спектром типов питания и метаболизма при изобилии переходных форм. Эукариот чаще всего подразделяют на три царства: растений (Vegetabilia, или Plantae), животных (Animalia, или Zoa) и грибов (Mycetalia, или Fungi). Животные и грибы относятся к гетеротрофным организмам, питающимся готовыми органическими веществами, но первые из них преимущественно питаются другими организмами или их остатками, а грибы впитывают растворенные органические вещества. Большинство же растений — автотрофы, создающие органические вещества в процессе фотосинтеза. Однако различия по типу питания между указанными царствами относительно и имеются переходные формы, особенно многочисленные среди низших форм. Это дало основание некоторым ученым вслед за Э. Геккелем (XIX в.) выделить дополнительно еще одно царство среди эукариот — протистов (Protista), к которым относят одноклеточных животных, водоросли и низшие группы грибов. Но выделение царства протистов создает много сложных проблем в систематике и вызывает возражения большинства ученых.

На схеме (рис. 1) приводится одна из общепринятых классификаций живых существ на царства. В ней отсутствуют лишь доклеточные формы — вирусы, которых иногда выделяют в империю Noncellulata, противопоставляя их империи клеточных (Cellulata). Но по мнению многих ученых вирусы — не настоящие организмы, так как не способны к са-



мостоятельному обмену веществ и могут осуществлять самовоспроизведение только при участии клеток хозяина.

В соответствии с современной классификацией живых организмов биология подразделяется на ряд крупных дисциплин: микробиологию, включающую бактериологию и вирусологию, ботанику, микологию, зоологию.

На основе сравнительного изучения живых организмов из разных царств выявлены их основные отличительные особенности. Чем же отличаются животные от других групп организмов? В отличие от зеленых растений, обладающих голофитным способом питания, животным свойствен особый —

анимальный, или голозойный, способ питания путем заглатывания пищевых частиц. Кроме того, некоторые животные обладают, подобно грибам, сапрофитным способом питания. К ним относятся некоторые паразитические и примитивные свободноживущие формы, всасывающие через покровы растворенные органические вещества. Морфологически клетки животных отличаются от таковых у растений и грибов отсутствием твердой (целлюлозной или хитиной) оболочки. Животным свойственны активный метаболизм, ограниченный рост тела и сложное строение у высших форм, обладающих различными системами органов, такими, как двигательная, пищеварительная, выделительная, кровеносная, дыхательная, половая, нервная.

Значение животных в природе определяется их ролью в биогенном круговороте веществ в биосфере. Если автотрофные организмы (зеленые растения) — продуценты органического вещества, то животные — основные консументы, или потребители, органических веществ. Наряду с грибами и микроорганизмами животные могут выполнять и роль редуцентов, осуществляя минерализацию органических веществ. Животные совместно с другими гетеротрофами участвуют в поддержании стабильности состава атмосферы. В то время как автотрофы обогащают атмосферу кислородом, необходимым для дыхания большинства живых организмов, гетеротрофы выделяют в процессе дыхания углекислый газ, используемый растениями для фотосинтеза. Таким образом, растения связывают и накапливают солнечную энергию в форме органического вещества, а животные ее потребляют. Но без гетеротрофов не было бы динамического равновесия органического вещества в биосфере, соотноше-

ния кислорода и углекислого газа в атмосфере, зольных элементов в почве. Такое взаимодействие автотрофных и гетеротрофных организмов в биосфере — результат их сопряженной эволюции. Велика роль животных, как и растений, в накоплении и концентрации минеральных веществ. Так, образование у животных минерального скелета приводит при их отмирании к образованию осадочных пород: известняков, трепела, сланцев. Большое значение в природе имеют животные-биофильтраторы, способствующие очищению водоемов от взвешенных органических частиц. Животные - сапрофаги участвуют в переработке и минерализации органических остатков на дне водоемов и играют существенную роль в почвообразовании.

Разнообразие животного мира и его распределение на планете

Все животные, населяющие нашу планету, составляют ее животный мир. Видовой состав животного мира Земли изучен еще не в полной мере. По средним данным, в настоящее время известно около 2 млн. видов животных. Но когда классификация ныне живущих видов будет завершена, число видов будет приближаться к 4 млн. Трудно рассчитать, сколько существовало видов животных во все предыдущие геологические эпохи. По-видимому, их было во много раз больше, чем современных. Но сейчас нам известно лишь около 130 тыс. ископаемых видов в связи с неполнотой геологической летописи (рис. 2). Численность и биомасса животных на земле не поддается исчислению. Огромные скопления образуют крупные животные: птицы на птичьих базарах, морские котики на лежбищах, стада сайгаков, косяки рыб. Неисчисли-

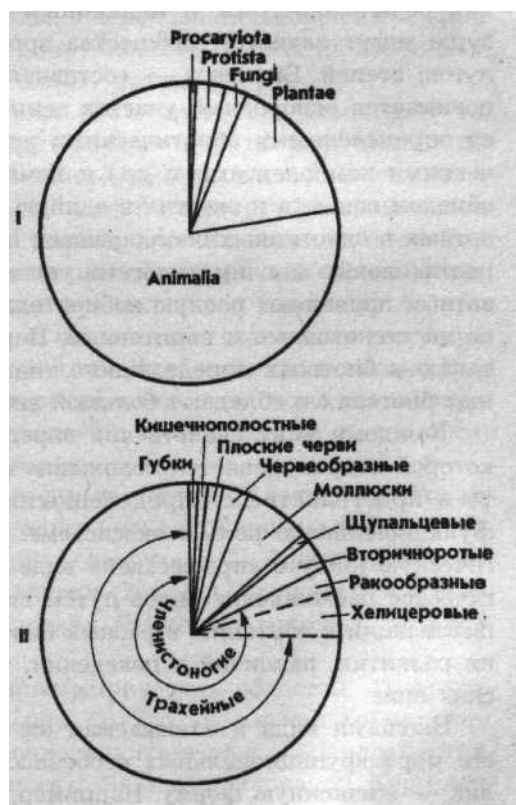


Рис. 2. Видовое многообразие живых организмов (I) и основных групп животных на Земле (II, по Барнсу)

мые стаи образуют перелетные птицы, саранча, некоторые жуки, бабочки. Особенно многочисленны мелкие животные, кровососущие двукрылые (москиты, мошка), образующие буквально тучи во влажных регионах мира. По некоторым подсчетам, в 1 м³ воды может содержаться около 77 млн. экземпляров мелких планктонных животных, а в 1 м³ почвы несколько сотен тысяч почвенных беспозвоночных.

Распределение животных в биосфере Земли связано с заселением ими различных **сред жизни**: водной, сухопутной, а также особой среды в теле других организмов. В каждой среде животные входят в состав **биоценозов** — сообществ живых организмов, связанных между собой трофическими, топическими (пространственными) и другими взаимоотношениями, обеспечивающими им реализацию своего жизненного цикла. Так, своеобразные биоценозы существуют на коралловых рифах, мидиевых банках, в морях на разных глубинах с различными грунтами, на участках реки с быстрым и медленным течением. Примерами биоценозов суши могут служить сообщества организмов в различных типах лесов, лугов, степей. Биоценоз — составная часть **биогеоценоза**, под которым понимается однородный участок земной поверхности, характеризующийся определенными абиотическими условиями (почвой, климатом, химическими компонентами и др.) и комплексом организмов, объединенных обменом веществ и энергии в единую систему. Среда существования животных в однотипных биогеоценозах представляет **биотоп**, т. е. почвенно-растительные и климатические условия определенного типа. Виды животных проявляют разную избирательность к биотопам и подразделяются на стенотопные и эвриотопные. Первые узкоспециализированы к обитанию в биотопах определенного типа, а вторые встречаются в различных биотопах и обладают большой экологической пластичностью.

Каждому виду свойственна определенная **экологическая ниша**, под которой подразумевается положение вида в биоценозе, включая его место в пространстве с определенными условиями существования и его функциональную роль в экосистеме. Иногда образно сравнивают экологическую нишу с «профессией» вида в определенной экосистеме. Экологическое расхождение видов путем дивергенции происходит за счет специализации к обитанию в разных биотопах, ярусах, разной пище, времени развития, различий в поведении, т. е. к освоению разных экологических ниш.

Экология вида и занимаемая им экологическая ниша отражается в его морфофункциональных особенностях, формирующих его общий облик — **жизненную форму**. Например, летающие животные характеризуются наличием крыльев, активно плавающие — обтекаемой формой тела, роющие — приспособлениями к рытью. Сходную жизненную фор-

му могут иметь различные виды, нередко далекие по родству, но имеющие сходные морфоэкологические приспособления к среде обитания.

В зоологии принято классифицировать жизненные формы животных на соподчиненные категории, подобно иерархии таксонов в филогенетической системе. Например, животных, обитающих в водоемах, подразделяют на крупные категории жизненных форм по приспособлениям к обитанию в разных ярусах и биогеоценозов: **нейстон** — обитатели поверхности воды; **планктон** — пассивно передвигающиеся, или «парящие», в толще воды; **нектон** — активноплавающие животные; **бентос** — обитатели дна водоемов. Вместе с тем в пределах каждой из указанных категорий жизненных форм можно выделить широкий спектр форм с разными приспособлениями к данным условиям обитания. Среди планктона встречаются формы лучистых, зонтиковидных, шаровидных, нитевидных животных. К нектону относятся торпедовидные, змеевидные, ластоногие формы. Разнообразны жизненные формы бентоса. Среди них имеются прикрепленные формы (древовидные, бокаловидные, раковинные), ползающие, роющие и др.

Среди почвообитающих животных различают: поверхностнообитающих — **эпибиос**, обитателей подстилки — **стратобиос**, толщи почвы — **геобиос**. В каждом из ярусов встречаются многообразные жизненные формы: скважники — очень мелкие или с тонким длинным телом, роющие и др. Существуют особые классификации жизненных форм животных, обитающих на растениях и внутри них (**фитобиос**). Распределение животных на планете связано с центрами их происхождения, историей расселения и подчиняется принципу географической зональности, обусловленной климатическим градиентом. Различия в составе фауны одного широтно-климатического пояса определяются географическими преградами, приводящими к изоляции животных на разобщенных территориях.

На суше выделяют шесть зоогеографических областей: 1) Голарктическая с подобластями: Палеарктической (Европа, север Азии, Африки) и Неоарктической (Северная Америка); 2) Эфиопская (большая часть Африки); 3) Индо-Малайская (Индия, Индокитай и прилежащие архипелаги); 4) Неотропическая (Южная Америка); 5) Австралийская; 6) Антарктическая.

В океане различают десять зоогеографических областей: 1) Арктическая; 2) Атлантическая бореальная; 3) Тихоокеанская бореальная; 4) Западноатлантическая; 5) Восточноатлантическая; 6) Индо-Вестпацифическая; 7) Восточнотихоокеанская; 8) Магелланова; 9) Кергеленская 10) Антарктическая.

Каждая из зоогеографических областей подразделяется на подобласти, провинции. В пределах крупных зоогеографических регионов на

суше состав видов животных (фауна) изменяется в разных природных зонах, а также в ландшафтно-зональных поясах горных систем. В океане прослеживается сходная закономерность изменения фауны по климатическим поясам и профилю морского дна (литораль, батиаль, абиссаль).

Значение животных и охрана животного мира

С древнейших времен люди широко использовали в пищу не только растения, но и животных. На стоянках древних людей в кухонных отбросах найдено множество остатков диких животных. По археологическим данным, они охотились на оленей, медведей, носорогов, водоплавающих птиц, ловили рыбу, добывали моллюсков, ракообразных и других животных. Из шкур млекопитающих первобытные люди шили одежду, а из их костей изготавливали оружие, предметы быта и украшения. Люди рано научились распознавать опасных врагов среди животных: ядовитых, жалящих, паразитов, хищников. Позднее, в период неолитической революции, начался процесс одомашнивания животных и окультуривания растений, происходивший 10—20 тыс. лет назад. К наиболее древним домашним животным относятся: собака, кошка, овца, свинья, корова, коза. Животноводство развивалось в разных странах, и число одомашненных животных непрерывно росло. В настоящее время известно несколько тысяч пород домашних животных.

Кроме животноводства, прогрессивно развивалась зоологическая биотехнология, целью которой является искусственное разведение диких животных с разнообразными задачами в хозяйственной деятельности человека. Существуют такие отрасли хозяйства, как рыбоводство, звероводство. Широко развито ведение марикультуры — разведение морских беспозвоночных с целью получения продуктов питания, а также жемчуга, перламутра, биологически активных веществ. Разводят ядовитых змей для получения яда и различных веществ, ценных для медицины; хищных и паразитических насекомых для борьбы с вредными видами насекомых. Налажено разведение дождевых червей и некоторых насекомых, утилизирующих органические остатки. Возросло разведение многих декоративных видов животных. Ценность животных для человека заключается не только в том, сколько полезной продукции можно от них получить, но и в их роли в биогенном круговороте веществ. Животные очищают окружающую среду от органического загрязнения, утилизируют органические остатки, являются необходимыми звеньями в цепях питания в биогеоценозах.

Сейчас остро стоят проблемы рационального использования природных ресурсов, охраны и воспроизведения животного мира. В последнее

время антропогенное воздействие на природу катастрофически растет. В связи с развитием оросительных систем мелеют реки, озера и внутренние моря. Неуклонно растет загрязнение водоемов, почв, атмосферы, что приводит к гибели многих видов животных и растений.

Угрожают животным такие факторы, как переэксплуатация биотопов, рекреация, оскудение кормовой базы, химическое и органическое загрязнение, хищническое истребление. Под влиянием этих факторов не только исчезают многие виды животных, но и могут происходить крупные необратимые экологические катастрофы.

Под руководством Международного Союза охраны природы создаются Красные книги, в которых собраны сведения о редких и исчезающих видах животных, подлежащих охране. В нашей стране изданы Красные книги для разных регионов страны. Приняты Закон об охране животного мира и правительственные постановления о запрете добывания животных, занесенных в Красную книгу. Для сохранения и восстановления природных ландшафтов и редких видов животных и растений в нашей стране организовано 150 заповедников, в том числе биосферных, заповедно-охотничьих хозяйств и национальных парков. Решительные меры по охране природы дали возможность восстановить поголовье многих промысловых животных.

Не меньшую опасность для человечества представляет проблема бесконтрольного размножения вредных видов животных: вредителей сельскохозяйственных культур и продовольственных запасов, паразитов человека и домашних животных, синантропных животных — разносчиков инфекций. Реализация специальных научных программ и мероприятий способствуют решению этих важных проблем.

Охрана животного мира, его реконструкция и воспроизведение могут быть успешно решены только при активной помощи общественных организаций и личного участия граждан. В проведении мероприятий по охране природы в местных условиях могут оказать большую помощь школьники. Учителя-биологи должны широко пропагандировать знания по охране природы и принимать активное участие вместе со школьниками в природоохранительных мероприятиях.

Геологическая история животного мира

Животный мир нашей планеты — результат длительной эволюции. Прямыми доказательствами эволюции служат ископаемые остатки живших ранее животных, которые сохранились в слоях земли разного исторического возраста.

По последним данным геологии, возраст нашей планеты исчисляется 5—5,5 млрд. лет. Первые следы жизни (молекулярные ископаемые от жизнедеятельности бактерий и строматолиты от окаменевших цианобактерий) отмечаются в пластах земли возрастом в 3—3,5 млрд. лет. Появление эукариот датируется возрастом около 2 млрд. лет. Первые многоклеточные животные появились примерно около 1 млрд. лет назад. Их дальнейшая эволюция привела к расцвету царства животных.

Палеонтологами принято подразделение истории развития Земли на две эпохи: докембрийскую и современную, начинающуюся с кембрия. Такое разделение хронологии Земли связано с тем, что только начиная с кембрия наиболее полно сохранились остатки животных и растений. Докембрийские осадочные породы сильно метаморфизированы, и в них редко встречаются свидетельства существования организмов. Докембрийское время существования жизни примерно в 10 раз превышает послекембрийское. Эпоха с кембрия насчитывает около 500—600 млн. лет и подразделяется геологами на три эры, каждая из которых включает несколько периодов (рис. 3).

На рубеже эр происходили значительные горообразовательные процессы, изменялись очертания морей и континентов, вымирали многие группы организмов и развивались новые. На границах периодов эти процессы изменения земной коры, климата и жизни на Земле имели меньшие масштабы.

Самая древняя эра — палеозойская была наиболее продолжительной (около 300 млн. лет). На раннем ее этапе — в кембрийском периоде жизнь существовала только в море. Однако морская фауна кембрия включала уже почти все типы и многие классы животных, существующих ныне. Это свидетельствует о том, насколько длительной и сложной была эволюция животных в предшествующую эпоху. В силурийском периоде произошел исторический выход растений, а вслед за ними и некоторых животных на сушу. Все группы сухопутных животных стремительно развивались в последующие эры и периоды, образовав множество новых классов, отрядов. Филогенетические, или родственные, связи между различными систематическими группами животных будут рассмотрены при обзоре типов и в заключительном разделе учебника.

При изучении систематических групп животных будет обращено внимание на некоторые основные эволюционные принципы и закономерности в их историческом становлении. Ниже будут рассмотрены некоторые положения эволюционной теории, необходимые в курсе зоологии.

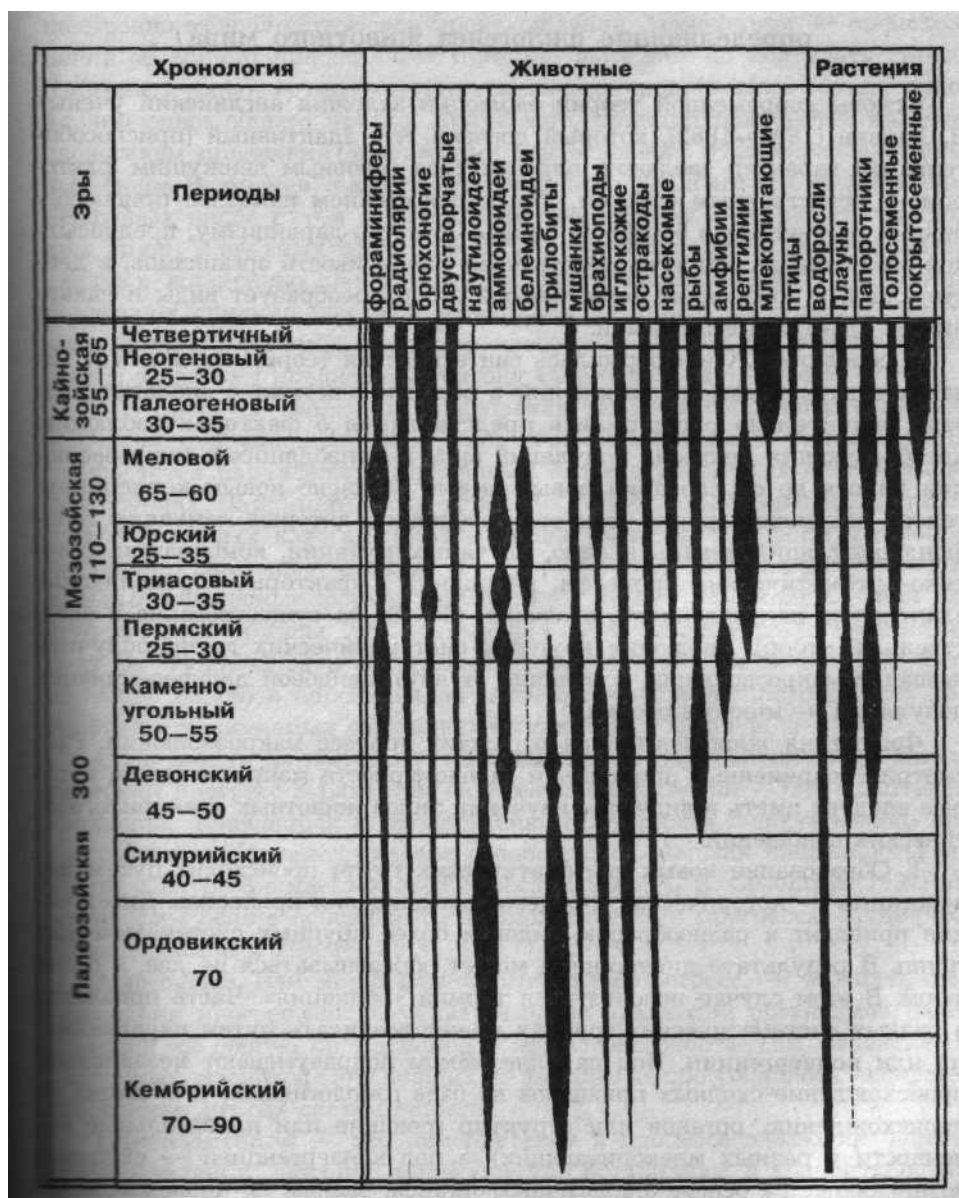


Рис. 3. Геологическая история жизни

Эволюционные принципы, определяющие филогенез животного мира

Основы современной теории эволюции заложил английский ученый Ч. Дарвин (1809—1882), который доказал, что адаптивный (приспособительный) характер эволюции определяется основным движущим фактором — естественным отбором, или переживанием наиболее приспособленных организмов в борьбе за жизнь. Согласно дарвинизму, предпосылкой эволюции является наследственная изменчивость организмов, а действующий в поколениях естественный отбор преобразует виды и накапливает адаптивные признаки.

К середине XX в. оформилась синтетическая теория эволюции (СТЭ) на базе дарвинизма и достижений в области генетики и экологии. При этом значительно расширились представления о факторах эволюции, преобразующих генофонд популяций вида и приводящих к микроэволюции вплоть до образования новых видов. Согласно новым концепциям, теперь выделяют группу факторов эволюции, которые изменяют генофонд популяций ненаправленно, случайно (мутации, комбинации, генетико-автоматические процессы, изоляция), и факторы, определяющие адаптивную направленность эволюции (борьба за существование и естественный отбор). Эволюция крупных систематических групп получила название макроэволюции, в отличие от внутривидовой дифференциации популяций — микроэволюции.

Филогения животного мира отражает процесс макроэволюции. Рассмотрим современные принципы и закономерности макроэволюции, которые следует иметь в виду при изучении типов животных и их филогенетических отношений.

1. Образование новых систематических групп происходит путем **дивергенции** — исторического процесса расхождения признаков. Дивергенция приводит к разнообразию видов и более крупных систематических групп. В результате дивергенции может образовываться не две, а более форм. В этом случае используется термин «радиация». Часть признаков в разных систематических группах может возникать путем **параллелизма** или **конвергенции**. Под параллелизмом подразумевают независимое происхождение сходных признаков на базе гомологичных, т. е. общих по происхождению, органов или структур (роющие или плавательные конечности у разных млекопитающих), а под конвергенцией — сходство, возникающее на основе аналогичных органов, разных по происхождению (крылья птиц и насекомых). Параллелизм и конвергенция снижают разнообразие видов, но обеспечивают увеличение **числа** сходных адаптивных типов (жизненных форм), эффективно использующих те или иные экологические ниши.

2. Систематические группы (род, отряд, класс, тип) имеют преимущественно монофилетическое происхождение. Монофилия — происхождение от общего предка. Этот принцип вытекает из постулата: таксон (систематическая группа) — это генетически родственная группа видов, т.е. имеющая общего предка. Кроме того, принцип монофилии является следствием признания дивергенции как основного пути образования новых форм. Возможна также и сетчатая эволюция в связи с образованием некоторых видов путем гибридизации. Полифилия — образование сходных групп животных путем параллелизма приводит к формированию сходных жизненных форм в сестринских таксонах. Некоторые авторы допускают принцип широкой монофилии — признание образования одного крупного таксона, например класса, от нескольких видов, относящихся к другому предковому таксону такого же ранга (класса).

3. В процессе эволюции образование таксонов сопровождается формированием жизненных форм, или морфоэкологических типов. Нередко наблюдается параллелизм жизненных форм в различных систематических группах. Например, среди наземных позвоночных животных, относящихся к разным классам, немало сходных жизненных форм (бегающие, летающие, лазающие, роющие и другие формы). Но существуют и уникальные жизненные формы, характерные только для определенной систематической группы. Жизненные формы отражают экологический аспект эволюции. Спектр жизненных форм (соотношение жизненных форм по числу видов) в определенной систематической группе отражает разнообразие занимаемых ею экологических ниш в природе.

4. Эволюция характеризуется адаптивной направленностью. Биологический прогресс в развитии систематических групп — это адаптивная эволюция, приводящая к процветанию. Критериями биологического прогресса таксона служат: видовое разнообразие, высокая численность, широкий спектр занимаемых экологических ниш. А. Н. Северцов (1939) выделял следующие основные пути биологического прогресса: ароморфоз, идиоадаптация и дегенерация.

Ароморфоз, или морфофизиологический прогресс, — это путь формирования прогрессивных универсальных адаптаций организмов, повышающих их общую организацию и жизнеспособность. Так, развитие позвоночных животных от низших к высшим сопровождалось совершенствованием многих систем органов.

Идиоадаптация — это приобретение в процессе эволюции частных приспособлений, дающих преимущество организмам в конкретных экологических условиях. Например, разные отряды птиц отличаются прежде всего строением клюва, крыльев, ног, что обеспечивает им существование в определенных биотопах и позволяет вести разный образ жизни.

Дегенерация, или **морфофизиологический регресс**, представляет собой путь эволюции, приводящий к редукции некоторых органов в связи с малоподвижным или паразитическим образом жизни.

И. И. Шмальгаузен развил учение А. Н. Северцова о путях биологического прогресса и дал их более дробную классификацию (ароморфоз, алломорфоз, теломорфоз, гиперморфоз, гипоморфоз и катаморфоз).

5. Филогенетическое изменение гомологичных органов происходит от исходного (плезиоморфного) состояния у предков к эволюционно продвинутому — апоморфному (терминология Хеннига) состоянию у потомков. Сравнительно-морфологическое изучение гомологичных органов у животных позволило ученым сформулировать принципы филогенетического изменения органов. Приведем некоторые из них.

Интенсификация функций в эволюции приводит к усложнению строения органов, а ослабление функций к их упрощению и редукции. Расширение числа функций приводит к мультифункциональности органов и их усложнению, а сужение числа функций — к монофункциональности органов и их специализации (однопалая нога лошади). **Субституция** органов — это эволюционная замена органов, выполняющих одну и ту же функцию (хорда — позвоночник). Полимеризация — увеличение числа органов, выполняющих одну функцию (ноги у многоножек). Олигомеризация — уменьшение числа органов с их последующей функциональной дифференциацией (конечности у высших ракообразных).

6. Организм животного эволюционирует как целое. Эволюция приводит к образованию новых систематических групп, и в процессе эволюции видов совершенствуется организм животных, его органы и функции. Все части организма функционально взаимосвязаны и находятся в коррелятивной зависимости. Изменение одних органов в эволюции ведет к изменению других. Закон коррелятивной изменчивости был впервые сформулирован Ч. Дарвином. Учение о корреляции в эволюции было в дальнейшем разработано отечественным зоологом-эволюционистом И. И. Шмальгаузен, который доказал, что организм формируется как целое в индивидуальном и историческом развитии. При этом проявляются прямые и обратные коррелятивные связи между функциями органов, что приводит к саморегуляции эволюционного процесса. Например, развитие непроницаемости покровов у животных стимулирует развитие органов дыхания, а их совершенствование расширяет возможности дальнейшего уплотнения покровов.

7. В процессе эволюции изменяются индивидуальное развитие организмов (онтогенез) и жизненный цикл вида. В онтогенезе происходят рост, развитие особи, участие в размножении, постепенное отмирание. Жизненный цикл — это циклически повторяющийся период в развитии вида между двумя одноименными фазами развития. В состав жизненно-

го цикла вида может входить несколько типов онтогенезов с разными типами размножения. Так, у многих беспозвоночных чередуются поколения с бесполом и половым размножением. В процессе жизненного цикла осуществляются функции вида: самовоспроизведение, расселение, самосохранение. Эволюция видов сопровождается изменением онтогенезов и жизненных циклов в связи с возникновением новых адаптаций.

8. Соотношение индивидуального и исторического развития видов отражается в биогенетическом законе, впервые сформулированном Ф. Мюллером (1864) и Э. Геккелем (1866). Более глубоко эта взаимосвязь онтогенеза и филогенеза проанализирована А. Н. Северцовым (1939) в теории филэмбриогенеза. В онтогенезе и жизненном цикле животных, за некоторыми исключениями, наблюдается рекапитуляция (повторение) признаков предков, что проливает свет на происхождение видов. Это позволяет на основе данных по развитию видов выяснять их родственные связи.

9. Эволюция видов происходит сопряженно в составе биоценозов. Результаты сопряженной, или коадаптивной, эволюции прослеживаются в биоценологических взаимоотношениях между видами: хищниками и их жертвами, паразитами и хозяевами, у симбионтов, квартирантов, между цветковыми растениями и насекомыми-опылителями и т.п.

ЗООЛОГИЯ И ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ЕЕ РАЗВИТИЯ

Зоология — наука о животных. Исторически современная зоология сложилась как система научных дисциплин о животных. В зоологии выделяют, с одной стороны, дисциплины, изучающие отдельные крупные систематические группы животных, а с другой — науки о строении, жизнедеятельности, развитии животных, их связях с окружающей средой, об их эволюции и др. (рис. 4).



К первой группе зоологических дисциплин относятся: протозоология — наука об одноклеточных животных, гельминтология — наука о паразитических червях, малакология — наука о моллюсках, арахнология — наука о паукообразных, энтомология — наука о насекомых, ихтиология — наука о рыбах, герпетология — наука о земноводных и пресмыкающихся, орнитология — наука о птицах, териология, или маммология — наука о млекопитающих и др. Причем все эти науки объединяются в два раздела: зоологию позвоночных, изучающую всего один тип — хордовых, и зоологию беспозвоночных, исследующую

все остальные 23 типа животных.

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

Морская, пресноводная, почвенная зоологии входят как составные части в комплексные биологические науки: гидробиологию, педобиоло-

гию. К экологическому циклу дисциплин относятся: экологическая морфология и физиология животных, популяционная экология животных, зооценология, этология — наука о поведении. Существует цикл наук об ископаемых животных — палеозоология и палеоэкология животных и др. На зоологическом материале решаются актуальные проблемы в области общебиологических наук: молекулярной биологии, генетики, экологии, эволюционной теории.

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

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

История зоологии

История науки тесно связана с развитием человеческого общества, уровнем цивилизации, основными направлениями практической деятельности, господствующим мировоззрением.

Достоверные сведения о зарождении науки связаны с первыми письменными научными обобщениями. Отрывочные научные суждения о животных и растениях известны из глубокой древности, но первые обстоятельные научные трактаты по биологии нам известны лишь из античной Греции IV—III вв. до н.э. Великий древнегреческий философ и естествоиспытатель Аристотель (384—322 гг. до н.э.) оставил богатое наследие в области зоологии: многотомный труд «История животных» (в 10 томах), «Возникновение животных», «О частях животных». Труды Аристотеля представляют внушительный свод знаний по зоологии того времени. Он описал около 520 видов животных и создал первую систему, в которой подразделил всех животных на две группы: с кровью и без крови. Эти группы в основном соответствуют современному подразделению животных на позвоночных и беспозвоночных. Среди первых были выделены следующие группы:

1) «живородящие четвероногие» (млекопитающие), 2) птицы, 3) «яйцекладущие четвероногие и безногие» (амфибии и рептилии), 4) «живородящие безногие с легочным дыханием» (китообразные), 5) «покрытые чешуей безногие, дышащие жабрами» (рыбы). Бескровных животных Аристотель подразделил на четыре группы: мягкотелые головоногие, мягкоскорлупные (ракообразные), насекомые (хелицеро-вые и трахейные) и черепокожные (раковинные моллюски и иглокожие).

Аристотель находил корни животного мира в «зоофитах» — «животнорастениях», таких, как губки, коралловые полипы, асцидии.

Большую ценность представляют труды Аристотеля по анатомии животных, в том числе семь атласов. Это он впервые описал жевательный аппарат иглокожих — «аристотелев» фонарь, улитку во внутреннем ухе млекопитающих, рудиментарный глаз у крота и многое другое.

В Древнем Риме развиваются научные традиции Афинской школы. Римский ученый Гай Плиний Старший (23—79 гг. н.э.) подготовил многотомную «Естественную историю», в основу которой были положены сведения из трудов Аристотеля.

Средние века добавили в зоологические познания немного, так как занятия естествознанием в то время находились под строгим запретом церкви. Только в эпоху Возрождения активизируется интерес к изучению живой природы. Наряду с описанием видов животных и растений развиваются анатомические исследования в связи с запросами медицины. Леонардо да Винчи (1452—1519), Везалий (1514—1564) и другие ученые эпохи Возрождения изучали анатомию человека тайно, вскрывая трупы. Параллельно развивается физиология человека и животных. Так врач Гарвей (1578—1657) многое сделал в изучении кровообращения и других функций человеческого организма.

В XVII в. голландский ученый Антони Левенгук (1632—1723) изобрел микроскоп и открыл новый для человека микромир. Стали известны одноклеточные животные, открыты половые клетки многих животных и человека, эритроциты крови и изучена микроструктура многих органов животных. Формируется новая область биологии — микроскопическая анатомия, на основе которой в дальнейшем развились гистология, цитология, эмбриология. В плеяду первых микроскопистов вошли А. Левенгук, М. Мальпиги, Ш. Бонне, Валлиснери.

В эпоху Великих географических открытий происходит интенсивное накопление новых сведений о животных и растениях из разных стран, создаются музейные коллекции животных, что способствует развитию систематики.

Большое значение для становления систематики сыграли работы английского ученого Джона Рея (1627—1705), который ввел понятие **вид**, определяя его как группу морфологически сходных особей, подобных потомству одних родителей, и сделал попытку классификации растений по строению вегетативных органов. Однако основоположником систематики заслуженно считают знаменитого шведского ученого Карла Линнея (1707—1778) (рис. 5). Его основной труд «Система природы» вышел в свет в 1735 г. и имел ошеломляющий успех. В короткий срок «Система природы» выдержала несколько переизданий и была переведена почти на все европейские языки. К. Линней предложил новую систему растений, основанную на принципе строения цветка. Им было выделено 24

класса растений. Но самая главная заслуга К. Линнея в том, что он сформулировал важнейшие принципы систематики. Он предложил иерархию систематических категорий: класс, порядок (у животных — отряд), род, вид; ввел бинарную номенклатуру для вида (двойное название, включающее название рода и вида), единый для систематики латинский язык, правило авторского приоритета в названии вида. В систему животных К. Линней включил шесть классов: *Mammalia* — млекопитающие, *Aves* — птицы, *Amphibia* — гады, *Pisces* — рыбы, *Insecta* — насекомые и *Vermes* — черви. Систему животных К. Линнея называют искусственной, так как многие группы в ней оказались сборными (например, амфибии, насекомые, черви) и отсутствовал эволюционный принцип ее построения.



Рис. 5. Карл Линней (1707—1778)

К. Линней, как большинство ученых XVIII в., стоял на позициях неизменности видов. Заслуги К. Линнея трудно переоценить: им создана система растений и животных, сформулированы принципы систематики, описано более 10 тыс. видов.

Большой вклад в зоологию был внесен современником К. Линнея, известным французским ученым-трансформистом (трансформизм — взгляды об изменчивости живой природы) Луи Бюффоном (1707 — 1788). Им написаны «Естественная история» в 36 томах, в которой он подвел итоги зоологическим изысканиям XVIII в., и труд «Эпохи природы» с изложением своей гипотезы о возникновении и развитии жизни на Земле. Следующий крупный этап в развитии зоологии определили блестящие работы трех французских ученых: Жоржа Кювье, Этьена Жоффруа Сент-Илера и Жана Батиста Ламарка.

Жорж Кювье (1769 — 1832) — основоположник сравнительной анатомии и палеонтологии. Он сформулировал принцип корреляции, развил учение о целостности организации животных. Пользуясь этим принципом, Ж. Кювье успешно реконструировал облик вымерших животных по нескольким сохранившимся в ископаемом состоянии костям. Он выделил наиболее крупные систематические группы животных с разным планом строения. В дальнейшем за этими группами утвердилось название типы (Бленвиль, 1825). Таким образом, систематика животных получила дополнительную категорию выше класса — тип. Ж. Кювье выделил

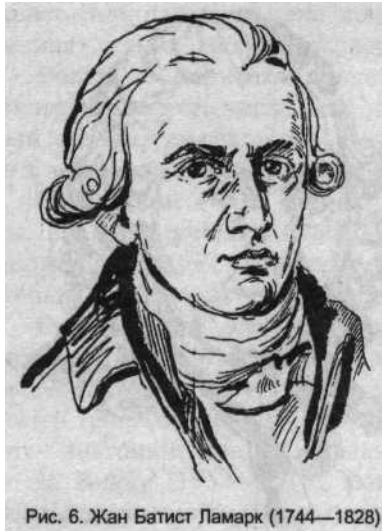


Рис. 6. Жан Батист Ламарк (1744—1828)

4 плана (типа) строения у животных: позвоночные, членистые, моллюски и лучистые. По Ж. Кювье, типы обособлены, не связаны общим происхождением и неизменны. Различия между фауной ископаемой и современной Ж. Кювье объяснял теорией катастроф — массовым вымиранием части животного мира под влиянием оледенений, землетрясений и других бедствий. Как и К. Линней, он придерживался креационистских взглядов о неизменяемости видов.

Этьен Жоффруа Сент-Илер (1772—1844) — основоположник сравнительной эмбриологии, один из первых крупных теоретиков в области сравнительной анатомии. Ему принадлежат понятия: гомологичные и аналогичные органы и формулировка

принципа компенсации. В отличие от Ж. Кювье, он придерживался идеи изменяемости живой природы и пытался доказать единство плана строения всех животных. Однако на уровне анатомического строения ему это доказать не удалось. Вскоре эта проблема была решена с позиций клеточной теории.

Жан Батист Ламарк (1744—1828) — создатель первой естественной системы животных и эволюционной теории (рис. 6). Ж. Б. Ламарк подверг обстоятельному изучению беспозвоночных животных, среди которых выделил 10 классов (вместо двух по Линнею). Система животных по Ламарку включала 14 классов, расположенных по ступеням лестницы (градациям), отражая повышение их организации и преемственность в эволюционном развитии. В отличие от линнеевской искусственной системы животных, систему Ламарка принято считать первой естественной системой, так как в ней учитывалась степень родства между классами и эволюционная направленность. В своей книге «Философия зоологии» (1809) он изложил первую эволюционную теорию. Основными факторами эволюции по Ламарку были изменчивость под влиянием среды, наследуемость приобретаемых свойств и стремление к прогрессу и самоусовершенствованию. Несмотря на то, что эти принципы потом были в основном отвергнуты, его теория способствовала развитию эволюционных идей.

В первой половине XIX в. успехи биологии и других естественных наук подготовили появление научнообоснованной эволюционной теории Ч. Дарвина. К этому времени появляются основополагающие труды в области сравнительной эмбриологии (К. Бэр), биогеографии (А. Гумбольдт), исторической геологии (Ч. Лайель), клеточная теория и др.

Ч. Дарвин (1809—1882) внес существенный вклад в развитие зоологии, 1 биогеографии, палеонтологии, эмбриологии, но его основная заслуга — создание Революционной теории, вооружившей биологию историческим методом. В основном труде Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859) изложены основные положения эволюционной теории. Ч. Дарвином был открыт основной движущий фактор эволюции — естественный отбор, что дало естественнонаучное обоснование приспособительному характеру видообразования. Под влиянием дарвинизма во второй половине XIX в. развиваются эволюци-



Рис. 7. И. И. Мечников (1845—1916)

онные направления в зоологии. Немецкие зоологи Э. Геккель и Ф. Мюллер сформулировали «биогенетический закон» о соотношении индивидуального и исторического развития. Оформляются эволюционная эмбриология (Ф. Мюллер, И. И. Мечников, А. О. Ковалевский) (рис. 7), эволюционная палеонтология (В. О. Ковалевский), эволюционная физиология животных (И. И. Сеченов), филогенетика и эволюционная систематика (Э. Геккель). К этому времени относится появление первых работ по генетике (Г. Мендель, А. Вейсман), экологии (Н. А. Северцов), зоогеографии (Семенов-Тянь-Шанский и др.).

В XX в. развитие зоологии тесно связано с общим научно-техническим прогрессом. Широко используются в зоологии электронная микроскопия, радиоизотопные, биохимические, биофизические методы исследования. Огромное влияние на развитие современной зоологии оказали экология, генетика, микроморфология, биохимия и синтетическая теория эволюции. Зоология превратилась в сложную систему дисциплин, как уже отмечалось выше. Сформировалось множество научных направлений и школ, руководимых плеядой крупных ученых. Остановимся особо на некоторых чертах и вехах развития зоологии в нашей стране. **Отечественная зоология.** Начало развития естественных наук в России связано с эпохой Петра I. В это время открываются Академия наук в Петербурге (1725), Московский университет (1755), где возникают первые научные школы естествоиспытателей. Начало развитию отечественной зоологии положили фаунистические исследования XVIII—XIX вв. В XVIII в. были организованы первые научные экспедиции в Сибирь и другие районы России для сбора растений и коллекций зверей и птиц

(И. Г. Гмелин, П. С. Даллас, С. П. Крашенинников, Г. В. Стеллер, И. И. Лепехин). В XIX в. продолжались научные экспедиции по изучению природы России, организованные К. М. Бэр, Н. А. Северцовым, А. П. Богдановым, Н. М. Пржевальским, П. К. Козловым, П. П. Семеновым-Тянь-Шанским и др.

Богатейшие коллекции животных из неисследованных ранее регионов России концентрировались в зоологических музеях в Петербурге и Москве. Основателем зоологического музея при Академии наук в Петербурге был Ф. Ф. Брандт (1832), а организатором зоологического музея Московского университета и зоосада в Москве А. П. Богданов (1834—1886). Научные экспедиции проводились не только на территории России. Так, Н. М. Пржевальский (1838—1888) совершил знаменитые экспедиции по Центральной Азии, открыв новые горные хребты и собрав неизвестные науке виды растений и животных. Открытый им вид дикой лошади получил в его честь видовое название — лошадь Пржевальского. Н. Н. Миклухо-Маклай (1846—1888) изучал животных Канарских островов, коралловых рифов Красного моря, провел исследования на Новой Гвинее, Малаккском полуострове. Морских животных Черного и Средиземного морей изучали И. И. Мечников, А. О. Ковалевский, А. Дорн.

Русские ученые-зоологи XIX и начала XX в. представляли собой выдающуюся плеяду исследователей с широкой мировой известностью. Возникли научные школы орнитологов (Н. А. Северцов, М. А. Мензбир), энтомологов (Н. А. Холодковский, Г. Я. Якобсон), морфологов (А. О. Ковалевский, А. Н. Северцов), океанологов (Н. М. Книпович), зоогеографов (П. П. Семенов-Тянь-Шанский, Н. М. Пржевальский), эмбриологов (К. М. Бэр), палеонтологов (К. Ф. Рулье, В. О. Ковалевский), физиологов (И. И. Сеченов) и др.

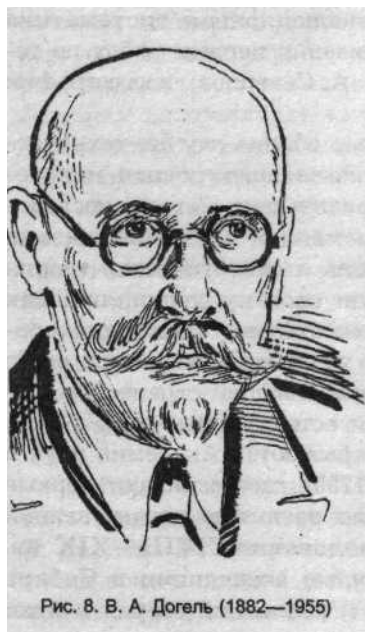


Рис. 8. В. А. Догель (1882—1955)

В послереволюционное время отечественная наука переживает большой подъем. Этому способствовало возникновение множества научных центров в разных городах: научно-исследовательских институтов, университетов, других вузов, а также заповедников, заказников.

Центром развития систематики животных и фаунистических исследований является Зоологический институт в Санкт-Петербурге. Важнейшее достижение систематиков страны — это многотомные издания «Фауна СССР», «Животный мир СССР». Центром морфологических, эколо-

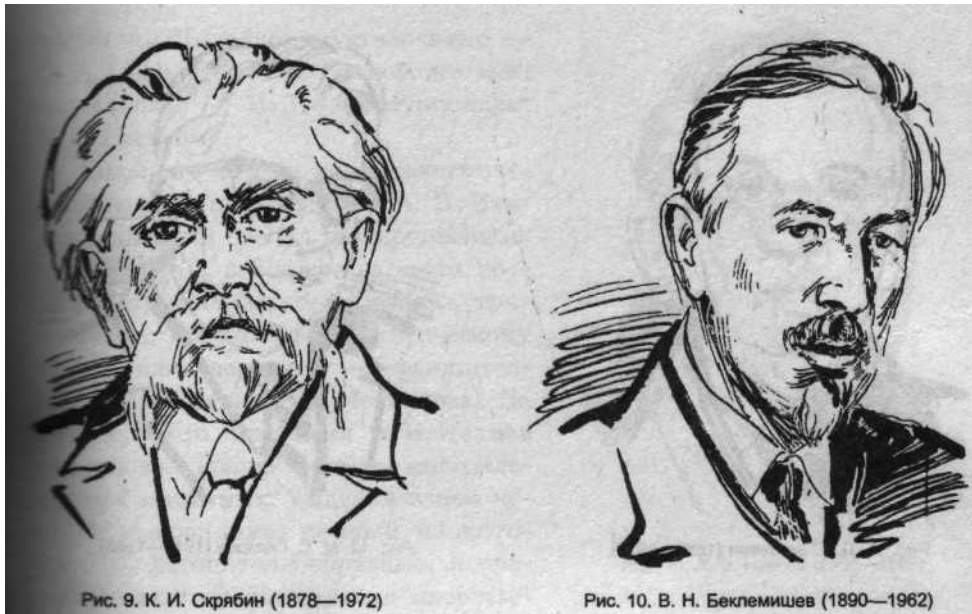


Рис. 9. К. И. Скрябин (1878—1972)

Рис. 10. В. Н. Беклемишев (1890—1962)

гических и эволюционных исследований в зоологии стал Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова в Москве. В нем работали такие корифеи зоологической науки, как А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен, Д. М. Федотов, М. С. Гиляров и др. Ведущую роль в разработке проблем цитологии, эмбриологии животных, генетики, молекулярной биологии занимает Институт биологии развития в Москве. Крупные научные школы развиваются в новых центрах зоологической науки в Новосибирске, Екатеринбурге, Владивостоке, а также в столицах сопредельных республик.

В области протистологии крупные научные направления создали В. А. Догель и Ю. И. Полянский. В. А. Догелем (рис. 8) и его учениками проведены крупные исследования по паразитическим и симбиотическим простейшим, заложены основы почвенной протистологии. Широко известны труды В. А. Догеля «Общая протистология» и учебник для университетов «Зоология беспозвоночных». Учение В. А. Догеля об олигомеризации гомологичных органов вошло в сокровищницу эволюционной теории. Большие успехи были достигнуты в области гельминтологии. Под руководством академика К. И. Скрябина (рис. 9) создан Институт гельминтологии в Москве, проведено изучение фауны гельминтов и развито учение о девакации — полном истреблении гельминтов. Развитие медицинской энтомологии и акарологии позволило сформулировать основные положения учения о природной очаговости трансмиссивных заболеваний (академик Е. Н. Павловский), о биологии насекомых-переносчиков и борьбе с ними (В. Н. Беклемишев, рис. 10).



Рис. 11. Л. А. Зенкевич (1889—1970)

Рис. 12. М. С. Гиляров (1912—1985)

Основоположником школы океанологов стал крупнейший специалист по морским беспозвоночным академик Л. А. Зенкевич (рис. 11). Под его руководством создан Институт океанологии в Москве. Им успешно были проведены опыты по акклиматизации многощетинковых червей в Каспийском море для улучшения кормовой базы осетровых рыб, организованы многочисленные экспедиции на научном судне «Витязь» по всему Мировому океану для изучения морской фауны (1957—1965).

Основы почвенной зоологии были заложены трудами академика М. С. Гилярова (рис. 12): «Почва как среда обитания и ее роль в эволюции насекомых», «Зоологический метод диагностики почв», «Определитель почвообитающих личинок насекомых», отмеченными государственными премиями.

Успешно развивались различные направления в энтомологии: систематика (Н. Н. Плавильщиков, А. А. Штакельберг, Б. Б. Родендорф, О. Л. Крыжановский), морфология (Э. Беккер, Д. М. Федотов, В. Н. Беклемишев, Б. Н. Шванвич), сельскохозяйственная энтомология (Г. Я. Бей-Биенко), медицинская энтомология (В. Н. Беклемишев), лесная энтомология (М. Н. Римский-Корсаков, А. И. Воронцов), физиология насекомых (А. С. Данилевский). Изучением клещей занимались А. А. Захваткин, Е. Н. Павловский, Д. А. Криволицкий, пауками — А. В. Иванов (рис. 13).

Одной из лидирующих дисциплин в зоологии беспозвоночных оказалась малакология. Крупные обобщения по легочным моллюскам сделали В. И. Жадин, И. М. Лихарев (1962). Сухопутные легочные моллюски детально изучались Н. Н. Акромовским, П. В. Матекиным, а в последнее

время А. Шилейко; двустворчатые — О. А. Скарлато, Я. И. Старобогатовым; головоногие — И. И. Акимускиным, К. Н. Несисом.

В Большие заслуги перед зоологической наукой принадлежат А. В. Иванову, который сделал два крупнейших открытия XX в. Первое касается изучения примитивного животного трикоплакса, близкого к гипотетическому предку одноклеточных — «фагоцителле» (по гипотезе И. И. Мечникова). На основе этого открытия А. В. Иванов разработал новую систему многоклеточных животных, выделив в ней четыре надраздела, первый из которых — фагоцителлообразные, и развил теорию происхождения многокле-



Рис. 13. А. В. Иванов (1906—1993)

точных животных. Второе открытие А. В. Иванова — описание нового типа животных — погонофор, монография о которых была опубликована в серии «Фауна СССР».

Используются новые биохимические методы в систематике и филогении животных (академик А. Н. Белозерский). Морфофизиологические закономерности эволюционного процесса на зоологическом материале изучали академики А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен. Эмбриология беспозвоночных в связи с филогенией получила дальнейшее развитие в трудах В. Н. Беклемишева, П. П. Иванова, В. А. Догеля, А. А. Захваткина, А. В. Иванова, Н. А. Ливанова, Д. М. Федотова.

Мировую известность завоевали отечественные палеонтологи. Палеонтологический музей и Палеонтологический институт в Москве располагают уникальной и богатейшей в мире коллекцией ископаемых животных. Опубликованы серии монографий по систематике и стратиграфии вымерших видов, а музейные палеонтологические экспонаты демонстрировались во многих странах мира. Особенно уникальна коллекция вымерших динозавров, найденная в Центральной Азии. Эффективно развиваются экологические и прикладные аспекты зоологии. Особенно большое значение придается проблемам охраны и ре-конструкции фауны, решением которых занимается ряд научных учреждений нашей страны, чьи усилия координируются Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова и Институтом охраны природы в Москве.

СИСТЕМА ЖИВОТНОГО МИРА

Систематика — наука о разнообразии живой материи, занимается классификацией организмов для построения системы, отражающей их родственные, или генеалогические, связи. К. Линней считал, что без систематики биологическая наука превращается в хаос. И действительно, какая бы проблема в биологии ни решалась, всегда необходимы четкая систематическая характеристика избранных для исследования объектов и представление об их историческом происхождении. В современной систематике животных используются не только морфологические особенности, но и физиологические, генетические, биохимические, экологические, географические. Таким образом, систематика, с одной стороны, базируется на достижениях многих биологических дисциплин, а с другой — способствует их развитию.

Основными систематическими категориями в классификации животного мира начиная с XIX в. приняты: тип (Phylum), класс (Classis), отряд (Ordo), семейство (Familia), род (Genus) и вид (Species). В дальнейшем прибавились высшие категории: разделы (Divisio), царства (Regnum). По мере усложнения системы животного мира понадобилось введение дополнительных систематических категорий, с приставкой sub — под и super — над, например: надкласс (Superclassis), подкласс (Subclassis) и т. п.

Выделение самых высших систематических категорий базируется на признаках уровня организации (одноклеточные — многоклеточные; первичнополостные — вторичнополостные). Характеристика типов животных включает план строения, т. е. особенности симметрии и общей морфологической архитектоники. Большой вклад в учение о морфотипах строения внесли работы отечественных зоологов В. Н. Беклемишева, А. В. Иванова.

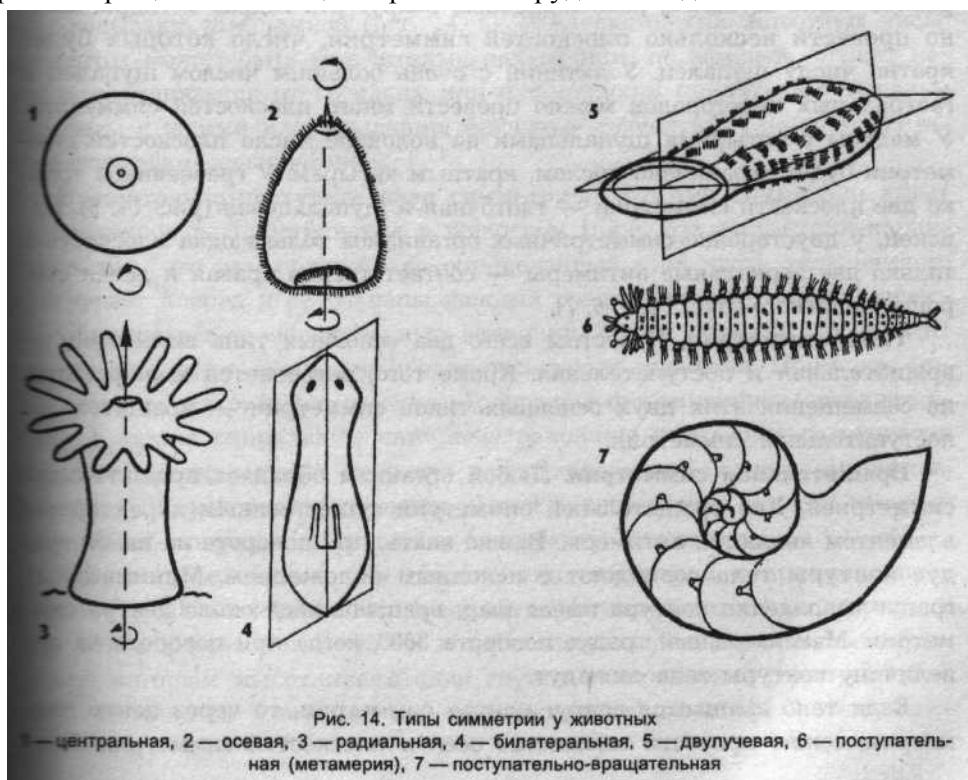
Симметрия животных

Симметрия (sim — вместе; metr — часть), или соразмерность частей целого организма, имеет непосредственное отношение к характеру приспособленности животных к условиям существования. Симметрия кос-

венно или прямо отражает особенности функциональной морфологии, образа жизни и поведения животного. Поэтому тип симметрии в зоологии обычно применяется как один из критериев деления животного мира на крупные таксономические отделы, например группа радиальносимметричных организмов или группа двустороннесимметричных животных.

Элементы симметрии. В сравнительной морфологии используют три главных элемента симметрии: центр симметрии, ось симметрии и плоскость симметрии. Эти три элемента симметрии необходимы для определения типа симметрии, характерного для того или иного организма или группы организмов.

Центр симметрии. Центр симметрии — это точка, вокруг которой вращается какое-либо тело. Во время вращения контуры тела непрерывно совпадают при повороте на любой угол в любом направлении. Идеальной фигурой с центром симметрии может служить шар. Из живых объектов примером может условно служить шаровидное яйцо с ядром, расположенным в центре (рис. 14, 1). Близкую форму имеет колониальный жгутиконосец *Volvox globator*, тело которого непрерывно вращается в толще озерной или прудовой воды.



Ось симметрии. Ось симметрии — это ось вращения. В этом случае у животных, как правило, отсутствует центр симметрии. Тогда вращение может происходить только вокруг оси. При этом ось чаще всего имеет разнокачественные полюса. Например, у свободноплавающей личинки кишечнорастворных — гастролы на одном полюсе расположен рот, а на противоположном — чувствительный аборальный орган. При естественном вращении вокруг оси личинка плавает аборальным органом вперед, а ртом назад. У взрослых кишечнорастворных, например у гидры или актинии, на одном полюсе расположен рот, а на другом — подошва, которой эти неподвижные животные прикреплены к субстрату (рис. 14, 2, 3). Ось симметрии может совпадать морфологически с переднезадней осью тела.

Плоскость симметрии. Плоскость симметрии — это плоскость, проходящая через ось симметрии, совпадающая с ней и рассекающая тело на две зеркальные половины. Эти половины, расположенные друг против друга, называют *антимерами* (*anti* — против; *mer* — часть). Например, у гидры плоскость симметрии должна пройти через ротовое отверстие и через подошву. Антимеры противоположных половин должны иметь равное число щупалец, расположенных вокруг рта гидры. У гидры можно провести несколько плоскостей симметрии, число которых будет кратно числу щупалец. У актиний с очень большим числом щупалец и гастральных перегородок можно провести много плоскостей симметрии. У медузы с четырьмя щупальцами на колоколе число плоскостей симметрии будет ограничено числом, кратным четырем. У гребневиков только две плоскости симметрии — глоточная и щупальцевая (рис. 14, 5). Наконец, у двусторонне-симметричных организмов только одна плоскость и только две зеркальные антимеры — соответственно правая и левая стороны животного (рис. 14, 4, 6, 7).

Типы симметрии. Известны всего два основных типа симметрии — вращательная и поступательная. Кроме того, встречается модификация из совмещения этих двух основных типов симметрии — вращательно-поступательная симметрия.

Вращательная симметрия. Любой организм обладает вращательной симметрией. Для вращательной симметрии существенным характерным элементом являются антимеры. Важно знать, при повороте на какой градус контуры тела совпадают с исходным положением. Минимальный градус совпадения контура имеет шар, вращающийся около центра симметрии. Максимальный градус поворота 360° , когда при повороте на эту величину контуры тела совпадут.

Если тело вращается вокруг центра симметрии, то через центр симметрии можно провести множество осей и плоскостей симметрии. Если

тело вращается вокруг одной гетерополярной оси, то через эту ось можно провести столько плоскостей, сколько антимер имеет данное тело. В зависимости от этого условия говорят о вращательной симметрии определенного порядка. Например, у шестилучевых кораллов будет вращательная симметрия шестого порядка. У гребневиков две плоскости симметрии, и они имеют симметрию второго порядка. Симметрию гребневиков также называют двулучевой (рис. 14, 5). Наконец, если организм имеет только одну плоскость симметрии и соответственно две антимеры, то такую симметрию называют двусторонней или билатеральной (рис. 14, 4).

Поступательная симметрия. Для поступательной симметрии характерным элементом являются *метамеры* (*meta* — один за другим; *mer* — часть). В этом случае части тела расположены не зеркально друг против друга, а последовательно друг за другом вдоль главной оси тела.

Метамерия — одна из форм поступательной симметрии. Она особенно ярко выражена у кольчатых червей, длинное тело которых состоит из большого числа почти одинаковых сегментов. Этот случай сегментации называют *гомомонной* (рис. 14, 6). У членистоногих животных число сегментов может быть относительно небольшим, но каждый сегмент несколько отличается от соседних или формой, или придатками (грудные сегменты с ногами или крыльями, брюшные сегменты). Такую сегментацию называют *гетеромонной*.

Вращательно-поступательная симметрия. Этот тип симметрии имеет ограниченное распространение в животном мире. Эта симметрия характерна тем, что при повороте на определенный угол часть тела немного проступает вперед и ее размеры каждый следующий шаг логарифмически увеличивает на определенную величину. Таким образом, происходит совмещение актов вращения и поступательного движения. Примером могут служить спиральные камерные раковины фораминифер (одноклеточные), а также спиральные камерные раковины некоторых головоногих моллюсков (современный наутилус или ископаемые раковины аммонитов, рис. 14, 7). С некоторым условием к этой группе можно отнести также и некамерные спиральные раковины брюхоногих моллюсков.

Далее из текста мы увидим, что тип симметрии непременно входит в таксономическую характеристику типов животных наряду с другими морфоэкологическими и физиологическими признаками, благодаря которым мы отличаем одни группы животных от других.

В настоящем учебнике мы принимаем следующую систему животных:

Царство Животные (Zoa)

- Подцарство Простейшие, или Одноклеточные (Protozoa)
 - Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)
 - Тип Апикомплексы (Apicomplexa) Тип
 - Миксоспории (Muxozoa) Тип
 - Микроспории (Microspora) Тип
 - Инфузории (Ciliophora) Тип Лабиринтулы (Labirinthomorpha) Тип Асцетоспории (Ascetospora)
- Подцарство Многоклеточные (Metazoa) Надраздел
 - Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa)
 - Тип Пластинчатые (Placozoa)
 - Надраздел Паразои (Parazoa)
 - Тип Губки (Porifera, или Spongia)
 - Надраздел Эуметазои (Eumetazoa) Раздел
 - Лучистые (Radiata)
 - Тип Кишечнополостные (Coelenterata)
 - Тип Гребневики (Ctenophora) Раздел
- Двустороннесимметричные (Bilateria) Подраздел
 - Бесполостные (Acoelomata)
 - Тип Плоские черви (Plathelminthes)
 - Тип Немательминты (Nemathelminthes)
 - Тип Немертины (Nemertini)
 - Подраздел Вторичнополостные (Coelomata)
 - Тип Кольчатые черви (Annelida)
 - Тип Моллюски (Mollusca)
 - Тип Онихофоры (Onychophora)
 - Тип Членистоногие (Arthropoda)
 - Тип Погонофоры (Pogonophora)
 - Тип Щупальцевые (Tentaculata)
 - Тип Щетинкочелюстные (Chaetognatha)
 - Тип Иголокожие (Echinodermata)
 - Тип Полухордовые (Hemichordata)
 - Тип Хордовые (Chordata)

Животное царство подразделяют на два подцарства: подцарство Одноклеточные (Protozoa) и подцарство Многоклеточные (Metazoa). В соответствии с системой А. В. Иванова, Metazoa подразделены на три надраздела. Первый надраздел — Фагоцителлозои, или Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa), — включает самых примитивных многоклеточных

со слабой дифференциацией клеток. Второй подраздел — Паразои (Parazoa) представляет также низкоорганизованных многоклеточных, с большим разнообразием клеток, однако без оформленных органов и тканей. Третий подраздел — Эуметазои (Eumetazoa) представляет собой высших многоклеточных с дифференцированными тканями и органами. В пределах последнего подраздела выделяют два раздела — Лучистые (Radiata) и Двусторонне-симметричные, или Билатеральные (Bilateria). Лучистые обладают радиальной симметрией, при которой через тело животных можно провести несколько плоскостей, делящих его на одинаковые участки с повторяющимися органами (рис. 14). Этот тип симметрии характерен для малоподвижных и прикрепленных форм. Все радиальные состоят из двух слоев клеток: эктодермы (наружного) и энтодермы (внутреннего), поэтому их еще называют двуслойными (Diblastica).

Тело билатеральных животных можно подразделить лишь одной плоскостью на две симметричные половины. Bilateria относятся к трехслойным животным, у которых все органы развиваются из трех зародышевых листков: наружного — эктодермы, внутреннего — энтодермы и среднего — мезодермы. Раздел билатеральных животных включает два подраздела: бесполостных (Acoelomata) и вторичнополостных (Coelomata). У первых промежутки между органами заполнены паренхиматозными клетками, иногда частично резорбированными, а у вторых имеется вторичная полость тела, выстланная мезодермальным эпителием. Coelomata — многоклеточные животные с высоким уровнем организации. К ним относится 10 типов из двух приведенных в системе. Целомических животных А. В. Иванов подразделяет на пять надтипов: надтип Трохофорные (Trochozoa), к которым относятся кольчатые черви, моллюски, членистоногие и онихофоры, надтип Щупальцевые (Tentaculata), надтип Щетинкочелюстные (Chaetognatha), надтип Погонофора (Pogonophora), надтип Вторичноротые (Deuterostomia), включающие иглокожих, полухордовых и хордовых.

Это дополнение к системе отражает филогенетические связи между типами. В курсе зоологии беспозвоночных из 24 типов изучается 22, так как предметом изучения зоологии позвоночных будут еще два типа: Полухордовые и Хордовые. Изложение материала в учебнике будет соответствовать систематическому порядку.

ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (PROTOZOA)

К подцарству одноклеточных относят животных, тело которых состоит из одной клетки. Морфологически они сходны с клетками многоклеточных животных, но физиологически отличаются тем, что кроме обычных функций клетки (обмен веществ, синтез белка и др.) они выполняют функции целостного организма (питание, движение, размножение, защита от неблагоприятных условий среды). Отдельные функции у многоклеточных организмов выполняются специальными органами, тканями или клетками, а у одноклеточных функции организма выполняют структурные элементы одной клетки — органеллы. Деление клеток у многоклеточных животных приводит к росту организма, а у простейших — к размножению.

Таким образом, простейшие — это организмы на одноклеточном уровне организации. Целостность организма простейших поддерживается функциями одной клетки, а у многоклеточных — за счет взаимодействия клеток, тканей и органов.

Жизненный цикл простейших складывается из фаз развития с одноклеточной организацией, а у многоклеточных чередуются одноклеточные фазы развития с многоклеточными.

В настоящее время известно более 39 тыс. видов простейших, однако ежегодно обнаруживаются десятки и сотни новых видов, что является показателем недостаточной изученности этой группы животных.

Впервые простейшие были обнаружены голландским ученым А. ван Левенгуком — первым изобретателем микроскопа (1675). Его микроскопы представляли собой сильно увеличивающие лупы, которые давали увеличение в 100 и даже в 200 раз. Особенно много простейших первые микроскописты обнаруживали в настоях трав (*infusum* — означает «настойка»), поэтому первое время этих животных называли «настоячными» или инфузориями. Теперь это название сохранилось лишь за одной группой простейших. В первой системе животных К. Линнея (1759) простейшие были отнесены к одному роду — *Chaos* — класса червей. Толь-

ко в XIX в. Келликер и Зибольд их выделили в самостоятельный тип (1845). На Международном конгрессе протозоологов в 1977 г. была принята новая система простейших, отразившая последние достижения науки. Согласно новым принципам, опубликованным в 1980 г. (Левайн и др.), простейшие объединены в подцарство одноклеточных и подразделены на семь типов.

Общая характеристика простейших. Простейшие широко распространены в различных средах. Большинство простейших — обитатели морей и пресных вод. Некоторые виды обитают во влажной почве. Множество простейших паразитируют в других организмах. Экологическая радиация простейших отражена на рисунке 15.

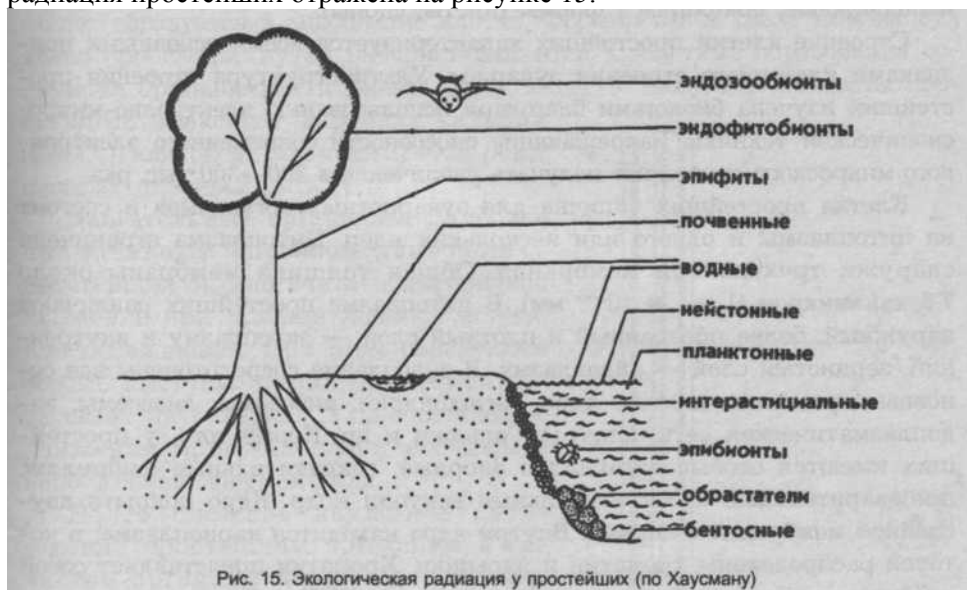


Рис. 15. Экологическая радиация у простейших (по Хаусману)

Большинство простейших — мелкие организмы. Их средние размеры измеряются несколькими десятками микрометров (1 мкм равен 0,001 мм). Самые мелкие простейшие — внутриклеточные паразиты достигают всего 2—4 мкм, а длина самых крупных видов, например некоторых грегаринов, может достигать 1000 мкм. Ископаемые раковинные корненожки, например нуммулиты, в диаметре достигали 5—6 см и более.

Форма тела простейших чрезвычайно разнообразна. Среди них имеются виды с непостоянной формой тела, как амёбы. Разнообразны типы симметрии у простейших. Широко распространены формы с радиальной симметрией: радиолярии, солнечники. Это в основном плавающие планктонные простейшие. Двусторонняя симметрия наблюдается у некоторых

жгутиковых, фораминифер, радиолярий. Поступательно-вращательная симметрия характерна для фораминифер со спиральнозакрученной раковинной. У некоторых видов наблюдается метамерия — повторяемость структур по продольной оси. Разнообразны жизненные формы простейших, или морфоадаптивные типы. Наиболее широко распространенными формами являются: *амебоидные*, которые ведут ползающий образ жизни на различных субстратах в воде или в жидкой среде в теле хозяина; раковинные — малоподвижные бентосные формы; активно плавающие *жгутиконосцы* и *ресничные*; парящие в составе планктона *радиальные*, или *лучистые*, формы; сидячие — *стебельчатые*; узкотелые или плоскотелые скважники субстратов — *интерстициалы*, а также округлые неподвижные, *покоящиеся* формы (цисты, споры).

Строение клетки простейших характеризуется всеми основными признаками клеточного строения эукариот. Ультраструктура строения простейших изучена биологами благодаря использованию электронно-микроскопической техники. Разрешающие способности современного электронного микроскопа позволяют получать увеличение в 200—300 тыс. раз.

Клетка простейших типична для эукариотных организмов и состоит из цитоплазмы и одного или нескольких ядер. Цитоплазма ограничена снаружи трехслойной мембраной. Общая толщина мембраны около 7,5 нанометров ($1 \text{ нм} = 10^{-6} \text{ м}$). В цитоплазме простейших различают наружный, более прозрачный и плотный слой — эктоплазму и внутренний, зернистый слой — эндоплазму. В эндоплазме сосредоточены все основные органеллы клетки: ядро, митохондрии, рибосомы, лизосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи и др. Кроме того, у простейших имеются особые органеллы: опорные, сократительные фибриллы, пищеварительные и сократительные вакуоли и др. Ядро покрыто двухслойной мембраной с порами. Внутри ядра находится кариоплазма, в которой распределены хроматин и ядрышки. Хроматин представляет собой деспирализованные хромосомы, состоящие из ДНК и белков типа гистонов. Ядрышки подобны рибосомам и состоят из, РНК и белков. Ядра простейших разнообразны по составу, форме, размерам.

У простейших можно выделить особые функциональные комплексы органелл, которые соответствуют системам органов и тканей многоклеточных.

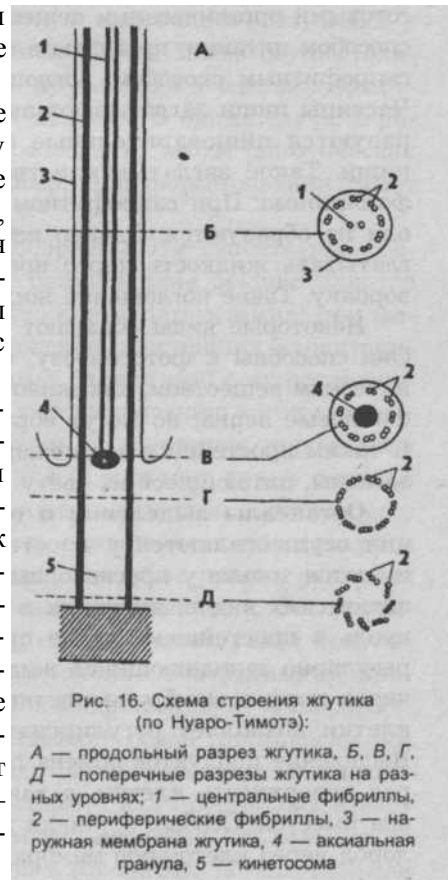
Покровные и опорные органеллы. Часть видов одноклеточных не обладает покровными и опорными структурами. Клетка таких простейших ограничена лишь мягкой цитоплазматической мембраной. Такие виды не имеют постоянной формы тела (амебы). У других видов имеется плотная эластичная оболочка — пелликула, образующаяся за счет уплотнения периферического слоя эктоплазмы и наличия в нем различных

опорных фибрилл. В этом случае простейшие обладают определенной формой тела (инфузории, эвглены) и вместе с тем они сохраняют гибкость и могут изгибаться при движении, частично сокращаться. Другие одноклеточные выделяют снаружи панцирь из чешуек, что препятствует изменению формы тела (диатомовые жгутиковые). Форму тела дополнительно могут поддерживать и другие опорные структуры — фибриллы, образующие, например у некоторых инфузорий, кортекс.

К опорным образованиям относится еще и скелет. Скелет простейших может быть наружным (раковина) или внутренним (скелетные капсулы, иглы). Раковина выделяется эктоплазмой клетки, и при этом образуется внеклеточное образование, имеющее защитную функцию. Внутренний скелет образуется в эндоплазме клетки. Формирование скелетных капсул и игл происходит путем биокристаллизации. Скелетные образования состоят из органических и минеральных веществ. Чаще всего скелеты простейших включают карбонат кальция (CaCO_3) или оксид кремния (SiO_2), реже сульфат стронция (SrSO_4).

Двигательные органеллы. Наиболее примитивным способом движения у простейших можно считать амeboидное движение при помощи ложных ножек, или псевдоподий. При этом образуются особые выступы клетки, в которые перетекает цитоплазма. Такие органеллы движения присущи одноклеточным с непостоянной формой тела.

Более сложное движение свойственно простейшим, имеющим в качестве органелл движения жгутики или реснички. Строение жгутика и ресничек сходно (рис. 16). Каждый жгутик снаружи покрыт трехслойной цитоплазматической мембраной. Внутри жгутика имеются фибриллы: две центральные и девять двойных периферических. Жгутик крепится в цитоплазме при помощи базального тельца — кинетосомы. Обычно жгутики производят вращающее движение, а реснички — гребное. Жгутики свойственны жгутиконосцам, а реснички — инфузориям.



Некоторые простейшие способны к быстрому сокращению тела за счет особых сократительных фибрилл — мионем. Например, сидячие инфузории — сувойки способны резко сокращать свой длинный стебелек и сворачивать его в спираль. Радиоларии способны то растягивать тело клетки на радиальных иглах, то сокращать его за счет сократительных волокон. Это обеспечивает им регуляцию свободного плавания в толще воды. При неблагоприятных условиях многие простейшие инцистируются, т.е. выделяют вокруг себя плотную оболочку и превращаются в цисту.

Среди простейших немало внутриклеточных паразитов, ведущих неподвижный образ жизни и не имеющих органелл движения.

Типы питания и трофические органеллы. По типу питания простейшие разнообразны. Среди них имеются автотрофы, способные к фотосинтезу. Это одноклеточные водоросли из жгутиковых. У них имеются в цитоплазме хлорофилловые зерна, или хроматофоры.

Большинство простейших гетеротрофы, питающиеся как животные, готовыми органическими веществами. Часть из них обладает голозойным способом питания, проглатывая твердые комочки пищи. Другие питаются сапрофитным способом, поглощая растворенные органические вещества. Частицы пищи заглатывают амебы, инфузории. У них в цитоплазме образуются пищеварительные вакуоли, где происходит переваривание пищи. Такое заглатывание твердой пищи клеткой получило название *фагоцитоза*. При сапрофитном способе питания пищеварительные вакуоли не образуются. Однако известно, что многие простейшие могут заглатывать жидкость через временное впячивание мембраны — особую воронку. Такое поглощение жидкости называется *пиноцитозом*.

Некоторые виды обладают смешанным типом питания (миксотрофы). Они способны к фотосинтезу, как растения, и к питанию готовым органическим веществом, как животные. У них имеются в цитоплазме хлорофилловые зерна, но могут образовываться и пищеварительные вакуоли. К таким простейшим со смешанным типом питания относятся, например, эвглены, питающиеся на свету как растения, а в темноте как животные.

Органеллы выделения и осморегуляции. Выделение и осморегуляция осуществляются у простейших сократительными вакуолями. Они имеются только у пресноводных форм и отсутствуют у морских и паразитических видов, живущих в изотонической среде. Сократительная вакуоль в простейшем случае представляет собой пузырек в цитоплазме, регулярно заполняющийся жидкостью, которая затем удаляется наружу через пору в мембране клетки. Постоянное удаление избытка воды из клетки позволяет регулировать осмотическое давление в цитоплазме. Выделение продуктов обмена происходит у большинства простейших через поверхность клетки, а также через сократительную вакуоль, если она имеется. Особых органелл дыхания у них нет, и они поглощают кислород через клеточную мембрану.

Ядерный аппарат состоит из одного или нескольких ядер. Ядра регулируют обменные процессы клеток простейших и обеспечивают размножение. Ядра простейших варьируют по форме, числу, плоидности, функциям. У некоторых многоядерных простейших различают два типа ядер: генеративные и вегетативные. Это явление получило название ядерного дуализма. Вегетативные ядра регулируют все жизненные процессы в клетке, а генеративные участвуют в половом процессе. Ядерный дуализм характерен для инфузорий, некоторых фораминифер. Ядра простейших могут быть гаплоидными на определенном этапе жизненного цикла, или диплоидными, или полиплоидными. Большинство простейших одноядерные (моноэнергидные). Виды, у которых много ядер, называют полиэнергидными.

При бесполом размножении простейших ядра делятся путем митоза. Ядра простейших, для которых известен половой процесс, претерпевают мейоз, или редукционное деление. В отличие от многоклеточных, мейоз у одноклеточных разнообразен. В примитивном случае мейоз осуществляется в процессе одного деления клетки, в других, как у высших животных, в результате двух последовательных делений. В одних случаях редукционное деление происходит после образования зиготы (зиготическая редукция), в других, как у многоклеточных, при формировании гамет (гаметическая редукция).

Типы размножения простейших разнообразны. Им свойственно бесполое и половое размножение. Бесполое размножение осуществляется путем деления клетки на две или множество клеток (агамогамия) при митотическом делении ядер. Половое размножение простейших характеризуется образованием половых клеток — гамет (гамогамия) с их последующим слиянием (копуляция), что приводит к формированию зиготы, из которой развивается новый дочерний организм. У некоторых простейших (инфузории) половой процесс — конъюгация происходит путем слияния не гамет, а слиянием генеративных ядер из разных клеток. При процессе копуляции сливающиеся гаметы могут быть одинаковыми по размеру и форме (изогамия) или разными (гетерогамия). В случае резких различий между гаметами, когда одна из гамет крупная, неподвижная, без жгутиков (оогамета), а другая мелких размеров, со жгутиками, такая копуляция получила название оогамии. При этом макрогамета (оогамета) приравнивается к яйцеклетке многоклеточных, а микрогамета — к спермию.

Жизненный цикл простейших представляет собой циклически повторяющийся отрезок развития вида между двумя одноименными фазами (например, от зиготы до зиготы). Жизненный цикл простейших может характеризоваться только бесполом типом размножения (от деления до деления), или только половым размножением (от зиготы до зиготы), или

чередованием полового и бесполого размножения (метегенез). В дальнейшем будут рассмотрены более подробно различные типы жизненных циклов простейших.

Классификация. Согласно современным концепциям, в протозоологии простейшие подразделены на семь типов:

Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)	— 25 тыс. видов
Тип Апикомплексы (Apicomplexa)	— 4800 видов
Тип Микроспоридии (Microspora)	— 800 видов
Тип Миксоспоридии (Myxozoa)	— 875 видов
Тип Инфузории (Ciliophora)	— 7500 видов
Тип Лабиринтулы (Labyrinthomorpha)	— 35 видов
Тип Асцетоспоровые (Ascetospora)	— 30 видов

В основу подразделения простейших на типы положены принципы строения их ядерного аппарата, органелл движения, ряда микроструктур, типов размножения и жизненных циклов.

Так, саркомастигофоры характеризуются наличием органелл движения: жгутиков и псевдоподий, ядрами одного типа (за редкими исключениями), половым процессом (если он имеется) по типу копуляции. Апикомплексы, как исключительно паразитическая группа простейших, обладают особым комплексом органелл на переднем (апикальном) конце молодых клеток для проникновения в клетку хозяина. У них отсутствуют органеллы движения, а жгутики имеются только у мужских гамет. У большинства наблюдается половой процесс — копуляция, и у многих образуются из зиготы ооциста со спорами, с молодыми паразитами — спорозитами.

Микроспоридии — внутриклеточные паразиты, образующие одноклеточные споры с амебоидным зародышем — споробластом и с одной полярной нитью, свернутой спирально внутри споры. При выстреливании полярной нити амебоидный зародыш по каналу нити попадает в клетку хозяина. Затем в зародыше происходит автогамия — слияние ядер.

Миксоспоридии — тканевые паразиты животных, имеющие форму плазмодия с множеством ядер. У них наблюдается ядерный дуализм. Они образуют многоклеточные споры с несколькими полярными капсулами, в каждой из которых находится свернутая спирально полярная нить, половой процесс — автогамия.

Инфузории передвигаются при помощи органелл движения — ресничек или их производных; обладают ядерным дуализмом и полиэнергидностью. Половой процесс осуществляется при помощи конъюгации.

Лабиринтулы обитают на водных морских растениях и представляют собой лабиринт цитоплазматических тяжей, по которым передвигаются веретеновидные клетки. Размножаются зооспорами со жгутиками.

Асцетоспоровые — паразиты с многоклеточными спорами с одним или несколькими споробластами, но без стрекательных капсул.

Сравнительная характеристика типов простейших приведена в таблице 1.

Таблица 1. Сравнительная характеристика типов простейших

Типы	Органеллы движения	Ядерный аппарат	Половой процесс	Споры	Образ жизни
Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)	Жгутики, псевдоподии	Одноядерные, многоядерные	Копуляция гамет	Нет	Свободноживущие
Апикомплексы (Apicomplexa)	Жгутиковые гаметы	Одноядерные, многоядерные	Копуляция гамет	Многоклеточные со спорозоитами	Паразиты
Микоспоридии (Muxozoa)	Нет	Многоядерные с дуализмом	Автогамия	Многоклеточные с полярными капсулами	Паразиты
Микроспоридии (Microspora)	Нет	Одноядерные	Автогамия	Одноклеточные с полярной нитью	Паразиты
Инфузории (Ciliophora)	Реснички	Многоядерные с дуализмом	Конъюгация	Нет	Свободноживущие, паразиты
Асцетоспоридии (Ascetospora)	Нет	Многоядерные без дуализма	Нет	Многоклеточные без полярных капсул	Паразиты
Лабиринтулы (Labyrinthomorpha)	Жгутиковые зооспоры	Многоядерные в многоклеточной структуре колоний	Нет	Нет	Свободноживущие

Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)

Этот тип объединяет амебоидных простейших — саркодовых и жгутиконосцев. Ранее эти группы резко противопоставлялись по органеллам движения. В настоящее время их объединили в один тип в связи с тем, что между саркодовыми и жгутиковыми имеются переходные формы, обладающие сразу двумя типами органелл (*Mastigamoeba*, рис. 17, с. 44). Кроме того, нередко наблюдается смена типов органелл в процессе жизненного цикла (гаметы со жгутиками, а взрослые формы — с псевдоподиями). У саркомастигофор может быть одно или несколько одинаковых ядер. Исключение составляют лишь некоторые многоядерные фораминиферы с разными ядрами. Половой процесс — копуляция, но большинство видов размножаются только бесполым путем.

Согласно современной системе, саркомастигофор подразделяют на три подтипа: подтип Жгутиковые (*Mastigophora*), подтип Опалины (*Opalinata*) и подтип Саркодовые (*Sarcodina*). Обзор подтипов начнем с жгутиконосцев, которые, несомненно, ближе стоят к предковым группам простейших. У жгутиковых наблюдается наивысшее разнообразие типов питания, органелл движения, типов оболочек и других особенностей. О первичности жгутиковых форм свидетельствует тот факт, что саркодовые, размножающиеся половым путем, обязательно проходят жгутиковую стадию — гамет. Кроме того, среди жгутиконосцев просматриваются переходные формы между одноклеточными растительными и животными жгутиконосцами. Все это дает основание начать обзор саркомастигофор со жгутиконосцев, лежащих в основе подцарства одноклеточных животных.

Подтип опалин с многочисленными мелкими жгутиками представляет собой уклонившуюся группу эндопаразитов, у которых в связи с крупными размерами развились полиэнергидность (много ядер) и многожгутиковость. Подтип саркодовых включает одноклеточных с псевдоподиями. Эта группа представляет собой преимущественно свободноживущих одноклеточных с голозойным способом питания, редко среди них встречаются паразиты. Гаметы со жгутиками.

Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora)

Жгутиконосцы — обширная и многообразная группа простейших, насчитывающая около 8 тыс. видов. Они обитают в морях, пресных водах, в почве, а также в организмах животных и растений. Среди жгутиконосцев немало опасных паразитов животных и человека. Значение их в природе чрезвычайно велико. Многие жгутиконосцы составляют основу

планктона в водоемах и играют важную роль в биогенном круговороте в биоценозах. Зеленые жгутиконосцы — продуценты органического вещества, а гетеротрофные виды, будучи консументами и редуцентами, участвуют в переработке и дальнейшей минерализации органики. Жгутиконосцы — важное звено в цепях питания водных экосистем и служат объектом питания для более крупных организмов. Некоторые виды жгутиконосцев являются полезными симбионтами животных.

Подтип жгутиконосцев характеризуется следующими морфофизиологическими особенностями:

1. Органеллами движения им служат жгутики — выросты цитоплазмы. Их может быть 1, 2, 4, 8 или множество.

2. В отличие от саркодовых, у жгутиконосцев имеется пелликула, или панцирь. Поэтому у большинства жгутиковых форма тела постоянная.

3. Жгутиконосцам свойственны разнообразные способы питания. Среди них имеются автотрофы, способные к фотосинтезу, гетеротрофы — с животным питанием, а также миксотрофы, сочетающие животный и растительный способы питания. По характеру питания жгутиконосцев подразделяют на два класса: Класс Растительные жгутиконосцы (*Phytomas tigophorea*) и Класс Животные жгутиконосцы (*Zoomastigophorea*).

4. Размножение чаще бесполое, путем продольного деления, реже наблюдается половое размножение (гамогамия) с образованием гамет и последующей копуляцией. Им свойственна зиготическая редукция хромосом.

Общая морфофизиологическая характеристика жгутиконосцев. Размеры жгутиконосцев варьируют от 1—2 мкм до нескольких миллиметров. Форма тела может быть овальной, веретеновидной, бутылковидной. Панцирные жгутиконосцы нередко бывают причудливой формы с отростками.

Клетка некоторых жгутиконосцев покрыта только мембраной, и они способны образовывать псевдоподии. Однако у большинства жгутиковых имеются пелликула, а у некоторых видов образуется панцирь, состоящий из клетчатки или из хитиноидного органического вещества. В ряде случаев жгутиконосцы выделяют пластинки из минеральных веществ на поверхность клетки.

Жгутиковый аппарат разнообразен по числу и форме жгутиков, а также их расположению. Жгутики могут иметь вспомогательные структуры. У некоторых видов жгутик тянется вдоль всего тела клетки, образуя ундулирующую мембрану. Движение жгутика обычно винтообразное, и тело клетки жгутиконосцев как бы ввинчивается в толщу жидкости, в которой они обитают.

Ультраструктура жгутика, по данным электронной микроскопии, довольно сложная (рис. 16). Жгутик состоит из наружной части — бича и базальной части — кинетосомы, находящейся в эктоплазме клетки. Снаружи жгутик покрыт трехслойной мембраной, а внутри его располагаются 11 фибрилл. В центре жгутика располагаются две центральные фибриллы, а по периферии размещаются девять фибрилл, каждая из которых состоит из двух спаянных микротрубочек. Центральные фибриллы выполняют опорную функцию, а периферические — локомоторную.

Кинетосома цилиндрической формы, покрыта мембраной. В кинетосоме имеется особая аксиальная гранула, к которой прикрепляются центральные фибриллы жгутика. Периферические девять фибрилл продолжают в кинетосому, только становятся более сложными и состоят уже не из двух, а из трех спаянных микротрубочек. Центральные фибриллы в кинетосоме ниже аксиальной гранулы отсутствуют. Рядом с кинетосомой (базальным тельцем) может располагаться особая органелла — кинетопласт, который по своей функции соответствует митохондрии и обеспечивает генерацию энергии жгутику. В состав кинетопласта входит дополнительно значительное количество ДНК. У части видов жгутиконосцев у основания жгутика может находиться еще и парабазальное тельце или блефаропласт, содержащий запас резервных веществ, расходуемых жгутиком при движении. По своему строению парабазальное тельце близко к аппарату Гольджи.

Внутри клетки жгутиконосцев имеется ядро, а также другие органеллы (рис. 18, с. 44). У зеленых жгутиконосцев в цитоплазме располагаются хроматофоры, содержащие хлорофилл. В результате происходящего фотосинтеза в клетке автотрофных жгутиконосцев накапливаются резервные питательные вещества: зерна парамила, близкого к крахмалу, капельки жироподобных веществ.

Гетеротрофные жгутиконосцы способны либо к голозойному питанию, заглатывая органические частицы пищи, либо к сапрофитному путем всасывания жидкой органической пищи всей поверхностью клетки. У основания жгутика у ряда видов имеется клеточный рот, а в цитоплазме образуются пищеварительные вакуоли.

У пресноводных жгутиконосцев часто имеется сократительная вакуоль, иногда с большим резервуаром, открывающимся наружу порой. Зеленые жгутиконосцы, как правило, имеют красный «глазок» — стигму, представляющую собой светочувствительную органеллу. У жгутиконосцев со стигмой хорошо выражен положительный фототаксис, т. е. проявляется избирательность к наиболее освещенным участкам водоема, где наиболее эффективно происходит фотосинтез.

Размножение. Большинство жгутиковых размножается бесполым способом, путем продольного деления клетки на две дочерние (рис. 19, с. 44). При этом ядро делится путем митоза. Делятся надвое базальные и парабазальные тельца, жгутик же переходит к одной из дочерних клеток, а у другой образуется заново.

У колониальных жгутиконосцев бесполое размножение колоний может происходить двумя способами. При монотомическом делении образующиеся дочерние клетки сразу вырастают до размеров материнских клеток. В делящейся колонии число клеток увеличивается, а затем она перешнуровывается надвое (*Synura*). При палинтомическом делении из каждой материнской клетки колонии путем многократного деления возникает новая дочерняя колония, состоящая из мелких клеток (*Pandorina*, *Volvox*). В дальнейшем каждая дочерняя колония растет и достигает размеров материнской колонии.

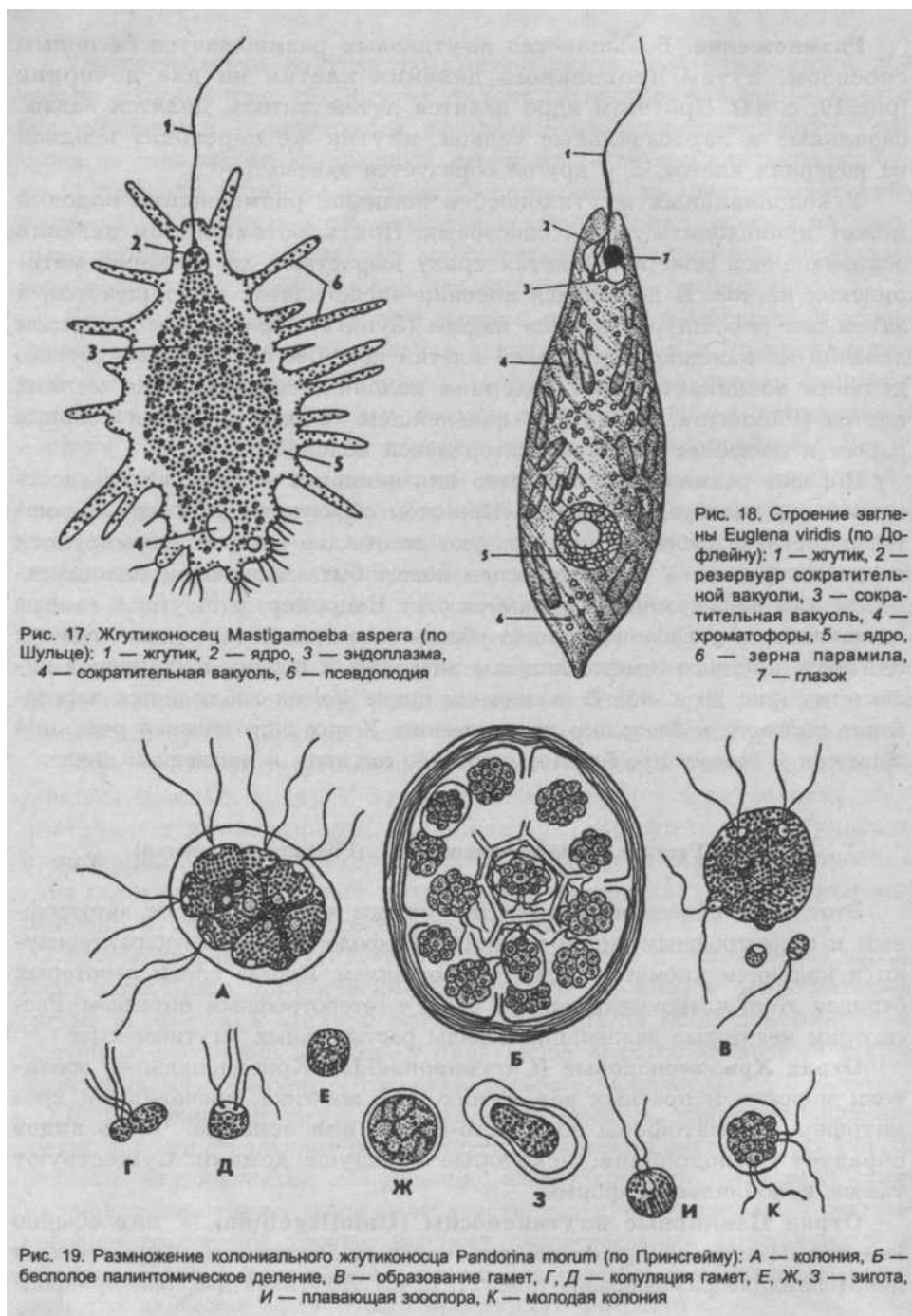
Половое размножение известно для немногих жгутиконосцев, в основном для растительных видов. При этом образуются жгутиковые гаметы, которые в последующем образуют зиготы, из которых формируются взрослые формы. У жгутиконосцев может быть изогамия (равногаметность) или анизогамия (разногаметность). Например, у *Polytoma* гаметы одинаковые, а у *Chlamidomonada* образуются мелкие и крупные гаметы. У *Volvox* крупные гаметы лишены жгутиков и потому напоминают яйцеклетку (рис. 20, с. 45). В жизненном цикле *Volvox* наблюдается чередование полового и бесполого размножения. У них зиготическая редукция хромосом и потому преобладает состояние гаплонта в жизненном цикле.

Класс Растительные жгутиконосцы (*Phytomastigophorea*)

Этот класс объединяет множество отрядов жгутиконосцев с автотрофным и миксотрофным типом питания. Морфологически они характеризуются наличием хроматофоров с хлорофиллом. Иногда среди некоторых отрядов этого класса встречаются виды с гетеротрофным питанием. Рассмотрим некоторые важнейшие отряды растительных жгутиконосцев.

Отряд Хризомонадовые (*Chrysomonadida*). Хризомонады — обитатели морских и пресных вод. У них 1—3 жгутика, дисковидный хроматофор. Хроматофоры золотисто-бурые или зеленые. Часть видов образует псевдоподии, некоторые образуют домики. Существуют также колониальные формы.

Отряд Панцирные жгутиконосцы (*Dinoflagellida*). У них обычно имеется панцирь из пластинок клетчатки (у *Peridinium*). Форма клеток динофлагеллят разнообразна (рис. 21, с. 45). Жгутиков два, они прикреп-



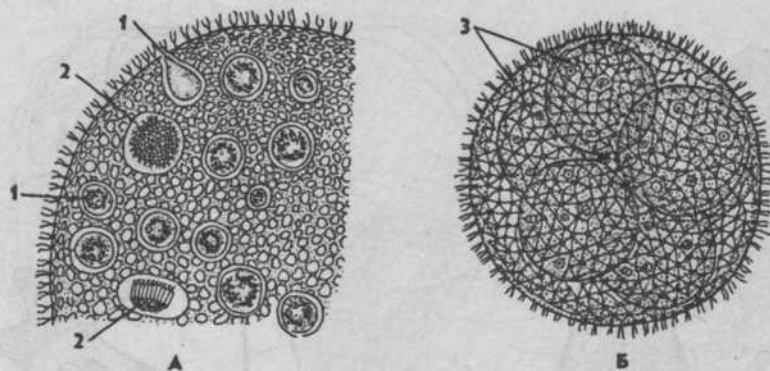


Рис. 20. Вольвокс: А — *Volvox globator* — участок колонии с половыми клетками (по Кону); Б — *Volvox aureus* — образование дочерних колоний (по Клейну); 1 — макрогаметы, 2 — микрогаметы, 3 — дочерние колонии

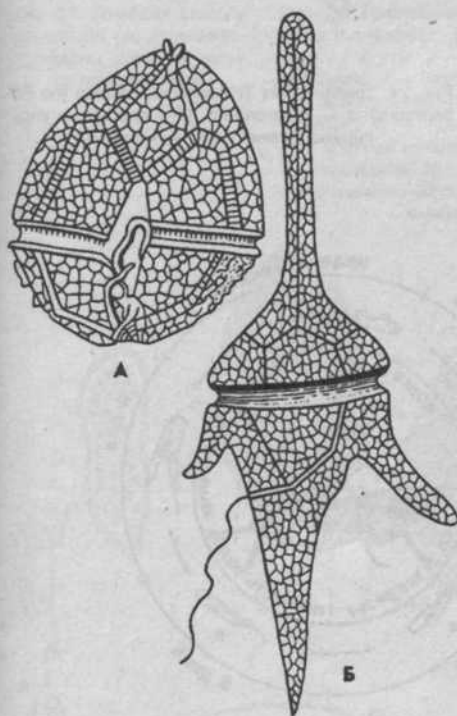


Рис. 21. Панцирные жгутиконосцы (по Рылову): А — *Peridinium*, Б — *Ceratium tripos*

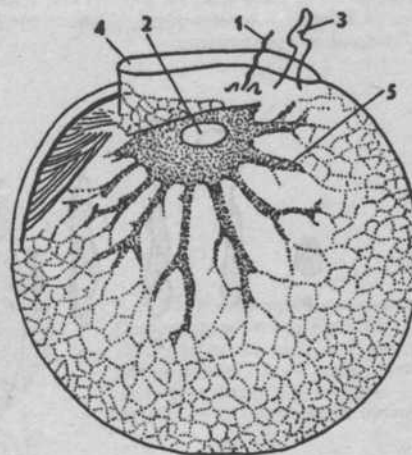


Рис. 22. Ночесветка *Noctiluca miliaris* (по Гессе): 1 — жгутик, 2 — ядро, 3 — щупальце, 4 — ротовая впадина, 5 — тяжи цитоплазмы

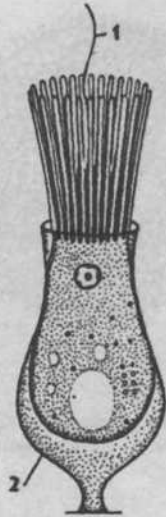


Рис. 23. Воротничковый жгутиконосец (по Хаусману): 1 — жгутик, 2 — домик

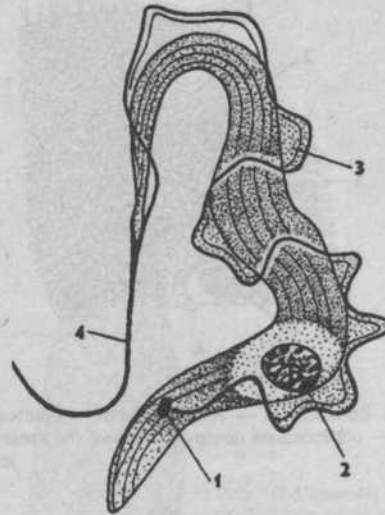


Рис. 24. Трипаносома *Trypanosoma vittatae* (по Робертсону): 1 — кинетопласт, 2 — ядро, 3 — ундулирующая мембрана, 4 — жгутик

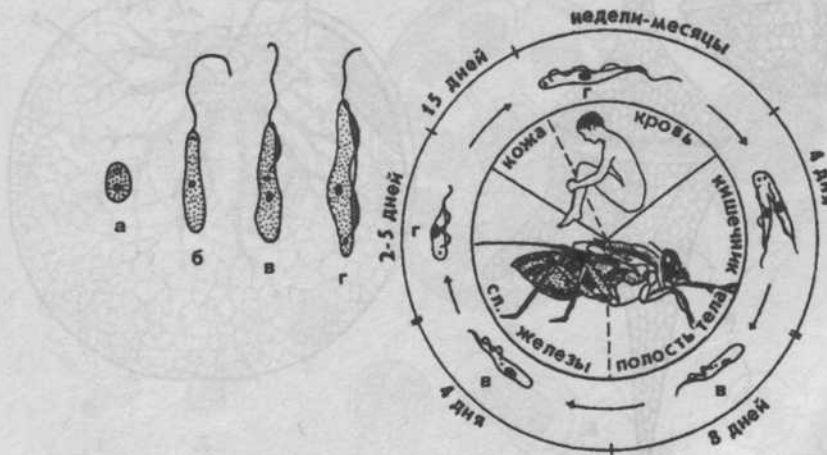


Рис. 25. Морфологические формы трипаносом и жизненный цикл *Trypanosoma rhodesiense* — возбудителя сонной болезни (по Хаусману): а — лейшманиальная форма, б — лептомонадная форма, в — критидиальная форма, г — трипаносомная форма; справа — цикл развития



Рис. 27. Лямблия *Giardia intestinalis* (по Родевальду): видны два ядра, четыре пары жгутиков.

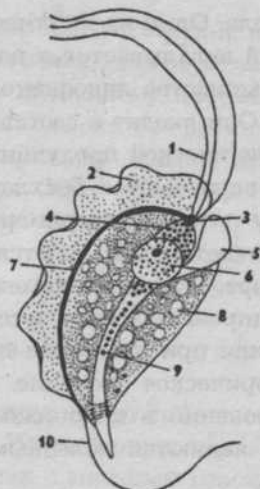


Рис. 28. Трихомонас *Trichomonas angusta* (по Кофонду и Свизи): 1 — передние жгуты, 2 — ундулирующая мембрана, 3 — базальные тела жгутиков, 4 — парабазальное тело (кинетоласт), 5 — цитостом, 6 — ядро, 7 — опорная фибрилла, 8 — вакуоли, 9 — аксостиль, 10 — задний жгутик — продолжение жгута ундулирующей мембраны

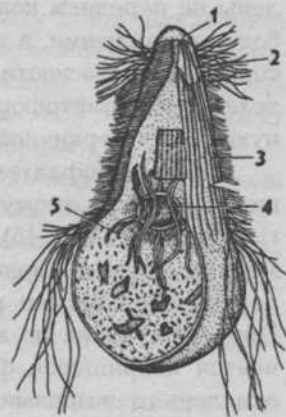


Рис. 29. Многожгутиковый жгутиконосец *Trichonympha* из кишечника термитов (из Хайман). Часть поверхности клетки не изображена, чтобы показать внутреннее строение трихонимфы: 1 — передний конец клетки, 2 — жгутики, 3 — опорные фибриллы, 4 — ядро, 5 — внутриклеточные органеллы

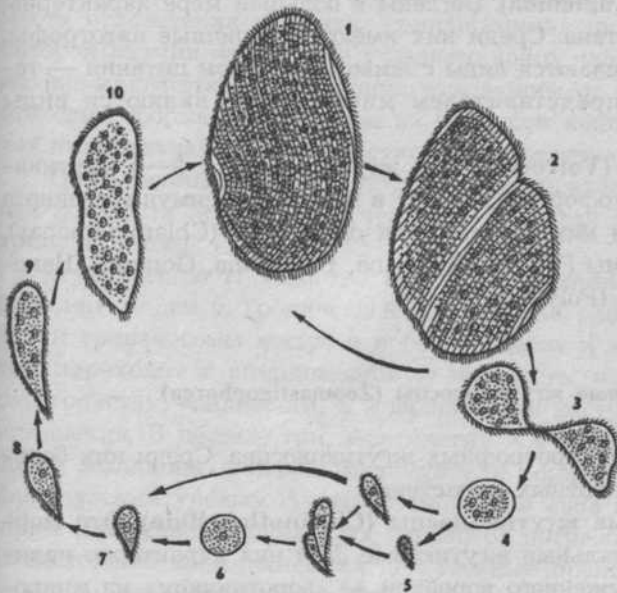


Рис. 30. Жизненный цикл опалины *Opalina gaganum* (по Натали): 1 — взрослая опалина, 2 — бесполое размножение, 3 — образование цист, 4 — циста, 5 — гаметы, 6 — зигота, 7—10 — развитие опалины

лены на переднем конце тела. Один из жгутиков загибается назад и свободен в движении, а другой вкладывается в поперечную борозду в экваториальной плоскости. Большинство динофлагеллят с буро-желтыми или зелеными хроматофорами. Они входят в состав планктона и играют важную роль в первичной биологической продукции.

Среди динофлагеллят встречаются бесхлорофильные формы, перешедшие к животному типу питания, например ночесветка (*Noctiluca mi-giabilis*, рис. 22, с. 45). Ночесветки встречаются в теплых морях. Например, их много в Черном море. У ночесветки округлое тело до 2 мм в поперечнике, жгутики редуцированы. Они способны светиться в темноте. При ударе весел по воде или при движении плавущего предмета начинается искрящееся фосфорическое свечение. Это явление объясняется окислением жировых включений в цитоплазме ночесветки. Некоторые панцирные жгутиконосцы являются полезными симбионтами радиолярий и коралловых полипов.

Отряд Примнезиидовые (Prymnesiida, Haptomonadida). Имеют два жгутика и спиральный придаток — гаптонему. К этому отряду относят группу жгутиконосцев — кокколитофорид. Это мелкие планктонные жгутиконосцы с известковым панцирем. Отмирая, они падают на дно и вместе с раковинами фораминифер образуют меловые отложения. Их панцири (коккосферы) входят в состав мела и различных известняков, мергелей.

Отряд Эвгленовые (Euglenida). Эвглены в большей мере характерны для пресноводного планктона. Среди них имеются типичные автотрофы, миксотрофы и реже встречаются виды с животным типом питания — гетеротрофы. Типичным представителем миксотрофов являются виды рода *Euglena*.

Отряд Вольвоксовые (Volvocida). Это жгутиконосцы с 2—4 жгутиками и чашевидным хроматофором. Обитают в морях и преимущественно в пресных водоемах. Среди них имеются как одиночные (*Chlamidomonas*), так и колониальные формы (*Volvox*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Gonium*). Некоторые виды гетеротрофы (*Polytoma*).

Класс Животные жгутиконосцы (Zoomastigophorea)

Этот класс включает гетеротрофных жгутиконосцев. Среди них большинство — паразиты животных и растений.

Отряд Воротничковые жгутиконосцы (Choanoflagellida). Это морские одиночные и колониальные жгутиковые. Для них характерно наличие одного жгутика, окруженного воронкой — «воротничком» из микро-

ворсинок (рис. 23, с. 46). Это приспособление к захвату пищи. Движением жгутика жгутиконосец загоняет пищевые частицы в воротничок, которые затем погружаются в цитоплазму клетки, где перевариваются в пищеварительных вакуолях. Колонии воротничковых жгутиковых могут быть шаровидными или прикрепленными древовидными.

Отряд Кинетопластиды (Kinetoplastida). Кинетопластиды — в своем большинстве эндопаразиты животных, реже встречаются свободноживущие виды и паразиты растений. Им свойственно наличие кинетопласта, находящегося у основания кинетосомы жгутика. Кинетопласт значительно крупнее кинетосомы и хорошо заметен под световым микроскопом. Жгутиков один, реже два. Нередко жгутик образует ундулирующую мембрану.

К числу свободноживущих кинетопластид относят водные виды рода *Bodo* с двумя жгутиками. На растениях паразитируют виды рода *Leptomonas*, обитающие в сосудах с млечным соком. Лептомонасы продолговатой формы со жгутиком на переднем конце клетки.

Опасными паразитами человека и животных являются виды трипаносом (*Trypanosoma*). Их тело лентовидное с одним жгутиком, отходящим от заднего конца тела (рис. 24, с. 46). Жгутик направлен свободным концом вперед и прикреплен вдоль продольной оси клетки при помощи цитоплазматической ундулирующей мембраны. На переднем конце клетки жгутик свободен. Трипаносомные жгутиконосцы могут изменять форму в процессе жизненного цикла. Формы обозначаются в зависимости от места отхождения жгутика: трипаносомная форма (трипомастигота), у которой жгутик начинается у заднего конца клетки; критидиальная форма (эпимастигота) со жгутиком, отходящим от середины клетки; лептомонадная форма со жгутиком на переднем конце клетки (промастигота); лейшманиальная форма (амастигота) без жгутика (рис. 25, с. 46).

Трипаносомы паразитируют главным образом в крови и спинномозговой жидкости животных и человека, вызывая тяжелые заболевания — трипаномозы.

Trypanosoma rhodesiense и *T. brucei gambiense* вызывают «сонную болезнь» людей в Тропической Африке. На ранних фазах развития болезни трипаносомы живут в крови человека и вызывают лихорадку, затем переходят в спинномозговую жидкость, что приводит к нервному расстройству, сонливости, а в дальнейшем наступает смерть больного от истощения. В первые три десятилетия XX в. от сонной болезни погибло более миллиона человек. Возбудители сонной болезни были открыты французским ученым Луисом Самбоном в 1903 г. На обстоятельное изучение жизненного цикла этих паразитов потребовались еще долгие годы. В настоящее время имеются действенные препараты, подавляющие течение болезни уже на начальных этапах.

Переносчиком возбудителей сонной болезни является кровососущая муха цеце (*Glossina palpalis*) и некоторые другие виды этого рода. В кишечнике мухи цеце трипаносомы размножаются и накапливаются в слюнных железах и хоботке. Природным резервуаром трипаносом — возбудителей сонной болезни могут служить антилопы и некоторые другие животные, которые почти не страдают от этих паразитов, но являются их носителями. Муха цеце переносит паразитов от больных людей и зараженных животных к здоровым. Передача паразитов путем укуса кровососущими насекомыми называется инокуляцией. Сонная болезнь — очаговое трансмиссивное протозойное заболевание. Очаговость этого заболевания определяется ареалом распространения переносчика мухи цеце, обитающей только в Экваториальной Африке. Трансмиссивная передача паразитов осуществляется насекомым-переносчиком, который является и вторым хозяином.

Возбудители сонной болезни (*Trypanosoma brucei gambiense* и *T. rhodesiense*) в крови позвоночных животных и человека имеют трипаносомную форму (трипомастиготы) и размножаются продольным делением надвое, а их развитие в переносчике (мухе цеце) включает смену форм: трипаносомной (трипомастиготы) и критидиальной (эпимастиготы). Вначале трипаносомы типичной формы размножаются в средней кишке мухи, а затем мигрируют в ее слюнные железы, где превращаются в критидиальную форму. Последние размножаются и дают начало трипомастиготам, скапливающимся в слюнных протоках (рис. 25, с. 46).

В Америке трипаносома — *T. cruzi* вызывает болезнь Чагаса. Паразиты живут в крови человека, а затем проникают в клетки внутренних органов, где размножаются, превращаясь в амастиготы без жгутиков. В дальнейшем они проходят последовательные фазы эпимастигот и трипомастигот, которые снова попадают в кровяное русло. Переносчиком и вторым хозяином возбудителя болезни Чагаса являются кровососущие триатомовые клопы. Клопы при питании кровью больного человека заглатывают трипаносом, которые превращаются в эпимастиготы и размножаются в средней кишке насекомого. В задней кишке клопа паразиты превращаются в метациклических трипаносом, способных заразить человека. Трипаносомы выделяются с экскрементами клопа и могут попасть в ранку кожи человека.

Среди трипаносом имеется немало видов, вызывающих трипаносомозы домашних животных. Так, *T. brucei brucei* вызывает нагану — болезнь рогатого скота в Африке. Переносчиком этого возбудителя являются мухи цеце (*Glossina*). *T. evansi* — возбудитель сурры — болезни верблюдов в Южной Азии, Африке, которая передается кровососущими

двукрылыми — слепнями (род *Tabanus*). *T. equiperdum* вызывает случайную болезнь лошадей в Азии. Передача паразитов происходит без переносчиков при случке лошадей.

Опасными паразитами человека среди Kinetoplastida являются лейшмании (*Leishmania*), вызывающие лейшманиозы. Лейшмании — внутриклеточные паразиты, лишенные жгутика, однако в процессе развития они проходят жгутиковую стадию в кишечнике переносчиков-москитов.

Leishmania tropica вызывает кожный лейшманиоз — пендинскую язву (рис. 26). Это заболевание распространено в Средней Азии, Закавказье. Переносчиком лейшманиозов являются мелкие кровососущие двукрылые — москиты рода *Phlebotomus*, в желудке которых паразиты размножаются, образуя промастиготы.

Как доказал советский ученый Латышев, природным резервуаром кожного лейшманиоза могут быть различные грызуны, некоторые другие животные. Носителем кожного лейшманиоза чаще всего являются большие песчанки, живущие колониями. Поэтому для профилактики лейшманиоза проводится регулярное обследование колоний грызунов на зараженность лейшманиями. Санэпидстанциями проводится борьба с очагами лейшманиоза.

В Средней Азии, Индии и Индокитае распространен висцеральный лейшманиоз кала-азар, вызываемый *L. donovani*. Переносчиком возбудителей кала-азар являются также москиты, а природным резервуаром этого лейшманиоза в основном являются бродячие собаки. При укусе москитами в кровь человека попадают лейшмании со жгутиками, а затем они разносятся по кровеносным сосудам к внутренним органам (печень, селезенка), где паразитируют внутри клеток. После внедрения в клетки паразиты теряют жгутик и приобретают форму амасигоот. Пораженные органы увеличиваются, а человек без лечения погибает от лихорадки и общего истощения. В настоящее время существуют эффективные препараты для лечения лейшманиозов.

Сравнительная характеристика кинетопластид приведена в таблице 2.



Таблица 2. Кинетопластыды — паразиты человека

Вид паразита	Заболевание	Хозяин	Переносчик	Регион распространения
<i>Trypanosoma rhodesiense</i> , <i>T. brucei gambiense</i>	Сонная болезнь	Человек	Муха цеце (<i>Glossina palpalis</i>)	Восточная Африка
<i>T. cruzi</i>	Болезнь Чагаса	Человек, домашние животные	Клопы (<i>Triatoma</i> , <i>Rhodnius</i>)	Южная Америка
<i>T. brucei brucei</i>	Нагана	Лошади, жвачные	Мухи (<i>Glossina</i>)	Африка
<i>T. evansi</i>	Сурра	Лошади, жвачные, верблюды	Слепни (<i>Tabanus</i>)	Азия, Африка
<i>T. equiperdum</i>	Случная болезнь	Лошади	—	Средиземноморье, Азия, Африка
<i>Leishmania tropica</i>	Пендинка (кожный лейшманиоз)	Человек, грызуны	Москиты (<i>Phlebotomus</i>)	Средиземноморье, Средняя Азия
<i>L. donovani</i>	Кала-азар (висцеральный лейшманиоз)	Человек, собаки	Москиты (<i>Phlebotomus</i>)	Азия, Южная Америка

Отряд Дипломонады (Diplomonadida). Дипломонады имеют удвоенное строение и напоминают неразделенную до конца клетку. Это паразиты с несколькими жгутиками и опорным стержнем — аксостилем. У человека паразитируют виды родов *Lamblia*. Лямблии были детально описаны отечественным ученым Д. Ф. Лямблем, хотя ранее уже были известны. Существует около 40 видов лямблий.

Lamblia intestinalis паразитирует в кишечнике человека и вызывает болезнь — лямблиоз, сходный с колитом. Тело лямблий с двусторонней симметрией и напоминает по форме половину груши (рис. 27, с. 47). У них имеется с уплощенной стороны присоска, с помощью которой они прикрепляются к стенке кишечника человека. Заражение происходит цистами с потреблением загрязненной пищи или воды.

Отряд Трихомонадовые (Trichomonadida). Это эндопаразиты с 4—6 жгутиками, причем один из них рулевой и образует ундулирующую мембрану (рис. 28, с. 47). Внутри клетки имеется опорная органелла — аксостиль. Среди трихомонад имеются опасные паразиты человека.

Так, *Trichomonas hominis* вызывает хронические поносы, а *T. vaginalis* обитает в мочеполовых путях человека, вызывая трудноизлечимые заболевания, иногда называемые грибковыми. Сейчас имеются препараты против болезнетворных трихомонад.

Отряд Многожгутиковые (Hypermastigida). Гипермастигиды — обитатели кишечника насекомых — ксилофагов, питающихся древесиной. У них много жгутиков, образующих пучки, а внутри клетки имеются один или несколько опорных аксостилей (рис. 29, с. 47).

Представителями многожгутиковых из кишечника термитов могут служить *Calonympha grosi*, *Teratonympha mirabilis* и др. Они способны образовывать псевдоподии и заглатывать частицы древесины. Многожгутиковые — полезные симбионты термитов. Только жгутиконосцы выделяют фермент целлюлазу, переваривающий клетчатку, а термиты этого фермента не имеют. Без жгутиконосцев термиты не способны переваривать древесину. Некоторые многожгутиковые обитают в кишечнике тараканов.

Подтип Опалины (Opalinata)

К этому подтипу относятся полиэнергидные *Sarcomastigophora* с многочисленными ядрами и жгутиками. Они образуют один класс *Opalinatea*. Это крупные паразитические простейшие с плоским телом и многочисленными рядами жгутиков. Представителем этой группы простейших является Опалина лягушачья (*Opalina ranarum*).

Долгое время опалин относили к инфузориям в связи с тем, что многочисленные жгутики принимались за ресничный аппарат. Однако современные данные по организации и физиологии опалин опровергли предположение о их родстве с инфузориями. Расположение жгутиков у опалин не имеет ничего общего с ресничным аппаратом инфузорий. Ядра опалин одинаковые, в то время как у инфузорий наблюдается ядерный дуализм. Половой процесс у опалин — копуляция, а не конъюгация, как у инфузорий. Все это позволило выделить опалин как особую группу, близкую жгутиконосцам. Жизненный цикл *Opalina ranarum* показан на рисунке 30, с. 47. В кишечнике взрослой лягушки опалины размножаются путем простого продольного деления клетки с распределением ядер (плазмотомия). В период икрометания из кишечника лягушки выходят цисты опалин в воду, где заглатываются головастиками. В кишечнике головастика происходит половое размножение опалин. Гаметы многожгутиковые с одним ядром. Зиготы образуют цисты, которые снова выходят в воду. При повторном заглатывании цист головастиками из них формируются многоядерные опалины.

Подтип Саркодовые (Sarcodina)

Это простейшие без постоянной формы тела, так как покрыты лишь мембраной и не имеют уплотненных оболочек, но могут выделять раковину или внутренний скелет. Передвигаются при помощи псевдоподий или за счет циркуляции цитоплазмы. Жгутики могут присутствовать лишь на кратковременной стадии развития (гаметы, агаметы, зооспоры). Для большинства видов известно лишь бесполое размножение: простое деление надвое или множественное. Половой процесс известен для немногих и осуществляется путем копуляции жгутиковых или амeboидных гамет.

Большинство саркодовых — свободноживущие виды, которые обитают в морях, пресных водах, во влажной почве. Редко среди них встречаются паразиты животных и человека.

Классификация саркодовых недостаточно устоялась в протозоологии. Новейшая система саркодовых очень сложная (выделяют около 12 классов) и вызывает пока еще много возражений. Поэтому мы ограничимся обзором важнейших таксономических групп по общепринятой традиционной системе. Среди саркодовых четко выделяются три класса: класс Корненожки (Rhizopoda), класс Лучевики (Radiolaria) и класс Солнечники (Heliozoa). Они хорошо различаются по форме псевдоподий, по скелетным образованиям, жизненным циклам и экологическим особенностям.

Псевдоподии саркодовых могут быть лопастевидными (лобоподии), нитевидными (филоподии), ветвистыми (ризоподии) и лучеподобными с опорными микротрубочками (аксоподии) (рис. 31, с. 56).

Класс Корненожки (Rhizopoda)

Для корненожек характерны псевдоподии типа лобоподии или ризоподий, подобных ветвящимся корням растений. Отсюда возникло название класса — корненожки. У многих корненожек имеется скелет в форме раковины, органический или минеральный. Для большинства видов характерно только бесполое размножение, а у некоторых наблюдается чередование полового и бесполого размножения.

К классу корненожек (Rhizopoda) относятся отряды: отряд Амебы (Amoebina), отряд Раковинные амебы (Testacea), отряд Фораминиферы (Foraminifera).

Отряд Амебы (Amoebina). Амебы лишены скелета; ложноножки лобоподии, которые варьируют по форме у разных видов. Снаружи амебы покрыты эластичной мембраной — плазмолеммой. Амебы живут

воде или во влажной почве, где питаются одноклеточными водорослями, бактериями. Некоторые виды паразитируют у человека и животных.

Типичным представителем отряда являются пресноводная амeba — протей (*Amoeba proteus*, рис. 32, с. 56). Это довольно крупный вид амебы, размер которой достигает до 500 мкм. При движении амебы форма тела постоянно меняется, образуются новые псевдоподии. Внутри клетки имеются ядро, сократительная вакуоль и множество пищеварительных вакуолей. При движении амеба как бы обтекает пищевые частицы, которые оказываются внутри цитоплазмы. Цитоплазма выделяет вокруг пищевого комка пищеварительный сок. Так образуется пищеварительная вакуоль. После переваривания пищи из вакуоли удаляются неперева-ренные остатки через мембрану клетки. Заглатывание твердой пищи на-зывается фагоцитозом. Кроме фагоцитоза, амебе свойствен пиноцитоз — заглатывание жидкости. При этом образуются на поверхности клетки впячивания в форме трубочки, по которой поступает внутрь цитоплазмы капелька жидкости. Образующая вакуоль с жидкостью отшнуровывается от трубочки. После всасывания жидкости вакуоль исчезает. Процесс пи-ноцитоза можно изучать лишь при помощи электронной микроскопии.

Сократительная вакуоль обычно одна, реже две. Они поддерживают постоянство осмотического давления внутри клетки. У пресноводных простейших всегда существует разница в осмотическом давлении с ок-ружающей средой, поэтому в клетку постоянно проникает вода, избыток которой удаляется сократительными вакуолями. У морских и парази-тических амеб сократительных вакуолей нет.

Амебы при неблагоприятных условиях инцистируются. Они выделя-ют вокруг себя плотную оболочку и превращаются в покоящуюся фа-зу — цисту. Цисты переносят высыхание, действие низких и высоких температур. Они обеспечивают выживаемость вида, а также расселение. Цисты переносятся течением, а также ветром на большие расстояния. При благоприятных условиях амебы выходят из цист и снова ведут ак-тивный образ жизни.

Долгое время считали, что амебы размножаются только простым де-лением. И действительно, у большинства амеб путем митоза делится ядро, а затем материнская клетка делится на две или несколько дочер-них клеток. Но относительно недавно советским ученым Л. Н. Серавиным был открыт парасексуальный процесс у амеб, например у *Amoeba mari-па*, обитающей в море. Эта многоядерная амеба обычно размножается бесполом путем. При этом ядра митотически делятся, а потом распреде-ляются между двумя дочерними клетками. Суть парасексуального про-цесса заключается в том, что две амебы с полным набором ядер сливают-ся. При этом число ядер увеличивается в два раза. Затем эта особь де-лится на две со смешанным набором ядер. Таким образом, в результате

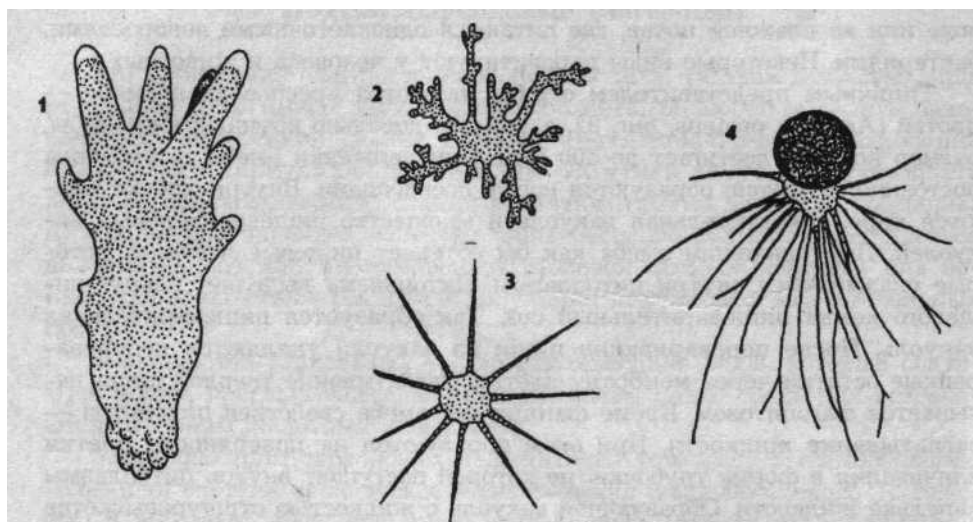


Рис. 31. Типы псевдоподий у саркодовых (по Хаусману): 1 — лобоподии, 2 — ризоподии, 3 — аксоподии, 4 — филоподии

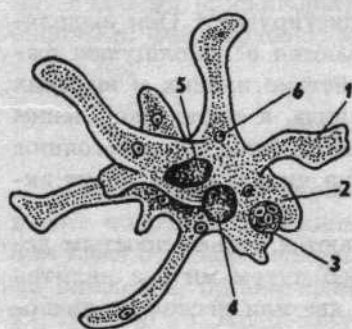


Рис. 32. Амеба *Amoeba proteus* (по Дюфлейну): 1 — эктоплазма, 2 — эндоплазма, 3 — заглатываемые пищевые частицы, 4 — сократительная вакуоль, 5 — ядро, 6 — пищеварительные вакуоли

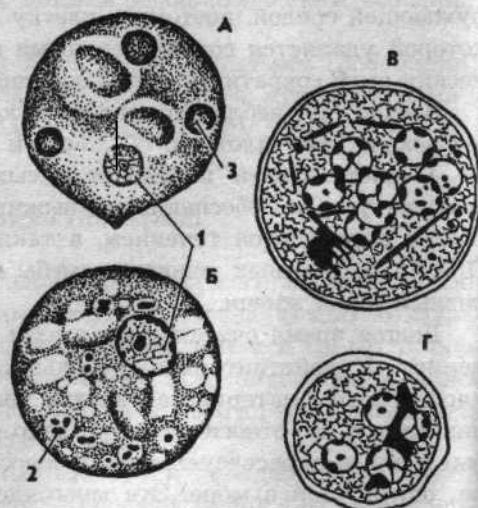


Рис. 33. Кишечные амебы (по Веньону и Кофиду): А — дизентерийная амеба *Entamoeba histolytica*, Б — кишечная амеба *Entamoeba coli*, В — циста кишечной амебы, Г — циста дизентерийной амебы; 1 — ядро, 2 — заглоченные бактерии, 3 — заглоченные эритроциты

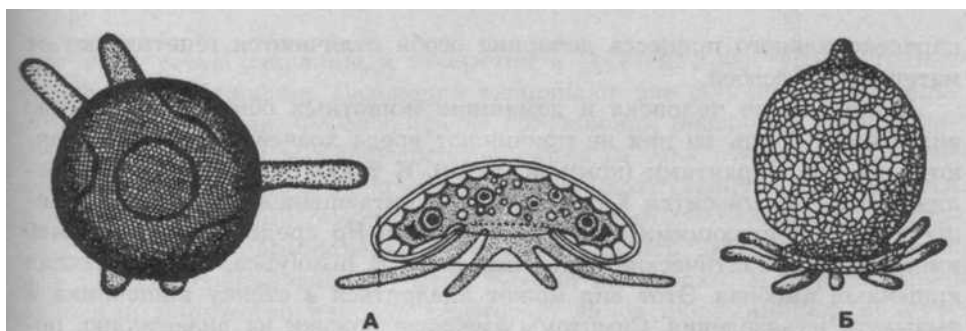


Рис. 34. Раковинные корненожки Testacea (по Хаусману): А — Arcella (вид сверху и сбоку), Б — Diffugia

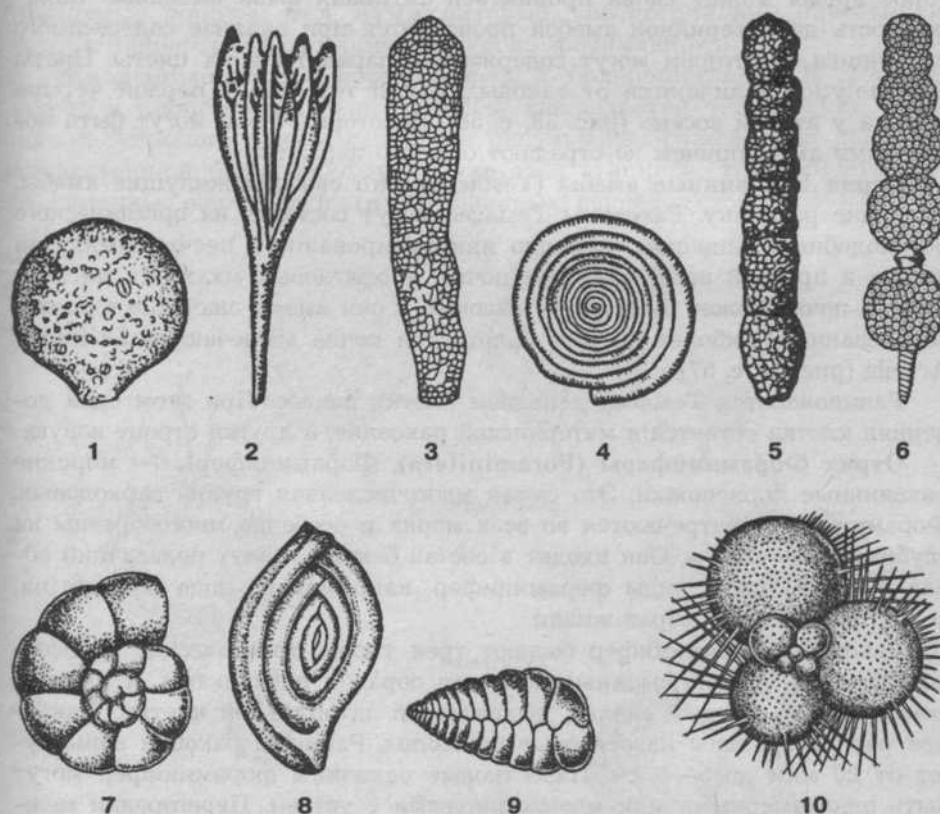


Рис. 35. Раковины фораминифер (из Кешмана, Дофлейна, Ланга): 1 — Saccamina sphaerica, 2 — Lagena plurigera, 3 — Hyperammina elongata, 4 — Ammodiscus incertus, 5 — Rheophax nodulosus, 6 — Nodosaria hispida, 7 — Discorbis vesicularis, 8 — Spiroloculina depressa, 9 — Taxularia sagittula, 10 — Globigerina sp.

парасексуального процесса дочерние особи отличаются генетически от материнских особей.

В кишечнике человека и домашних животных обитает множество видов амёб. Часть из них не причиняют вреда хозяевам, так как являются их квартирантами (комменсалами). К таким безвредным сожителям человека относится *Entamoeba coli*, питающаяся содержимым кишечника и обитающими в нем бактериями. Но среди кишечных амёб имеются и паразитические виды, например *E. histolytica*, возбуждающая кишечный амебиаз. Этот вид может внедряться в стенку кишечника и вызывать изъязвления. Симптомы амебиаза похожи на дизентерию, поэтому амёбу называют дизентерийной. Лечение амебиаза часто приводит заболевание к неактивной фазе, когда амёбы снижают темпы размножения и переходят к питанию содержимым кишечника. Через некоторое время может снова проявиться активная фаза амебиаза. Зараженность дизентерийной амёбой проверяется при анализе содержимого кишечника, в котором могут содержаться паразиты и их цисты. Цисты *E. histolytica* отличаются от таковых *E. coli* тем, что у первой четыре ядра, а у второй восемь (рис. 33, с. 56). Некоторые люди могут быть носителями амёб, причем не страдают от этого паразита.

Отряд Раковинные амёбы (Testacea). Это свободноживущие амёбы, имеющие раковину. Раковины Testacea могут состоять из органического рогоподобного вещества, нередко инкрустированного песчинками. Они живут в пресной воде, болотной почве, в сфагновых мхах. Их численность в почве может быть очень высокой, и они имеют значение в почвообразовании. Наиболее часто в болотистой почве встречаются *Diffugia*, *Arcella* (рис. 34, с. 57).

Размножаются Testacea делением клетки надвое. При этом одна дочерняя клетка остается в материнской раковине, а другая строит новую.

Отряд Фораминиферы (Foraminifera). Фораминиферы — морские раковинные корненожки. Это самая многочисленная группа саркодовых. Фораминиферы встречаются во всех морях и особенно многообразны на глубинах 100—200 м. Они входят в состав бентоса, ведут ползающий образ жизни. Редкие виды фораминифер, например из рода *Globegirina*, ведут планктонный образ жизни.

Раковины фораминифер бывают трех типов: *органические* из псевдохитина, *инкрустированные*, главным образом песчинками, и *известковые*. Это наружный скелет, выделяемый эктоплазмой клетки. Наиболее распространены известковые раковины. Размеры раковин варьируют от 20 мкм до 5—6 см. Известковые раковины фораминифер могут быть однокамерными или многокамерными с устьем. Перегородки между камерами пронизаны отверстиями, и цитоплазма клетки представляет единое целое. Стенки раковин могут быть прободенными отверстиями или непрободенными (рис. 35).

Через устье раковины и отверстия в ее стенке выступают тонкие ветвящиеся ризоподии. Ризоподии выполняют две функции: двигательную и захват пищи. Фораминиферы при помощи ризоподии прикрепляются к субстрату и медленно передвигаются на этих перетекающих тонких нитях, а также с их помощью захватывают пищу. Они питаются бактериями, мелкими простейшими и даже многоклеточными. В некоторых случаях фораминиферы могут переваривать пищу вне раковины при помощи соединяющихся между собой ризоподии. У фораминифер одно или множество ядер. У некоторых видов фораминифер присутствуют различные симбионты: бактерии и одноклеточные водоросли.

Фораминиферы многочисленны в морях и играют существенную роль в цепях питания, а также в аккумуляции извести из морской воды. Из раковин отмерших фораминифер образованы известковые осадочные породы: мел, нуммулитовые, глобигериновые известняки. В этом проявляется геологическая роль фораминифер.

Жизненные циклы фораминифер. У большинства видов фораминифер в процессе жизненного цикла наблюдается чередование полового и бесполого размножения. На рисунке изображен цикл развития однокамерной фораминиферы *Muxotheca arenilega*, который отражает типичные черты развития раковинных корненожек (рис. 36).

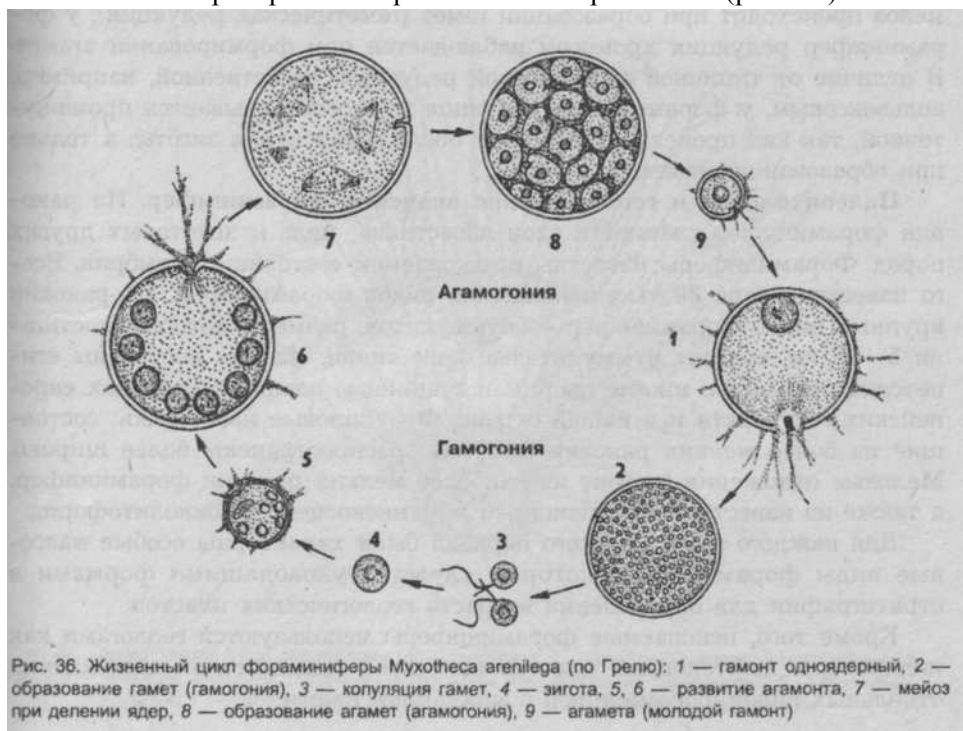


Рис. 36. Жизненный цикл фораминиферы *Muxotheca arenilega* (по Грелю): 1 — гамонт одноклеточный, 2 — образование гамет (гамогония), 3 — копуляция гамет, 4 — зигота, 5, 6 — развитие агамонта, 7 — мейоз при делении ядер, 8 — образование агамет (агамогония), 9 — агамета (молодой гамонт)

Бесполое поколение раковинных корненожек — *агамонты* путем множественного деления образуют дочерние клетки *агаметы*. Эти амебоидные клетки покидают опустевшую материнскую раковину, растут, выделяют вокруг себя новую раковину и дают начало другому поколению раковинных корненожек — *гамонтам*, размножающимся половым путем.

Гамонты претерпевают множественное деление (гамогонию), и при этом образуются мелкие клетки со жгутиками — *гаметы*. Гамет образуется при гамогонии значительно больше (сотни), чем число агамет при агамогонии (десятки). Гаметы выходят в воду, где происходит их копуляция. У большинства фораминифер наблюдается изогамная копуляция гамет, одинаковых по размерам и форме. Это наиболее примитивная форма полового процесса. Из зиготы формируются агамонты, выделяющие вокруг себя раковину.

Чередование полового и бесполого размножения в жизненном цикле видов получило название *метагенеза*.

В жизненном числе фораминифер происходит чередование гаплоидного и диплоидного поколений. Агамонты, развивающиеся из зиготы, диплоидны. В процессе агамогонии одно из первых делений ядра — мейоз. Таким образом, в отличие от многоклеточных животных, у которых мейоз происходит при образовании гамет (гаметическая редукция), у фораминифер редукция хромосом наблюдается при формировании агамет. В отличие от типичной зиготической редукции, свойственной, например, вольвоксовым, у фораминифер редукция хромосом называется промежуточной, так как происходит не сразу после образования зиготы, а только при образовании агамет.

Палеонтология и геологическое значение фораминифер. Из раковин фораминифер слагаются слои известняка, мела и некоторых других пород. Фораминиферы известны в ископаемом состоянии с кембрия. Всего известно около 30 тыс. ископаемых видов фораминифер. Из раковин крупных видов фораминифер — нуммулитов, размеры которых достигали 5—16 см, состоят нуммулитовые известняки. Из них построены египетские пирамиды, многие дворцы и старинные здания в столицах европейских государств и в нашей стране. Фузулиновые известняки, состоящие из более мелких раковин фузулин, распространены более широко. Меловые отложения состоят из наиболее мелких раковин фораминифер, а также из известняковых панцирей жгутиконосцев — кокколитофорид.

Для каждого геологического периода были характерны особые массовые виды фораминифер, которые служат руководящими формами в стратиграфии для определения возраста геологических пластов.

Кроме того, ископаемые фораминиферы используются геологами как индикаторы нефтеносных пластов на основе взаимосвязи нахождения отдельных видов фораминифер с залеганием нефти.

Класс Радиолярии, или Лучевики (Radiolaria)

Радиолярии — исключительно морские планктонные саркодовые. Известно 7—8 тыс. видов радиолярий. Еще больше видов известно в ископаемом состоянии. Большинство радиолярий обладают радиальной симметрией, что связано с приспособлениями к парению в толще воды. В отличие от фораминифер, у радиолярий скелет внутренний, выделяемый центральной цитоплазмой. Образуется центральная скелетная капсула и радиальные иглы. Скелет радиолярий состоит из сульфата стронция (SrSO_4) или из оксида кремния (SiO_2). Псевдоподии представлены тонкими радиальными нитями.

Цитоплазма подразделяется на внутрикапсулярную, содержащую одно или несколько ядер, и внекапсулярную, сильно вакуолизированную. Стенка центральной капсулы пронизана многочисленными порами, через которые проходят цитоплазматические нити, связывающие внутрикапсулярную и внекапсулярную цитоплазму (рис. 37).

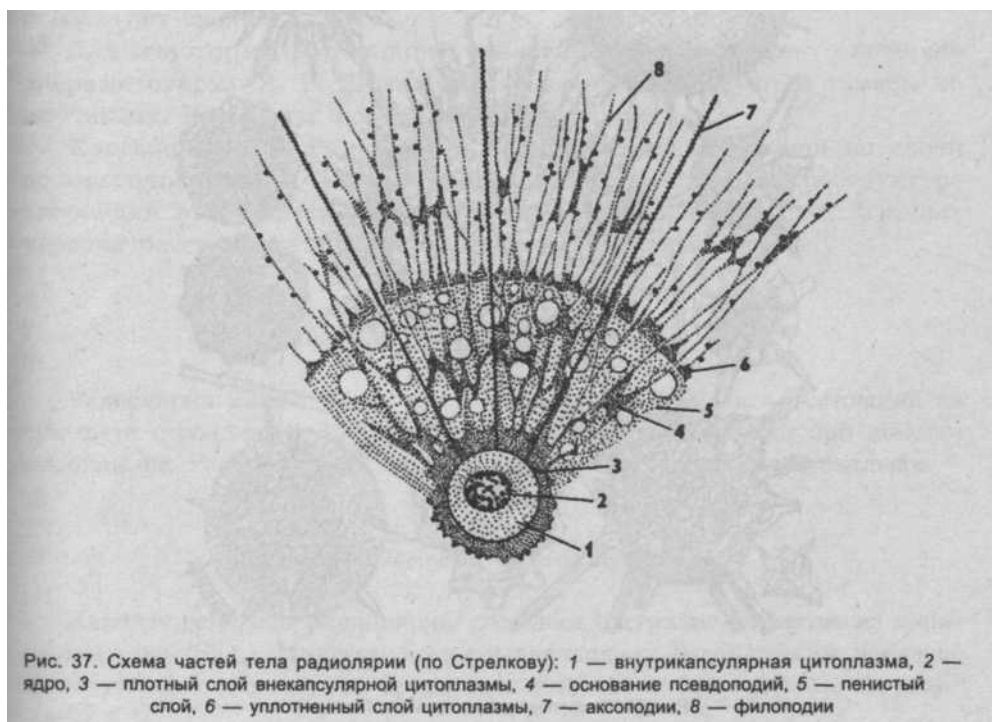


Рис. 37. Схема частей тела радиолярии (по Стрелкову): 1 — внутрикапсулярная цитоплазма, 2 — ядро, 3 — плотный слой внекапсулярной цитоплазмы, 4 — основание псевдоподий, 5 — пенистый слой, 6 — уплотненный слой цитоплазмы, 7 — акроподии, 8 — филоподии

Псевдоподии радиолярий могут быть нескольких типов. От внутри-капсулярной плазмы отходят лучевидные псевдоподии — аксоподии с осевыми микротрубочками внутри. Поверхностный слой цитоплазмы образует тонкие нитевидные псевдоподии — филоподии, иногда анастомозирующие друг с другом. Аксоподии увеличивают плавательную поверхность радиолярий, а филоподии в основном служат для улавливания пищевых частиц. Внутри цитоплазмы радиолярий нередко содержатся симбионты — одноклеточные водоросли, поглощающие углекислый газ. Радиолярии используют выделяемый водорослями кислород для дыхания и также частично их переваривают в пищеварительных вакуолях. Водоросли надежно защищены внутри клеток радиолярий.

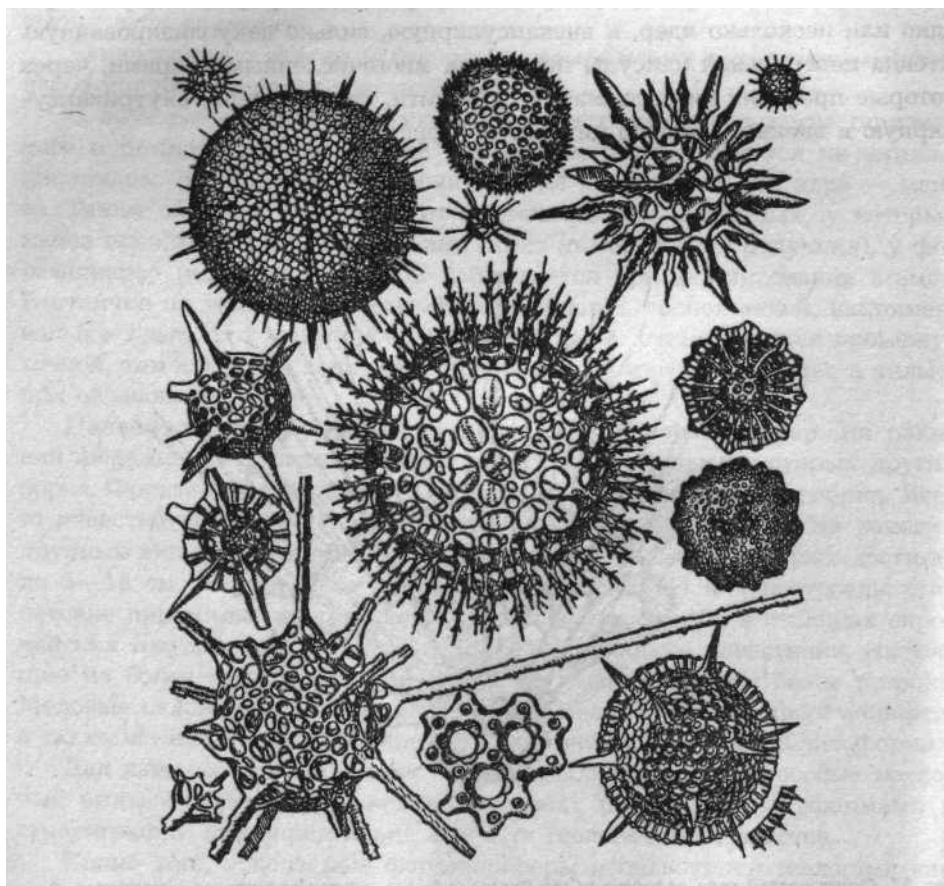


Рис. 38. Различные радиолярии (по Геккелю)

Скелет радиолярий нередко отличается большой сложностью и разнообразием (рис. 38). По причудливости форм радиоляриям нет равных среди живых существ. Их скелеты могут быть похожи на короны, кубки, ажурные шары. Однако вся эта сложность и красота форм скелета погружена в цитоплазму. Адаптивное значение скелета — прочность и поддержание формы тела в толще морской воды, в том числе и на больших глубинах. К скелетным иглам нередко прикрепляются сократительные волокна — миофриски. Их сокращение натягивает цитоплазму на радиальных лучах, увеличивая объем тела радиолярий и способствуя уменьшению удельного веса (рис. 39).

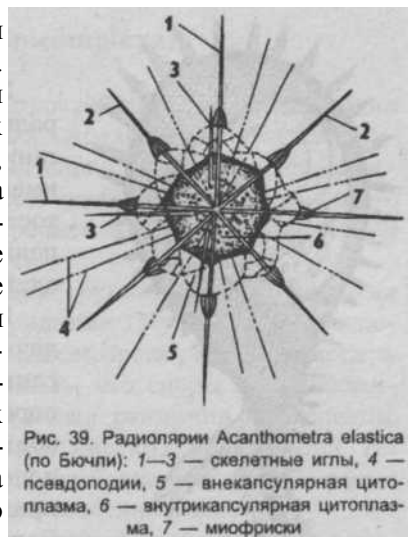


Рис. 39. Радиолярии *Acanthometra elastica* (по Бюкли): 1—3 — скелетные иглы, 4 — псевдоподии, 5 — внекапсулярная цитоплазма, 6 — внутрикапсулярная цитоплазма, 7 — миофриски

Размножение. Радиолярии размножаются либо путем простого деления с распределением скелетных элементов, либо путем образования мелких дочерних клеток — зооспор, которые затем вырастают и образуют скелет.

Для некоторых радиолярий известен половой процесс, который впервые открыт В. Т. Шевяковым. При этом образуются гаметы со жгутиками. Из зиготы формируется радиолярия.

Классификация. Радиолярии не представляют единой по своей организации группы. По составу и строению скелета, микроструктуре аксоподий выделяется несколько подклассов радиолярий, которых нередко рассматривают даже как самостоятельные классы.

Подкласс Акантарии (*Acantharea*)

Радиолярии имеют более простой скелет из 10—20 игл, состоящий из сульфата стронция (SrSO_4). Цитоплазма соединена с иглами при помощи миофрисков. Расположение микротрубочек в аксоподиях гексагональное.

Подкласс Полицистинеи (*Polycystinea*)

Характеризуются радиолярии сложным ажурным скелетом из оксида кремния (SiO_2). Микротрубочки в аксоподиях расположены в форме шестиугольной структуры. Среди них имеются и бесскелетные формы.

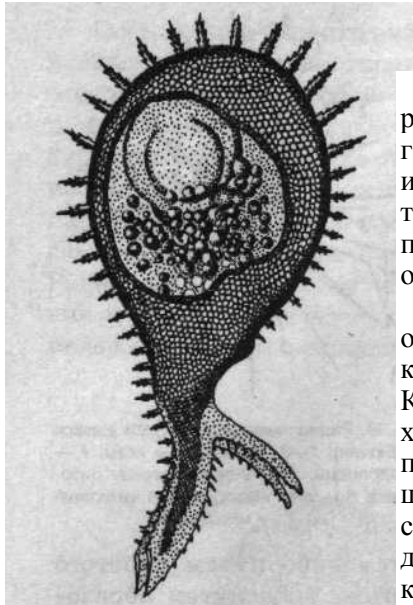


Рис. 40. Радиолярия из подкласса Phaeodaria (по Хаусману)

Подкласс Феодарии (Phaeodaria)

Это специализированные глубоководные радиолярии со скелетом из кремнезема с органическим материалом (рис. 40). В скелете имеются три отверстия: одно — как рот (цитостом), а из двух других выдвигаются аксоподии. В цитоплазме масса симбионтов — феодий, играющих роль в кремниевом обмене.

Палеонтология. Радиолярии образуют осадочные породы — радиоляриты: кремнистые глины, сланцы, трепел, яшмы. Кремниевые породы протозойного происхождения находят большое практическое применение. Трепел используется для шлифовки. Яшмы, опалы представляют собой полудрагоценные камни. Радиолярии — древняя группа простейших, известная с кембрия. Многие виды древних радиолярий используются в стратиграфии как руководящие

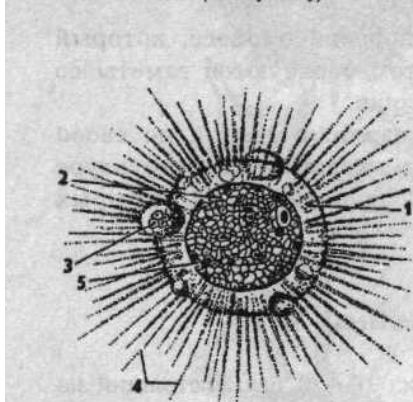


Рис. 41. Солнечник *Actinosphaerium eichhorni* (из Дофлейна): 1 — эктоплазма, 2 — эндоплазма, 3 — пища, 4 — аксоподии, 5 — ядро

Класс Солнечники (Heliozoa)

Солнечники — пресноводные и морские саркодовые с аксоподиями, образующими лучи, и подобны изображению солнца (рис. 41). Аксоподии с микротрубочками, расположенными по спиралям. Обычно скелет отсутствует, но у некоторых видов солнечных имеется сферический кремниевый скелет.

Размножаются солнечники путем простого деления или образования зооспор со жгутиками, которые потом приобретают амeboидную форму с последующим образованием скелета. Для некоторых видов известен половой процесс. В последнее

время солнечных нередко сближают с радиоляриями.

В пресных водах чаще всего встречаются солнечник (*Actinosphaerium eichhorni*), который питается жгутиконосцами, инфузориями и даже коловратками. Добыча ловится аксоподиями.

Тип Апикомплексы (Apicomplexa)

Это большая группа паразитических простейших, насчитывающая около 4800 видов. Среди них много опасных паразитов человека и животных. К апикомплексам относятся исключительно паразитические простейшие, в большинстве случаев образующие особую фазу развития — спору, которая служит для расселения паразита во внешней среде при переходе от одного хозяина к другому.

Ранее апикомплекс объединяли с другими группами паразитических простейших, образующих споры: микроспоридиями (Muxozoa), микроспоридиями (Microspora) и асцитоспоридиями (Ascetospora), которые теперь выделены в самостоятельные типы. Выяснилось, что споры всех указанных групп простейших имеют принципиальные различия в строении. Это пример конвергентного развития паразитических простейших. Но они существенно отличаются между собой по особенностям размножения и жизненного цикла и ряду морфологических особенностей.

Апикомплексы отличаются от свободноживущих простейших отсутствием органелл движения на протяжении большей части жизненного цикла. Только на фазе гамет у апикомплекс появляются жгутики.

По сравнению с паразитическими спорообразующими простейшими апикомплексы отличаются особым типом жизненного цикла, спецификой строения спор и особых ранних фаз — зоитов, осуществляющих внедрение паразита в клетку хозяина.

Для жизненного цикла большинства апикомплекс характерно чередование бесполого (агамогония) и полового (гамогония) размножения (рис. 42). Схема жизненного цикла складывается из следующих этапов.



Рис. 42. Схема жизненного цикла Апикомплекса (по Хаусману)

Множественное бесполое размножение паразитов на фазе агамонтов (шизогония) приводит к образованию мерозоитов — молодых фаз развития, поражающих новые клетки хозяина. Мерозоиты представляют особое поколение половых особей паразитов — гамонтов, размножающихся половым путем. В результате деления гамонтов формируются гаметы (гамогония), которые сливаются (копуляция) с образованием зиготы. Копуляция обычно гетерогамная или оогамная. Жгутик имеется только у микрогамет. В дальнейшем зигота претерпевает дополнительное множественное бесполое размножение с образованием спорозоитов (спорогония). При этом происходит зиготическая редукция хромосом.



Шизогония обеспечивает увеличение численности паразита внутри хозяина; гамогония и последующая спорогония способствуют увеличению числа паразитов на расселительной фазе развития (ооцисты со спорами). Ооцисты и споры покрыты плотными оболочками, защищающими клетки спорозоитов (спорозоиты) от внешних воздействий (рис. 43).

У некоторых спорозоитов наблюдается смена хозяев в жизненном цикле.

При помощи электронной микроскопии удалось выяснить, что молодые фазы развития апикомплекс — зоиты (мерозоиты, спорозоиты), выполняющие функцию проникновения в клетки хозяина, имеют сложное и специфическое для типа строение. Подобные фазы развития не имеют аналогов у других типов простейших. Зоиты обладают особым апикальным комплексом органелл на переднем конце клетки. Отсюда название типа — апикомплексы (Apicomplexa).

Зоит представляет узкую клетку с крупным ядром, покрытую трехмембранной пелликулой (рис. 44). Наружная мембрана непрерывная, а две внутренние прерываются на заостренном переднем конце клетки и в области микропоры. Под мембранами располагается слой продольных микротрубочек, образующих опорный остов клетки. На переднем, заднем концах клетки и в области микропоры этот слой микротрубочек не замкнут. Специфичен апикальный комплекс органелл проникновения. На переднем конце зоита располагается упругая спираль из фибрилл — коноид и два узких мешковидных образования — роптрии. В момент проникновения зоита в клетку хозяина коноид оказывает механическое воздействие на стенку клетки, а из роптрий изливается содержимое с растворяющим действием. Вокруг роптрий располагаются извивающиеся тяжи — микронемы, функция которых еще не выяснена. Предполагается,

что в них, как и в роптриях, вырабатываются вещества, способствующие проникновению зоита в клетку.

Итак, для апикомплекс характерно: отсутствие органелл движения, сложный жизненный цикл с чередованием агамогонии (шизогонии), гамогонии и спорогонии, наличие фаз проникновения в хозяина — зоитов и расселительных фаз — ооцист со спорами и спорозоитами. У отдельных споровиков имеются отклонения в сторону усложнения или упрощения жизненного цикла.

Классификация. Тип Апикомплексы (Apicomplexa) в настоящее время подразделяют на два класса: класс Перкинсеи (Perkinsea) со слабо выраженным апикальным комплексом и отсутствием полового процесса и класс Споровики (Sporozoea) — с совершенным апикальным комплексом и наличием полового процесса. Мы остановимся на изучении лишь основного центрального класса этого типа — споровиков, к которым относится множество опасных паразитов человека и животных.

Класс Споровики (Sporozoea)

Класс Споровики (Sporozoea) включает отряды: отряд Грегарины (Gregarinida), отряд кокцидии (Coccidia).

Отряд Грегарины (Gregarinida). Грегарины — паразиты беспозвоночных животных. Известно более 500 видов грегаринов. Среди них встречаются крупные виды размером до 16 мм и мелкие внутриклеточные паразиты (10—15 мкм).

В жизненном цикле грегаринов своеобразен процесс полового размножения, при котором два гамонта соединяются в сизигий, а затем покрываются общей оболочкой, образуя цисту. Бесполое размножение — шизогония может отсутствовать. К подклассу грегаринов относится несколько подотрядов, из которых мы познакомимся лишь с одним, наиболее многочисленным — собственно грегаринами (Eugregarinina).

Хозяевами грегаринов в основном являются насекомые, а также черви, реже водные моллюски, иглокожие.

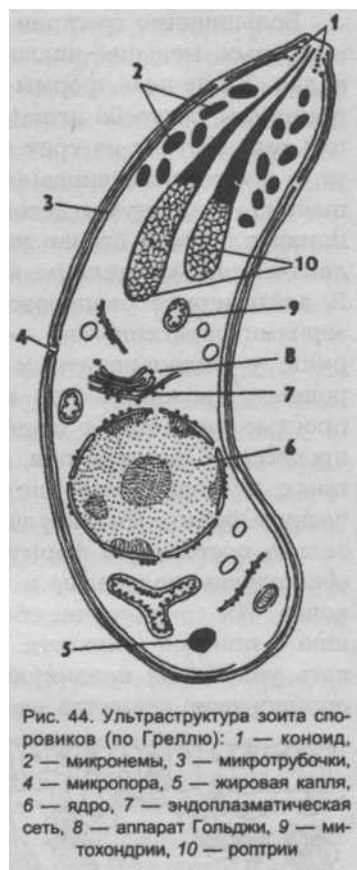


Рис. 44. Ультраструктура зоита споровиков (по Греллю): 1 — коноид, 2 — микрономы, 3 — микротрубочки, 4 — микропора, 5 — жировая капля, 6 — ядро, 7 — эндоплазматическая сеть, 8 — аппарат Гольджи, 9 — митохондрии, 10 — роптрии

Большинство грегариин — внутрикишечные паразиты беспозвоночных животных, меньшее число видов паразитируют в полости тела или в гонадах. Кишечные формы грегариин более сложны по строению. Так, у грегарины *Corycella armata* из кишечника жука-вертячки (*Gyrinus natator*) тело состоит из трех отделов: эпимерита, протомерита и дейтомерита, а у *Gregarina cuneata* из кишечника жука мучного хруща (*Tenebrio molitor*) — из двух отделов: прото- и дейтомерита. Эпимерит служит для прикрепления к стенке кишки и нередко снабжен крючьями. Прото- и дейтомерит разделены между собой слоем прозрачной эктоплазмы. В дейтомерите расположено ядро. Эндоплазма грегариин перегружена зернами парагликогена — запасного энергетического материала. Грегарины — эндопаразиты и характеризуются анаэробным, т. е. бескислородным, дыханием, при котором парагликоген расщепляется на более простые вещества с выделением энергии, необходимой для обменных процессов. Тело грегариин, обитающих в гонадах и других внутренних органах, не подразделяется на отделы и имеет червеобразную или сферическую форму. Пелликула грегариин плотная, что определяет их относительно постоянную форму тела. Под пелликулой у некоторых грегариин обнаружены кольцевые и продольные мионемы — сократительные волокна. Их сокращение обеспечивает способность к медленному движению в плотной жидкости. Движению грегариин может также способствовать ундуляция пелликулы. Питаются грегарины сапрофитно, впитывая органические вещества всей поверхностью клетки.



Рис. 45. Развитие грегарины (из Натали): 1 — эпимерит, 2 — протомерит, 3 — дейтомерит, 4 — спорозойт, 5—7 — выход спорозойтов из ооцисты и внедрение в клетки кишечника, 8 — развитие грегарины

Рассмотрим для примера жизненный цикл грегарины *Stylocephalus longicollis* из кишечника жука-чернотелки (рис. 45).

Перед размножением грегарины соединяются попарно в цепочку (сизигий). В дальнейшем они округляются и покрываются общей оболочкой — цистой. Ядро каждого партнера претерпевает многократное деление. Вокруг ядер обособляется цитоплазма и образуются гаметы. Гаметы партнеров могут быть одинаковыми или разными по размеру, т. е. наблюдается изо- или анизогамия. Микрогамета со жгутиком. Часть цитоплаз-

мы от грегариин остается в виде остаточного тела, которое в дальнейшем расходуется как питательный материал для развивающихся зигот. После копуляции гамет партнеров образуются зиготы, которые покрываются плотной оболочкой и формируются ооцисты. Цисты с ооцистами выходят из кишечника наружу. Их дальнейшее развитие происходит во внешней кислородной среде. Внутри ооцисты ядро зиготы несколько раз делится

и затем образуются узкие клетки — спорозоиты. Этот процесс размножения ооцисты получил название спорогонии. В процессе спорогонии происходит редукционное деление. После образования спорозоитов ооцисты становятся инвазийными, т. е. способными к заражению других особей жуков-чернотелок. Жуки вместе с пищей заглатывают ооцисты грегарины и заражаются паразитами. Под действием пищеварительных соков жука оболочка ооцисты растворяется и спорозоиты выходят в полость кишечника. Они внедряются в клетки кишечника и некоторое время развиваются внутриклеточно. При дальнейшем росте они разрывают клетку кишечника и вырастают в крупную грегарины — внутривентральную паразита с трехчленностью строения.

Таким образом, рассмотренный нами жизненный цикл грегарины характеризуется тем, что в теле хозяина происходит только половое размножение (гамогония), а в кислородной среде происходит спорогония — с образованием спорозоитов. Инвазия паразита — кишечная. Хозяин заражается грегариной при поедании цист с ооцистами и спорозоитами. У грегарины, как и у всех спорозоитов, в жизненном цикле доминирует фаза гаплонты. Диплонт является лишь зигота. Ее первое же деление — мейоз, и потому образующиеся молодые фазы спорозоитов — спорозоиты уже гаплоидны. Таким образом, грегарины — гаплонты с зиготической редукцией хромосом (рис. 46).

Отряд Кокцидии (Coccidia). Кокцидии — внутриклеточные паразиты, в основном позвоночных и редко беспозвоночных животных. Всего известно более 400 видов этого подкласса. Клетка кокцидии округлая, недифференцированная на отделы, как у грегарины. Это в основном очень мелкие формы, размеры которых достигают всего нескольких микрометров. Отряд включает несколько подотрядов: подотряд Эймериевые (Eimeriina), подотряд Кровяные спорозоиты (Haemosporina), подотряд Пироплазмы (Piroplasmata).

Подотряд Эймериевые (Eimeriina). Эймериевые паразитируют только у позвоночных животных, преимущественно у млекопитающих и птиц. Заболевания, вызываемые кокцидиями, называются кокцидиозами. Кокцидиозам подвержены главным образом молодые животные. От кокцидиоза наиболее часто страдают кролики, овцы, телята, куры. Кокцидии паразитируют в клетках стенок кишечника и вызывают кровавый понос, истощающий организм хозяина.

Рассмотрим жизненный цикл эймериевых кокцидий на примере *Eimeria magna* — возбудителя кокцидиоза у кроликов (рис. 47). Кролики заражаются кокцидиозом, проглотив вместе с пищей ооцисты *Eimeria magna*. В кишечнике из ооцист выходят спорозоиты, внедряющиеся в клетки стенки кишки. Питающаяся фаза кокцидии называется трофозоитом. Ядро трофозоита начинает многократно делиться и формируется многоядерная форма — шизонт (агамонт), приступающий к бесполому

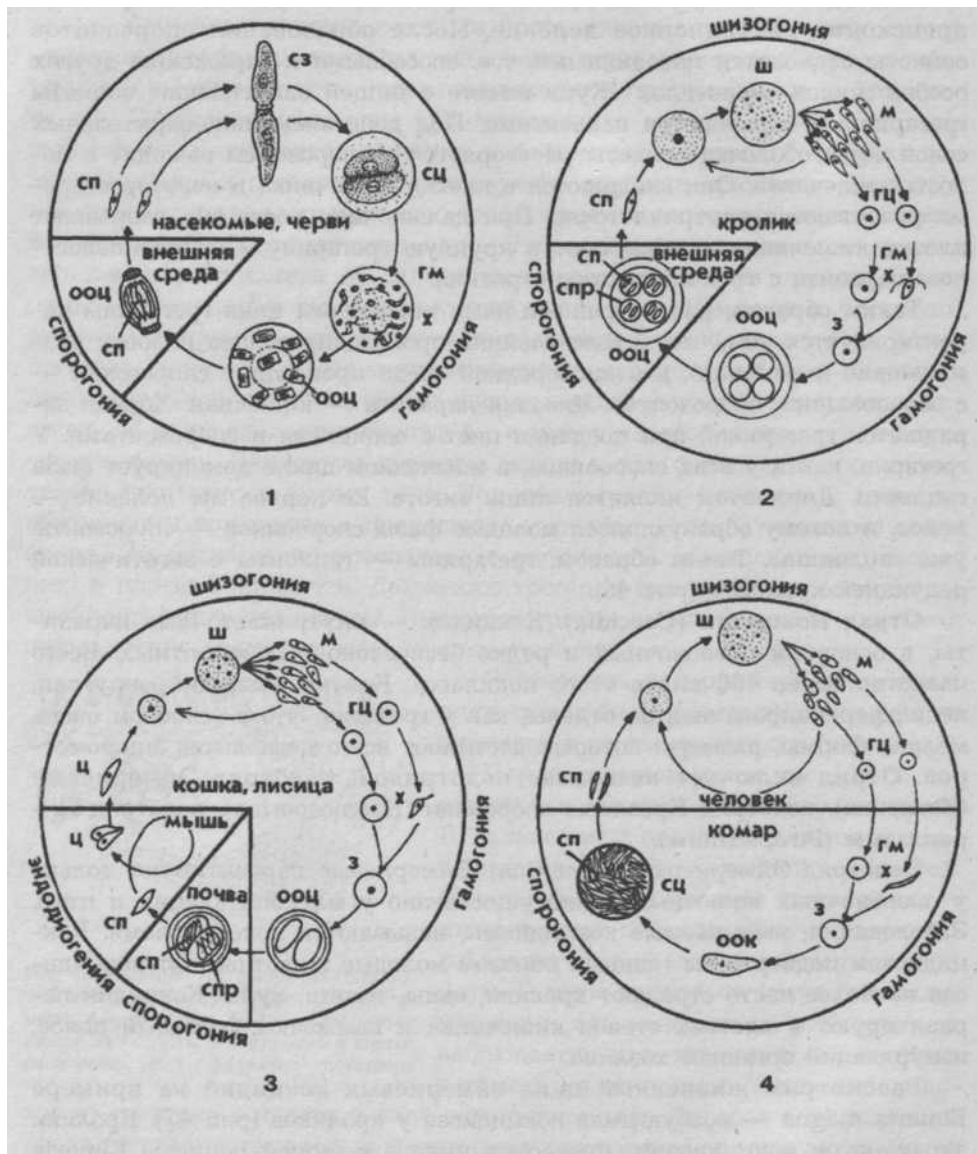


Рис. 46. Схемы жизненных циклов споровиков: 1 — грегарины, 2 — кокцидий, 3 — токсоплазмы, 4 — малярийного плазмодия. Обозначения: гм — гаметы, гц — гаметоциты, з — зигота, м — мерозоиты, ооц — ооциста, сз — сизигий, сл — спорозоит. спр — спора, сц — спорциста. ш — шизонт, ц — цистозоит

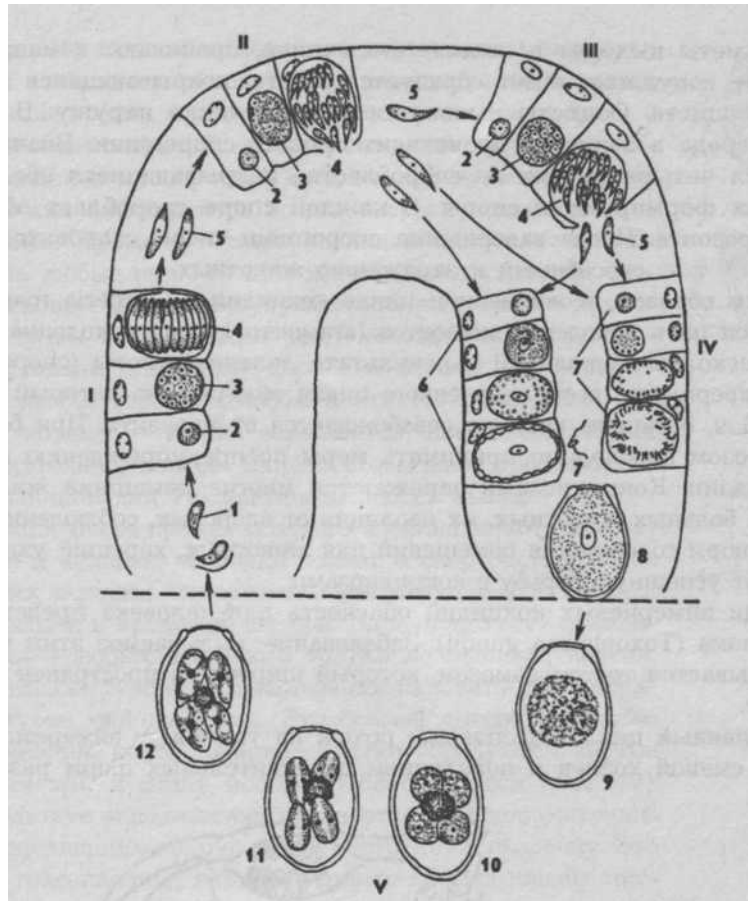


Рис. 47. Жизненный цикл кокцидий рода *Eimeria* (по схеме Хайсина): I — первое поколение шизогонии, II — второе поколение шизогонии, III — третье поколение шизогонии, IV — гамогония, V — спорогония; 1 — спорозоиты. 2 — одноклеточный шизоит, 3 — многоклеточный шизоит, 4 — образование мерозоитов, 5 — мерозоиты, 6 — развитие макрогамет, 7 — развитие микрогамет, 8 — ооциста, 9, 10 — образование споробластов (видно остаточное тело), 11 — образование спор, 12 — зрелая ооциста с четырьмя спорами, в каждой споре по два спорозоита

размножению, шизогонии (агамогонии). В результате шизогонии образуются десятки мелких узких клеток — мерозоитов. Пораженная клетка хозяина разрушается, и из нее мерозоиты выходят в полость кишечника. Они поражают здоровые клетки, и цикл шизогонии повторяется. У *Eimeria magna* наблюдается пять генераций мерозоитов. Последняя генерация мерозоитов преобразуется в клетках кишечника в гамонты. Одни гамонты (микрогамонты) образуют путем деления множество гамет со жгутиками (микрогамет). Другие — макрогамонты — не делятся, и каждый из них преобразуется в одну макрогамету, соответствующую яйцеклетке.

Микрогаметы выходят в полость кишечника, проникают к макрогамете. После копуляции гамет образуется зигота, покрываемая оболочкой — ооциста. Ооцисты выносятся из кишечника наружу. В кислородной среде в ооцистах происходит процесс спорогонии. Вначале образуются четыре клетки — споробласты, покрываемые оболочкой, и из них формируются споры. В каждой споре споробласт образует два спорозоида. После завершения спорогонии споры становятся инвазийными, т. е. способными к заражению животных.

Таким образом, в жизненном цикле кокцидий — *Eimeria magna* наблюдается пять поколений шизонтов (агамонтов), одно поколение гамонтов и несколько поколений в результате деления зиготы (спорогония). После завершения всего жизненного цикла эймерии, на который уходит 175—208 ч, организм кролика освобождается от паразита. При борьбе с кокцидиозом необходимо принимать меры по предупреждению повторной инвазии. Кокцидиозами заражаются многие домашние животные. Лечение больных животных, их изоляция от здоровых, соблюдение санитарных норм содержания помещений для животных, хороший уход обеспечивают успешную борьбу с кокцидиозами.

Среди эймериевых кокцидий опасность для человека представляет токсоплазма (*Toxoplasma gondii*). Заболевание, вызываемое этим паразитом, называется токсоплазмозом, который широко распространен по всему миру.

Жизненный цикл токсоплазмы похож на таковой у эймерии, но усложнен сменой хозяев и появлением дополнительных форм размноже-

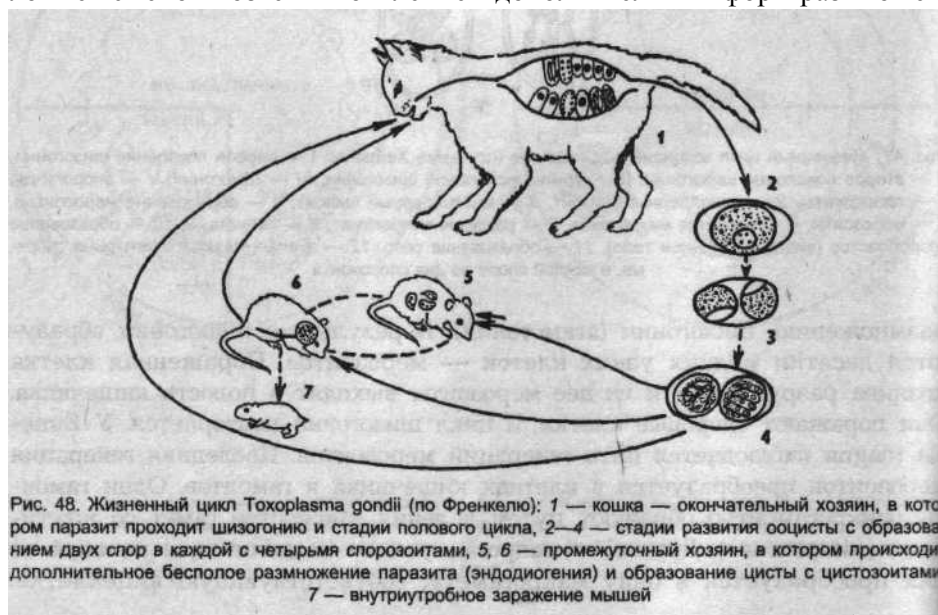


Рис. 48. Жизненный цикл *Toxoplasma gondii* (по Френкелю): 1 — кошка — окончательный хозяин, в котором паразит проходит шизогонию и стадии полового цикла, 2—4 — стадии развития ооцисты с образованием двух спор в каждой с четырьмя спорозоидами, 5, 6 — промежуточный хозяин, в котором происходит дополнительное бесполое размножение паразита (эндодигония) и образование цисты с цистозоидами, 7 — внутриутробное заражение мышей

ния (рис. 48). Основным хозяином токсоплазмы являются кошки, в кишечнике которых паразиты размножаются путем шизогонии, а затем половым путем (гамогония) с образованием ооцист. В дальнейшем ооцисты развиваются во внешней кислородной среде, и в результате спорогонии в них формируется по две споры с четырьмя спорозонтами. Промежуточным хозяином токсоплазмы могут быть любые виды птиц и млекопитающих, в том числе и человек. Заражение промежуточных хозяев происходит путем заглатывания цист токсоплазмы с загрязненной пищей или водой. Особенно опасны для заражения человека токсоплазмозом контакты с кошками. Основной хозяин — кошка заражается, поедая некоторых промежуточных хозяев. Наиболее обычным промежуточным хозяином для *Toxoplasma* являются мыши.

В кишечнике промежуточного хозяина, к которым относится и человек, оболочки ооцист и спор растворяются и из них выходят спорозонты, внедряющиеся в ткани и попадающие в кровяные сосуды. Паразиты могут локализоваться в любых органах, в том числе мышцах, печени, мозге, глазах. В местах локализации паразиты размножаются путем эндодиогонии. Это особый способ бесполого размножения, когда дочерние клетки образуются внутри материнской и лишь позднее обособляются (рис. 49). В результате эндодиогонии образуется скопление паразитов, выделяющих вокруг себя уплотненную оболочку. Это цисты токсоплазмы, внутри которых сосредоточены цистозонты серповидной формы.

Токсоплазма может через плаценту передаваться плоду млекопитающих и человека, что вызывает обычно гибель потомства (трансплацентарная инвазия).

Токсоплазмозы у человека могут протекать как в легкой форме и даже быть незамеченными, так и в тяжелой — с летальным исходом. Отмечено, что у людей, зараженных СПИДом, часто активизируется токсоплазмоз, нередко приводящий человека к гибели.

В борьбе с токсоплазмозом проводится обследование людей, проводится лечение больных и осуществляются профилактические мероприятия. Соблюдение санитарных норм, гигиена питания, осторожность по отношению к бродячим кошкам предохраняют человека от заражения токсоплазмозом.

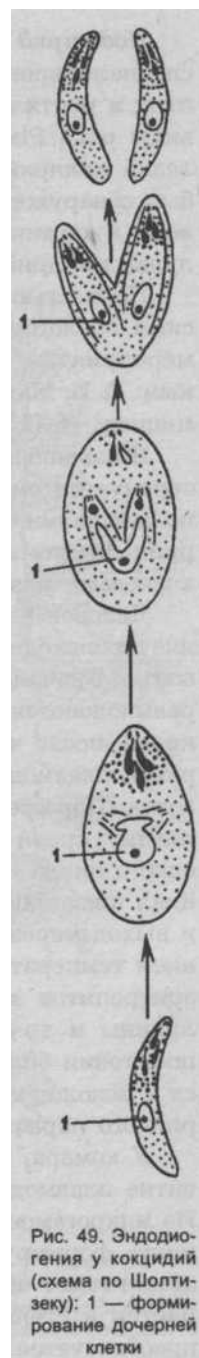


Рис. 49. Эндодиогония у кокцидий (схема по Шолтизеку): 1 — формирование дочерней клетки

Подотряд Кровяные споровики (*Haemosporina*). Кровяные споровики — специализированные внутриклеточные паразиты крови млекопитающих, птиц и рептилий. Эти паразиты поражают эритроциты крови. Некоторые виды рода *Plasmodium* паразитируют у человека, вызывая опасную болезнь малярию. Только в конце XIX в. французским врачом Лавераном был обнаружен ее возбудитель — малярийный плазмодий в крови человека, а англичанином Россом обнаружены цисты со спорозоитами из желудка малярийного комара.

Полностью жизненный цикл малярийного плазмодия описан итальянским зоологом Грасси. Приоритет в разработке противоэпидемических мероприятий по борьбе с малярией принадлежит отечественным ученым: Е. И. Марциновскому, Л. М. Исаеву, Е. Н. Павловскому, В. Н. Беклемишеву, Н. И. Латышеву.

Жизненный цикл малярийного плазмодия (*Plasmodium vivax*) характеризуется сменой хозяев и чередованием поколений с половым и бесполом размножением (рис. 50). Перенос паразита осуществляется малярийными комарами рода *Anopheles*, которые являются окончательными хозяевами плазмодия.

Человек — промежуточный хозяин малярийного плазмодия. Заражение происходит при укусе комара, в слюне которого содержатся спорозоиты. Вначале спорозоиты внедряются в паренхимные клетки печени и размножаются путем шизогонии. Так происходит накопление паразита в крови, после чего мерозоиты внедряются в эритроциты. В процессе развития плазмодий проходит фазу трофозойта, а затем многоядерного шизонта. Пораженные эритроциты разрушаются, и мерозоиты выходят в плазму крови и внедряются в другие эритроциты. Продолжительность одного цикла шизогонии видоспецифична. Так, у *P. vivax* и *P. falciparum* цикл шизогонии длится 48 ч, у *P. malariae* — 72 ч. Завершение шизогонии и выход мерозоитов из эритроцитов сопровождается у больного повышением температуры и лихорадкой. Это связано с тем, что из разрушенных эритроцитов в кровь поступают продукты диссимиляции паразита (меланины и др.), вызывающие интоксикацию. После нескольких циклов шизогонии болезненные явления прекращаются, а паразиты развиваются в покоящуюся фазу — гамонтов. Человек становится носителем малярийного паразита.

У комара, напившегося крови больного малярией, продолжается развитие плазмодия (гамонтов). В кишечнике комара происходит гамогония. Из микрогамонта образуются узкие мужские гаметы (4—8), а из макрогамонта формируется одна крупная макрогамета (яйцеклетка). После копуляции гамет образуется зигота — червеобразная оокинета, которая внедряется в стенку кишки. На внешней поверхности кишечника оокинета преобразуется в цисту, покрытую тонкой оболочкой. В цисте происходит

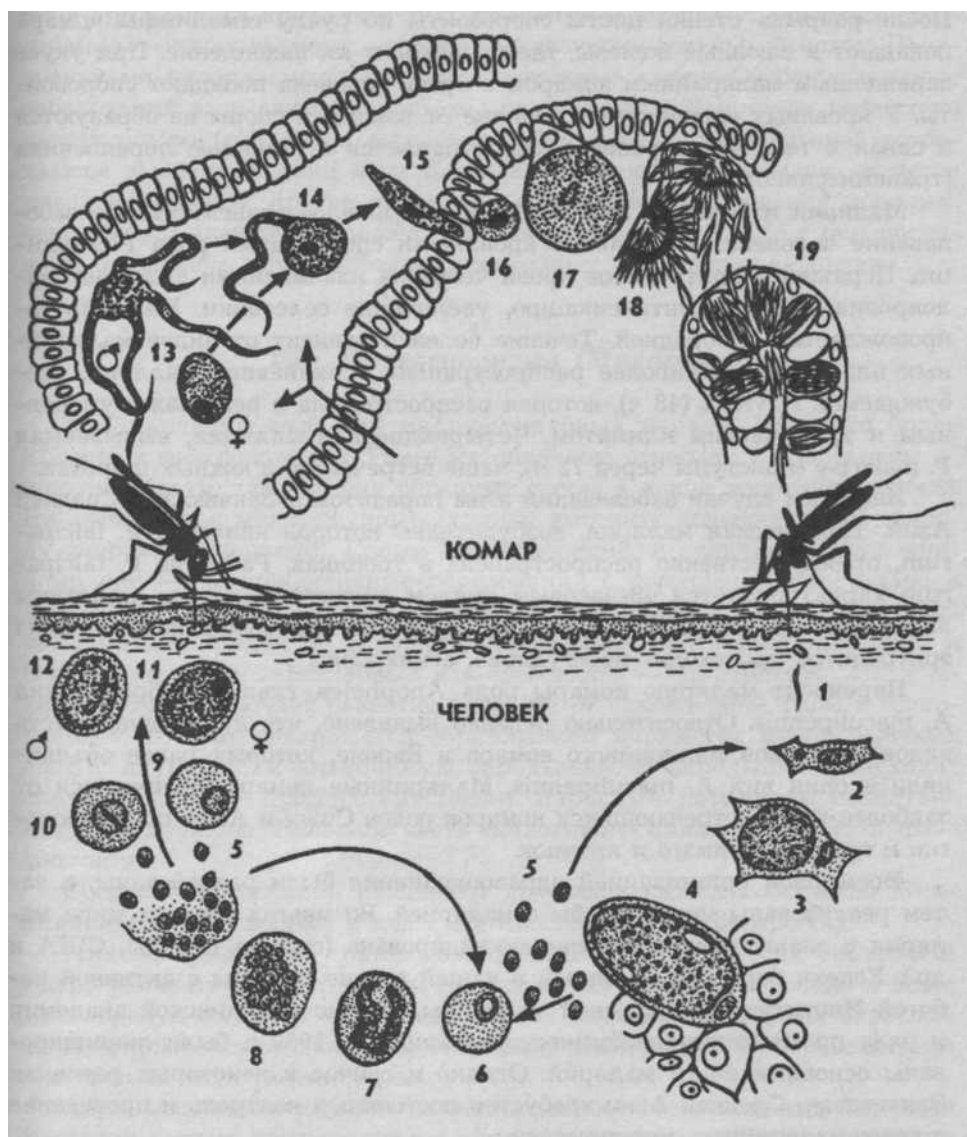


Рис. 50. Жизненный цикл малярийного плазмодия рода *Plasmodium* (по Хаусману): 1 — слооозоит, 2, 3 — рост шизонта (агамонта), 4 — шизогония в клетках печени, 5 — мерозоиты, 6—8 — эритроцитная шизогония. 9—12 — образование гамонтов (микро- и макрогамонтов), 13 — образование макрогамет и микрогамет, 14 — копуляция гамет, 15 — зигота (оокинета), 16—18 — спорогония и образование спорозисты со спорозитами, 19 — накопление спорозитов в слюнных железах комара

спорогония паразита с образованием множества спорозоитов (до 500). После разрыва стенки цисты спорозоиты по руслу гемолимфы комара попадают в слюнные железы, где происходит их накопление. При укусе зараженным малярийным комаром в кровь человека попадают спорозоиты. У кровяных споровиков в отличие от кокцидий споры не образуются в связи с тем, что паразит распространяется с помощью переносчика (трансмиссивно).

Малярия и борьба с ней. Малярия — тяжелое трансмиссивное заболевание человека, вызываемое кровяными споровиками рода *Plasmodium*. Поражение эритроцитов крови человека плазмодиями вызывает малокровие, анемию, интоксикацию, увеличение селезенки. Малярия сопровождается лихорадкой. Течение болезни зависит от видов малярийных плазмодиев. Наиболее распространена трехдневная малярия, возбуждаемая *P. vivax* (48 ч), которая распространена в регионах с умеренным и тропическим климатом. Четырехдневная малярия, вызываемая *P. malariae* (приступы через 72 ч), чаще встречается в южных широтах.

Известны случаи заболеваний этим паразитом в Закавказье, Средней Азии. Тропическая малярия, возбудителем которой является *P. falciparum*, преимущественно распространена в тропиках. Развитие *P. falciparum* характеризуется 48-часовым циклом шизогонии, однако приступы лихорадки происходят значительно чаще, так как выход паразитов из эритроцитов происходит нерегулярно, асинхронно.

Переносят малярию комары рода *Anopheles*, главным образом вид *A. maculipennis*. Относительно недавно выявлено, что существует шесть видов-двойников малярийного комара в Европе, которых ранее объединяли в один вид *A. maculipennis*. Малярийные комары отличаются от наиболее часто встречающихся комаров родов *Culex* и *Aedes* по морфологии и поведению имаго и личинок.

Всемирной организацией здравоохранения были разработаны, а затем реализованы меры борьбы с малярией. Во многих странах мира малярия в значительной степени ликвидирована (страны Европы, США и др.). Успехи борьбы с малярией в нашей стране связаны с активной работой Института тропической медицины, Военно-медицинской академии и ряда противозoonотических станций. К 1959 г. были ликвидированы основные очаги малярий. Однако и сейчас в некоторых регионах Закавказья, Средней Азии требуется постоянный контроль и проведение противомаларийных мероприятий.

К мерам борьбы с малярией относятся: обследование населения на зараженность малярийными плазмодиями и их лечение, борьба с малярийными комарами и ликвидация очагов их выплода (временные водоемы, сырые подвалы), а также профилактические мероприятия по предупреждению инвазии.

Подотряд Пироплазмы (*Piroplasmina*). Пироплазмы паразитируют в эритроцитах крови жвачных животных и вызывают тяжелые заболевания — пироплазмозы, нередко вызывающие летальный исход. Переносчиками пироплазмозов являются иксодовые клещи. Особенно опасные заболевания вызывают пироплазмы рода *Babesia*. Например, техасскую лихорадку рогатого скота вызывает *B. bigemina*, случаи которой встречаются в Средней Азии и на Кавказе. Переносчиком болезни является клещ *Margaropus*. Другие пироплазмы вызывают заболевания лошадей, овец. К профилактическим мероприятиям относятся: борьба с переносчиками пироплазм, лечение больных животных, проведение карантина.

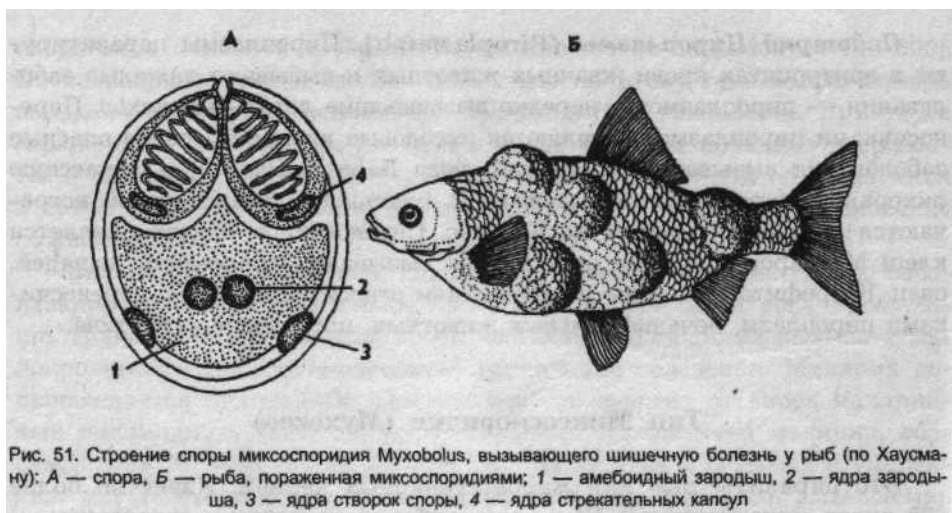
Тип Миксоспоридии (Myxozoa)

Это паразиты рыб или малощетинковых червей. Известно более 875 видов миксоспоридии. Ранее их ошибочно относили к споровикам — апикомплексам, так как они образуют споры в конце жизненного цикла. Но электронная микроскопия позволила выяснить конвергентную природу спор миксоспоридии. Споры миксоспоридии, в отличие от спор апикомплекса, — многоклеточные образования с полярными капсулами, в каждой из которых находится спиральная полярная нить. Жизненный цикл миксоспоридии не включает чередования шизогонии, гамогонии и спорогонии, столь характерных для споровиков — апикомплекса. Их жизненный цикл включает развитие паразита от одноядерной фазы к многоядерной, которая завершается образованием множества многоклеточных спор с двуядерным амебоидным зародышем. В зародыше происходит слияние ядер — процесс автогамии. Взрослым паразитам свойствен ядерный дуализм. Большая часть жизненного цикла проходит в фазе диплонта.

Среди миксоспоридии различают два класса: класс собственно Миксоспоридии (Myxosporidia) и класс Актиноспоридии (Actinosporidia).

Миксоспоридии — тканевые паразиты рыб и наносят серьезный ущерб рыбному хозяйству. Они паразитируют преимущественно в коже рыб, образуя желваки и опухоли. В этих опухолях находятся взрослые многоядерные плазмодии миксоспоридии, размером от нескольких миллиметров до двух сантиметров.

Ядра плазмодиев делятся на вегетативные и генеративные (ядерный дуализм): первые регулируют все обменные процессы в клетке, а вторые участвуют в образовании спор. Формирование спор происходит внутри плазмодия. Вокруг каждого генеративного ядра образуется генеративная клетка. В ней происходит неоднократное деление ядра и образуется панспоробласт, внутри которого формируются две споры. Каждая спора образуется из шести и более ядер. Споры миксоспоридии разнообразны по

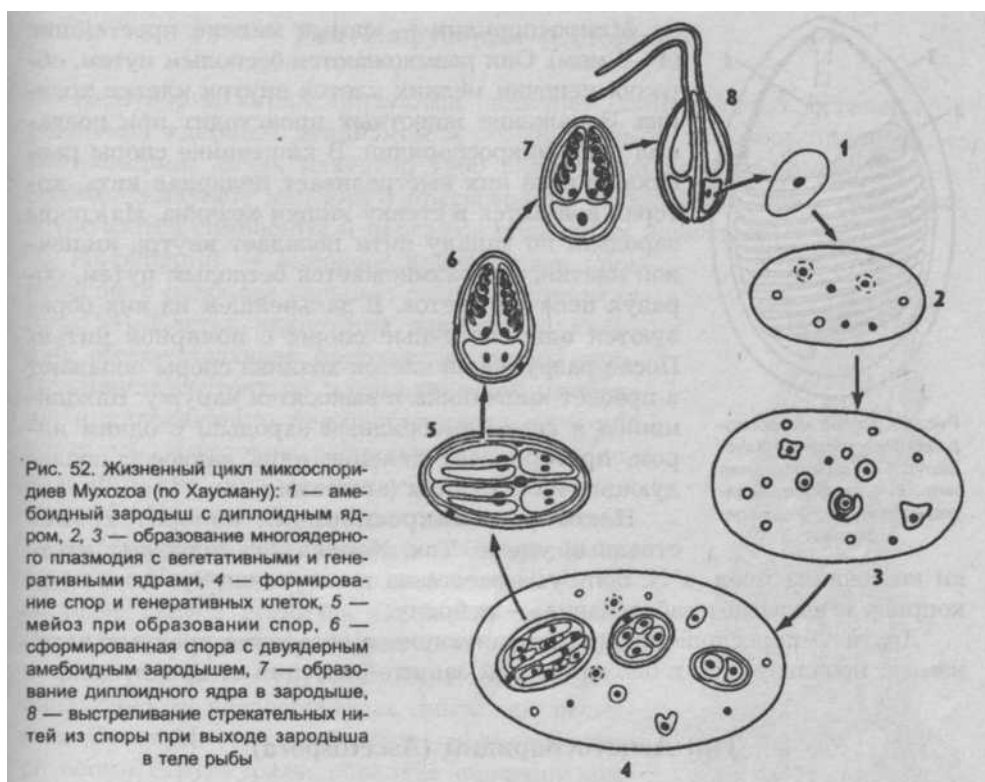


форме, но всегда представляют многоклеточные образования с полярными капсулами. Рассмотрим строение споры *Muxobolus* (рис. 51) — возбудителя шишечной болезни у рыбы-усача (*Barbus*). Она образуется из шести клеток, о чем можно судить по числу ядер. Из двух клеток образуются две створки споры, из двух других — капсулы с свернутой полярной нитью, и еще два ядра содержатся в амeboидном зародыше.

Споры миксоспоридий из больной рыбы попадают в воду, а затем заглатываются другой. В кишечнике рыбы полярные капсулы выстреливают и нити вонзаются в стенку кишки. Затем створки споры открываются и амeboидный зародыш с двумя ядрами проникает через эпителий в кровь. Зародыши по кровяному руслу попадают под кожу или в другие ткани и органы, где вначале два ядра сливаются и зародыш становится диплоидным, а в результате деления ядер преобразуется в многоядерный плазмодий с ядерным дуализмом, в котором вскоре снова образуются споры (рис. 52).

Ядра плазмодиев диплоидны, только при образовании спор происходит мейоз, и все ядра многоклеточной споры гаплоидны. После попадания двухъядерного амeboидного зародыша в тело хозяина происходит слияние его ядер с восстановлением диплоидного состояния ядра. Слияние двух гаплоидных ядер в одной зародышевой клетке получило название *автогамии*. Таким образом, в отличие от споровиков, которые большую часть цикла являются гаплонтами, кроме зиготы, в жизненном цикле миксоспоридий преобразует состояние диплонта (кроме спор с амeboидным зародышем).

Миксоспоридий вызывают массовую гибель многих рыб. Особенно большой ущерб наносит форели паразит *Muxosoma cerebralis*, поражаю-



щий скелет, в том числе и полукружные каналы рыбы. Заболевание проявляется в искривлении позвоночника и в нарушении координации движения у мальков.

Класс Actinomyxidia — паразиты малощетинковых червей. Они отличаются от микроспоридий некоторыми особенностями в строении спор.

Тип Микроспоридии (Microspora)

Микроспоридии — внутриклеточные паразиты насекомых и некоторых других беспозвоночных, реже позвоночных животных. Известно около 800 видов микроспоридий. Ранее микроспоридий также объединяли в один тип со споровиками и микоспоридиями в связи с тем, что их жизненный цикл также завершается образованием спор. Но споры микроспоридий имеют совершенно другое строение, чем у споровиков — апикомплекс и микоспоридий. Спора микроспоридий — одноклеточное образование с 1—2 ядрами и с ввернутой полярной нитью (рис. 53). У них отсутствует половой процесс, реже наблюдается автогамия.

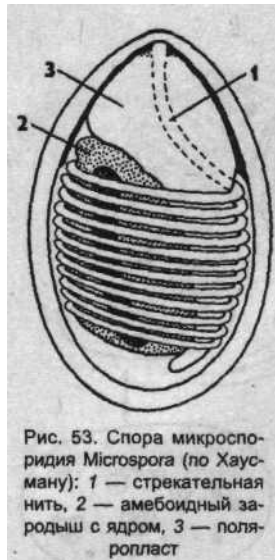


Рис. 53. Спора микроспорида *Microspora* (по Хаусману): 1 — стрекательная нить, 2 — амебоидный зародыш с ядром, 3 — полярoplast

Микроспоридии — самые мелкие простейшие (4—6 мкм). Они размножаются бесполым путем, образуя цепочки мелких клеток внутри клетки хозяина. Заражение животных происходит при поедании спор микроспоридий. В кишечнике споры разбухают и из них выстреливает полярная нить, которая вонзается в стенку кишки хозяина. Из споры зародыш по каналу нити попадает внутрь кишечной клетки, где размножается бесполым путем, образуя цепочки клеток. В дальнейшем из них образуются одноклеточные споры с полярной нитью. После разрушения клеток хозяина споры попадают в просвет кишечника и выносятся наружу. Находящийся в споре амебоидный зародыш с одним ядром, претерпевает деление ядра надвое с последующим их слиянием (автогамия).

Некоторые микроспоридии наносят хозяйственный ущерб. Так, *Nosema apis* поражает клетки кишечника пчел, а *N. bombus* патогенна для гусениц тутового шелкопряда и вызывает заболевание — пембину.

Другие микроспоридии, паразитирующие в организме вредных насекомых, используются в биологической защите растений от вредителей.

Тип Асцетоспоридии (*Ascetospora*)

Асцетоспоридии — группа паразитических простейших. Известно 30 видов. Асцетоспоридии паразитируют в морских моллюсках. Некоторые из них наносят вред устричным хозяйствам. Споры многоклеточные, тонкостенные, с порой, через которую один или несколько зародышей входят в тело хозяина. Из зародыша развивается многоядерный плазмодий. Споры без стрекательных капсул. В одной споре может быть один или несколько зародышей.

Тип Лабиринтулы (*Labyrinthomorpha*)

Лабиринтул ранее относили к грибам. Однако последующее изучение этой своеобразной группы организмов позволило отнести их к Protozoa. Всего известно 35 видов лабиринтул. Они обитают на поверхности морских растений и похожи на ветвящиеся цитоплазматические нити, в которых скользят веретеновидные клетки. Размножаются они с помощью жгутиковых зооспор. Это вариант переходных форм простейших к многоклеточности, так как лабиринтулы представляют скопления множества клеток в единой цитоплазме.

Тип Инфузории (Ciliophora)

Инфузории характеризуются наличием двигательных органелл — ресничек, ядерным дуализмом и особой формой полового процесса — конъюгацией. Всего известно 7500 видов. Большинство инфузорий — свободноживущие морские и пресноводные простейшие. Реже среди них встречаются симбионты и паразиты различных животных.

Инфузории — высокоорганизованные простейшие с наиболее сложной системой органелл (рис. 54). Клетка инфузорий покрыта пелликулой, обеспечивающей постоянство формы тела. Пелликула состоит из плазматической мембраны и уплотненного периферического слоя цитоплазмы, в котором располагаются в мозаичном порядке особые мешочки — альвеолы (рис. 55). Под пелликулой располагается эктоплазма, в которую погружены многие другие органеллы. Прежде всего это кинетосомы — базальные тельца ресничек. От базальных телец отходят три корневые структуры: кинетодесма и два пучка микротрубочек. Они обеспечивают синхронность веслообразных движений ресничек. Совокупность пелликулы и эктоплазмы со всеми структурами образует опорный комплекс — кортекс клетки инфузории. При помощи электронной микроскопии удалось получить трехмерные реконструкции кортекса инфузорий (рис. 56). Структуры кортекса видоспецифичны и используются в систематике.

Реснички инфузорий имеют сходное строение со жгутиками. В центре реснички имеются две микротрубочки (фибриллы) и девять двойных групп микротрубочек по периферии: в кинетосоме центральные фибриллы исчезают, а периферические становятся тройными. Ресничный аппарат у инфузорий разнообразен. Реснички могут склеиваться в пучки — цирры, в пластинки — мембранеллы или мембраны. Особо сложный ресничный аппарат около рта. В зависимости от образа жизни инфузорий их форма тела и адаптации ресничного аппарата сильно варьируют. Многие плавающие инфузории

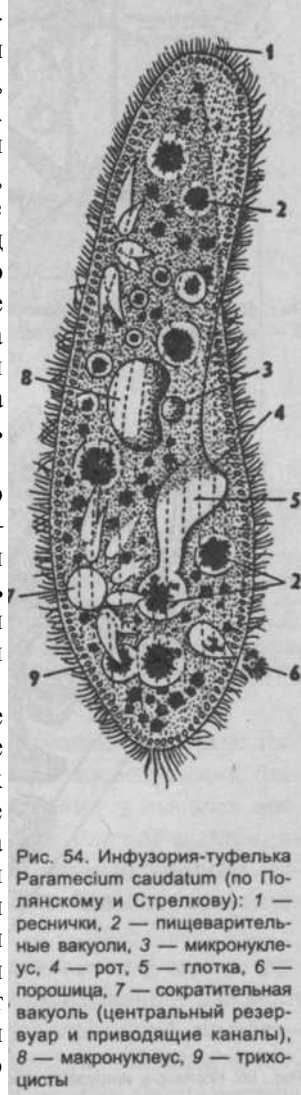


Рис. 54. Инфузория-туфелька *Paramecium caudatum* (по Полянскому и Стрелкову): 1 — реснички, 2 — пищеварительные вакуоли, 3 — микронуклеус, 4 — рот, 5 — глотка, 6 — порошица, 7 — сократительная вакуоль (центральный резервуар и приводящие каналы), 8 — макронуклеус, 9 — трихосты

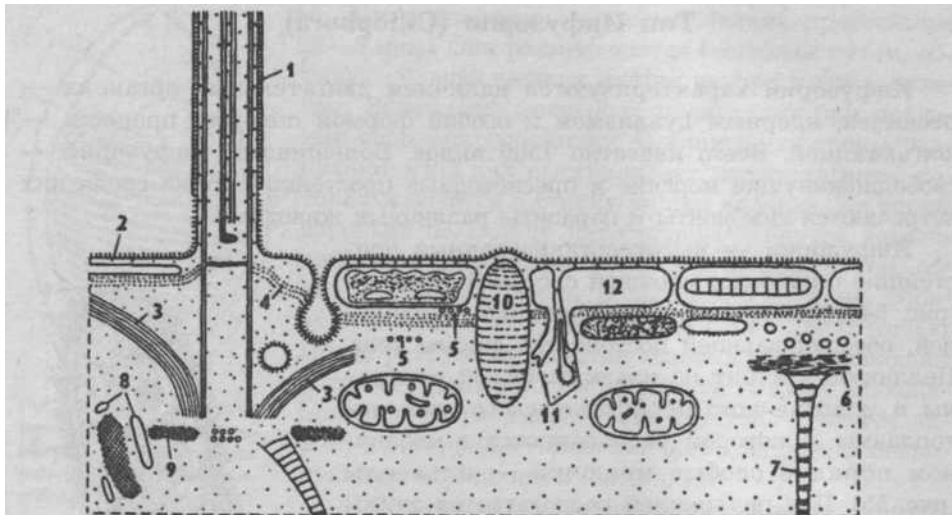


Рис. 55. Структурные элементы в кортексе инфузорий (по Хаусману): 1 — ресничка, 2 — мембрана, 3 — микротрубочки, 4 — эктоплазма, 5 — рибосомы, 6 — чехол из филаментов, 7 — кинетодесмы, 8 — цистерны, 9 — чехол, 10 — трихоцисты, 11 — альвеолоциты, 12 — альвеолы

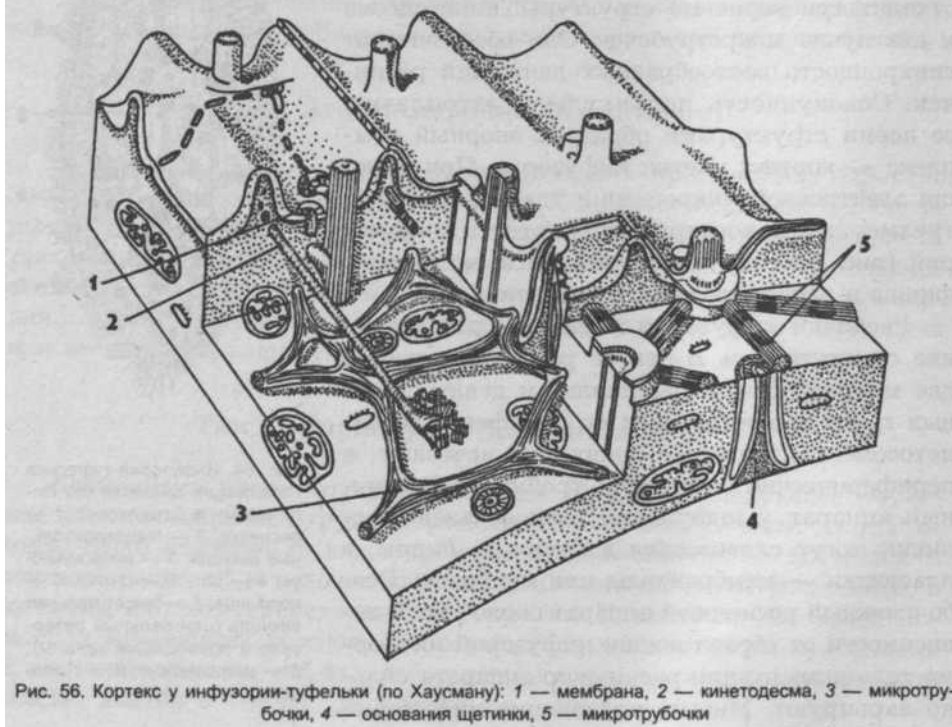


Рис. 56. Кортес у инфузории-туфельки (по Хаусману): 1 — мембрана, 2 — кинетодесма, 3 — микротрубочки, 4 — основания щетинок, 5 — микротрубочки

имеют обтекаемую форму тела и равномерное распределение ресничек (инфузория-туфелька — *Paramecium*). Сидящие и прикрепляющиеся инфузии нередко имеют форму трубы, колокольчика. На расширенном конце тела около рта обычно располагаются длинные реснички или мембранеллы (сувойка — *Vorticella*, трубач — *Stentor*). Ползающие инфузии уплощены и снабжены особыми «ножками» — циррами (стилонихия — *Stylonichia*).

В эктоплазме инфузорий могут находиться сократительные волокна — мионемы или защитные органеллы — трихоцисты (рис. 57), которые при раздражении «выстреливают» и превращаются в упругую нить. Выстреливание множества трихоцист способно поразить врага из микромира, оказывая парализующее действие.

У многих инфузорий имеется сложная система органелл пищеварения. Рот нередко расположен во впадине тела — воронке (перистом), окруженной длинными ресничками, или мембранеллами. При помощи ресничек пища загоняется в рот (цитостом). Нередко рот ведет в длинную глотку (цитофаринкс), погруженную в эндоплазму. Пищевые комочки, попавшие в эндоплазму, тотчас же окружаются мелкими пузырьками — везикулами с ферментами, что способствует образованию пищеварительных вакуолей. В начале пищеварения в вакуолях образуется кислая среда, а на последующих фазах — щелочная, что аналогично процессам пищеварения у высших животных. Непереваренные частицы выбрасываются из клетки в определенном месте — порошице (цитопрокт) (рис. 54). Некоторые хищные инфузии обладают ротовым «хоботком», прокалывающим покровы одноклеточной жертвы (*Didinium*).

У пресноводных инфузорий имеются сократительные вакуоли — органеллы осморегуляции и выделения. Иногда сократительные вакуоли образуют сложную систему. Так, у инфузии-туфельки две сократительные вакуоли с 5—7 приводящими каналами каждая. Вначале избыток жидкости собирается в лучеобразные каналы, а из них выпрыскива-

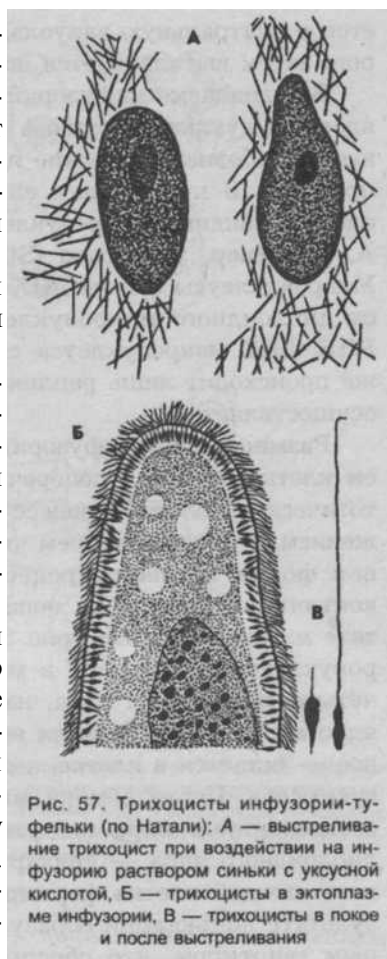


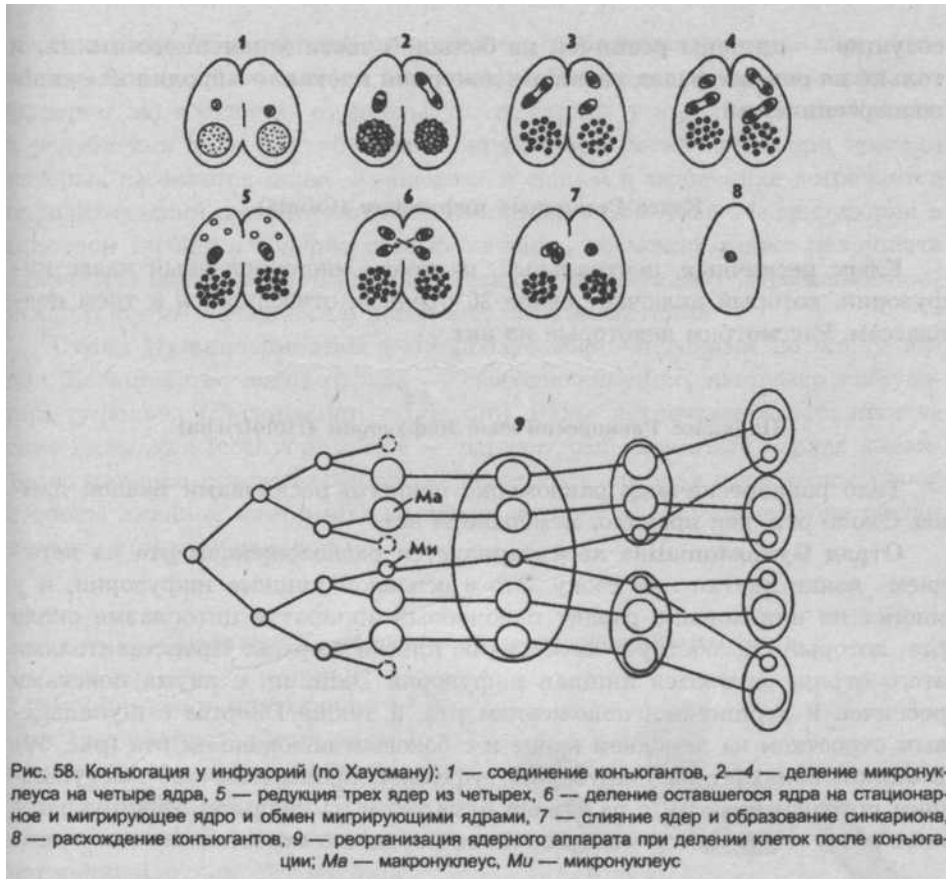
Рис. 57. Трихоцисты инфузии-туфельки (по Натали): А — выстреливание трихоцист при воздействии на инфузорию раствором синьки с уксусной кислотой, Б — трихоцисты в эктоплазме инфузии, В — трихоцисты в покое и после выстреливания

ется в центральную вакуоль, представляющую собой резервуар, из которого затем выталкивается наружу.

В эндоплазме инфузорий расположен ядерный аппарат, им свойствен ядерный дуализм. Крупные ядра — макронуклеусы регулируют клеточный метаболизм, а мелкие ядра — микронуклеусы участвуют в половом процессе. В простейшем случае, как у инфузории-туфельки, имеется один бобовидный макронуклеус и маленькое ядро-микронуклеус (рис. 54). А, например, у трубача (*Stentor*) несколько макро- и микронуклеусов. Макронуклеусы богаты ДНК и обладают высокой плоидностью, в отличие от диплоидного микронуклеуса. В макронуклеусах происходит синтез РНК. ДНК макронуклеуса способна и к репликации. В микронуклеусах же происходит лишь репликация ДНК перед делением, а синтез РНК не осуществляется.

Размножение. Инфузории размножаются бесполым путем — делением клетки надвое в поперечном направлении, причем ядро делится митотически. Половой процесс — конъюгация не сопровождается размножением, т. е. увеличением числа особей. Конъюгация — особая уникальная форма полового процесса, свойственная только инфузориям. При конъюгации инфузории попарно соединяются и обмениваются в результате миграции ядрами (рис. 58). Перед конъюгацией в каждой особи макронуклеус распадается, а микронуклеус мейотически делится, образуя четыре гаплоидных ядра, из которых три рассасываются, а оставшееся ядро митотически делится еще на два. Одно из этих ядер — стационарное — остается в клетке, а другое — мигрирующее — переходит в другую особь. После обмена мигрирующими ядрами происходит слияние стационарного ядра с «чужим» мигрирующим ядром с образованием диплоидного ядра — синкариона. Затем особи расходятся. Из синкариона в каждой клетке формируется макронуклеус и микронуклеус. В результате конъюгации образуется ядро двойственной природы с измененным генотипом, что обеспечивает большую пластичность организма. В некоторых случаях происходит ядерная реорганизация без конъюгации. В этом случае в одной особи образуются стационарное и миграционное ядра, которые потом сливаются. А затем из этого ядра образуется макро- и микронуклеус. Такой процесс называется автогамией. При этом ядро не получает двойственной наследственности, однако при мейозе обычно всегда происходят геномные мутации, что приводит к возникновению измененного генотипа.

Образование макро- и микронуклеуса из синкариона происходит следующим образом. Синкарион митотически делится 1—2 или 3 раза, и часть ядер преобразуется в макро-, другая — в микронуклеусы. В макронуклеусах идет повторная репликация молекул ДНК и происходит повышение плоидности, при этом масса ядер возрастает. Многоядерная ин-



фузория делится с распределением ядер и дополнительным делением микронуклеусов.

На рисунке 58 показана схема формирования ядерного аппарата инфузорий из синкариона.

Классификация инфузорий. В настоящее время существует несколько систем этого многочисленного типа простейших. Обычно при подразделении типа на классы используют особенности ротового аппарата, но эту точку зрения разделяют не все протозоологи. Значительно большей популярностью пользуется система инфузорий, базирующаяся на структуре ресничного аппарата всего тела, в том числе и околоротового. Воспользуемся этой традиционной системой инфузорий.

Инфузории делятся на два класса: класс Ресничные инфузории (Ciliata) и класс Сосущие инфузории (Suctoria). Представители ресничных инфузорий обладают ресничками на протяжении всех фаз развития, а

сосущие — лишены ресничек на большей части жизненного цикла, и только на ранних фазах развития дочерняя клетка — «бродяжка» снабжена ресничками.

Класс Ресничные инфузории (Ciliata)

Класс ресничных, центральный, наиболее многочисленный класс инфузorios, который включает около 20 отрядов, относящихся к трем подклассам. Рассмотрим некоторые из них.

Подкласс Равноресничные инфузории (Holotricha)

Тело равноресничных равномерно покрыто ресничками равной длины. Около рта, как правило, мембранелл нет.

Отряд Gymnostomatida характеризуется расположением рта на переднем конце клетки или сбоку. Это в основном хищные инфузории, и у многих из них хорошо развит палочковый аппарат в цитоплазме около рта, который способствует прободению клетки жертвы. Представителями этого отряда являются хищная инфузория *Didinium* с двумя поясками ресничек и вершинным положением рта, а также *Dileptus* с щупальцевым отростком на переднем конце и с боковым положением рта (рис. 59). *Didinium* нападает на инфузорию-туфельку, прокалывает ее выступающим ротовым конусом с палочным аппаратом из фибрилл. *Dileptus* загоняет пищу в рот при помощи длинного переднего отростка.

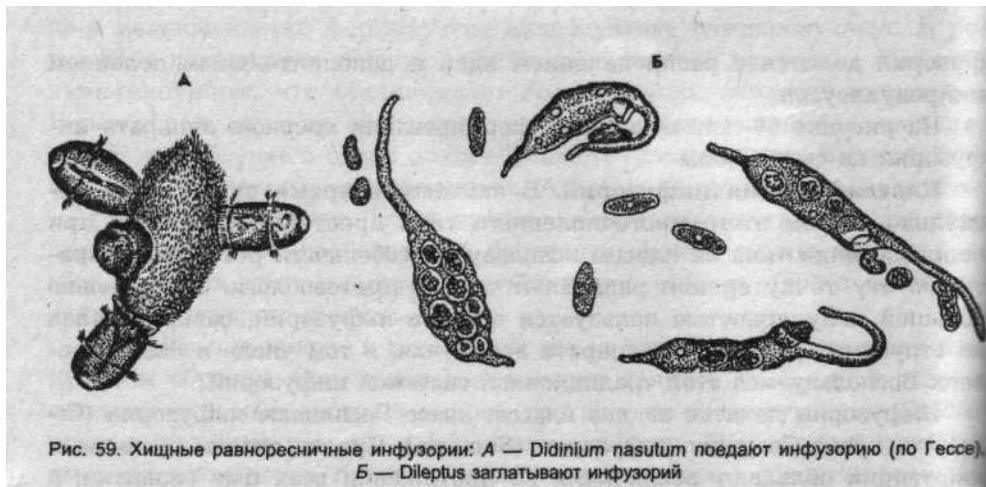


Рис. 59. Хищные равноресничные инфузории: А — *Didinium nasutum* поедает инфузорию (по Гессе), Б — *Dileptus* заглатывают инфузorios

К отряду Trichostomatida относятся свободноживущие и паразитические формы, питающиеся бактериями. Это тоже равноресничные инфузории, но в отличие от предыдущего отряда у них рот располагается в углублении тела (вестибулюме), окруженном ресничками, при помощи которых загоняется пища. У человека и свиней в кишечнике встречается паразитический вид этого отряда *Balantidium coli*. Хотя эта инфузория в основном питается содержимым кишечника, но может также разрушать слизистую кишечника, вызывая болезнь — балантидиоз. Заражение происходит путем попадания в кишечник цист балантидия.

Отряд Hymenostomatida — наиболее многочисленный по числу видов. Большинство видов отряда — свободноживущие, например инфузория-туфелька (*Paramecium caudatum*). Реже встречаются паразитические виды, как *Ichthyophthirius* — паразит рыб. Для этого отряда характерно наличие ротовой воронки — перистомы, которая окружена с одной стороны длинной мембраной, напротив которой на другой стороне расположены три мембранеллы.

Подкласс Кругоресничные инфузории (Peritricha)

Реснички у кругоресничных располагаются только вокруг ротовой воронки, образуя левозакрученную спираль. К этому подклассу относится одноименный отряд Peritrichida. Большинство видов этого отряда ведут прикрепленный образ жизни. Типичный представитель — сувойка (*Vorticella*) (рис. 60), имеющая длинный сократимый стебелек, в котором проходит пучок мионем. При сворачивании стебелька спиралью сувойка мгновенно спасается от опасности. Некоторые перитрихи живут в домиках, другие образуют колонии (*Zoothamnium*), имеющие вид пальмы.

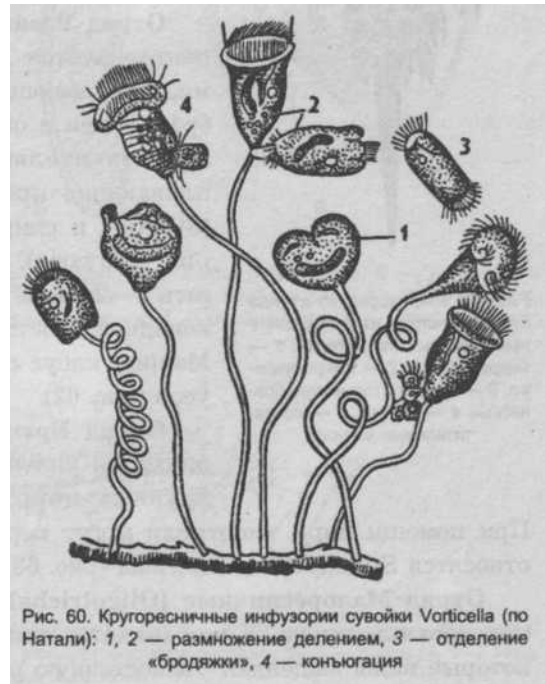


Рис. 60. Кругоресничные инфузории сувойки *Vorticella* (по Натали): 1, 2 — размножение делением, 3 — отделение «бродяжки», 4 — конъюгация

Подкласс Спиральноресничные инфузории (Spirotricha)

У спиральноресничных спиральная полоса мембранелл, ведущая ко рту, закручена вправо. Питаются, загоняя пищу в рот током воды, создаваемым околоротовыми мембранеллами.

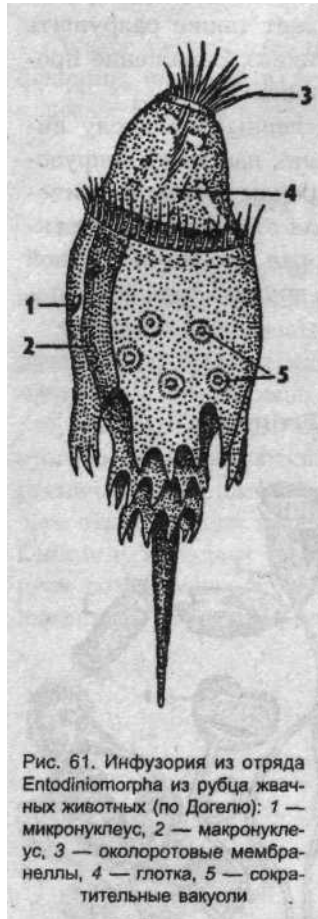


Рис. 61. Инфузория из отряда Entodiniomorpha из рубца жвачных животных (по Догелю): 1 — микронуклеус, 2 — макронуклеус, 3 — околоротовые мембранеллы, 4 — глотка, 5 — сократительные вакуоли

Отряд Entodiniomorpha включает инфузорий, обитающих в рубце жвачных животных. Для них характерно наличие кутикулярных пластинок, отростков на теле (рис. 61). Они питаются клетчаткой и бактериями. Эти полезные симбионты не только способствуют перевариванию клетчатки, но и сами служат источником дополнительного белкового питания для жвачных животных, так как темпы размножения энтодиниоморф велики и их биомасса быстро восстанавливается. Отечественный протозоолог В. А. Догель детально изучил энтодиниоморф и раскрыл сущность их симбиоза со жвачными животными.

Отряд Разноресничные (Heterotrichida) характеризуется двумя типами ресничек: мелкими, покрывающими все тело, и крупными мембранеллами в околоротовой области. К крупным представителям отряда относятся свободноплавающие пресноводные инфузории: трубач (Stentor) и спиростомум (Spirostomum), бурсария (Bursaria), размеры которых могут достигать 1—2 мм в длину. У них макронуклеус четковидный, состоящий из десятка и более ядер. Макронуклеус сопровождается много микронуклеусов (рис. 62).

Отряд Брюхоресничные (Hypotricha). Отличаются уплощенной формой тела и наличие крупных цирр на нижней поверхности тела.

При помощи цирр хипотрихи могут передвигаться по субстрату. К ним относятся Stylonychia, Oxytricha (рис. 63).

Отряд Малоресничные (Oligotricha) включает множество видов из морского планктона. У них имеются только околоротовые реснички. Некоторые виды выделяют тонкостенную раковину.

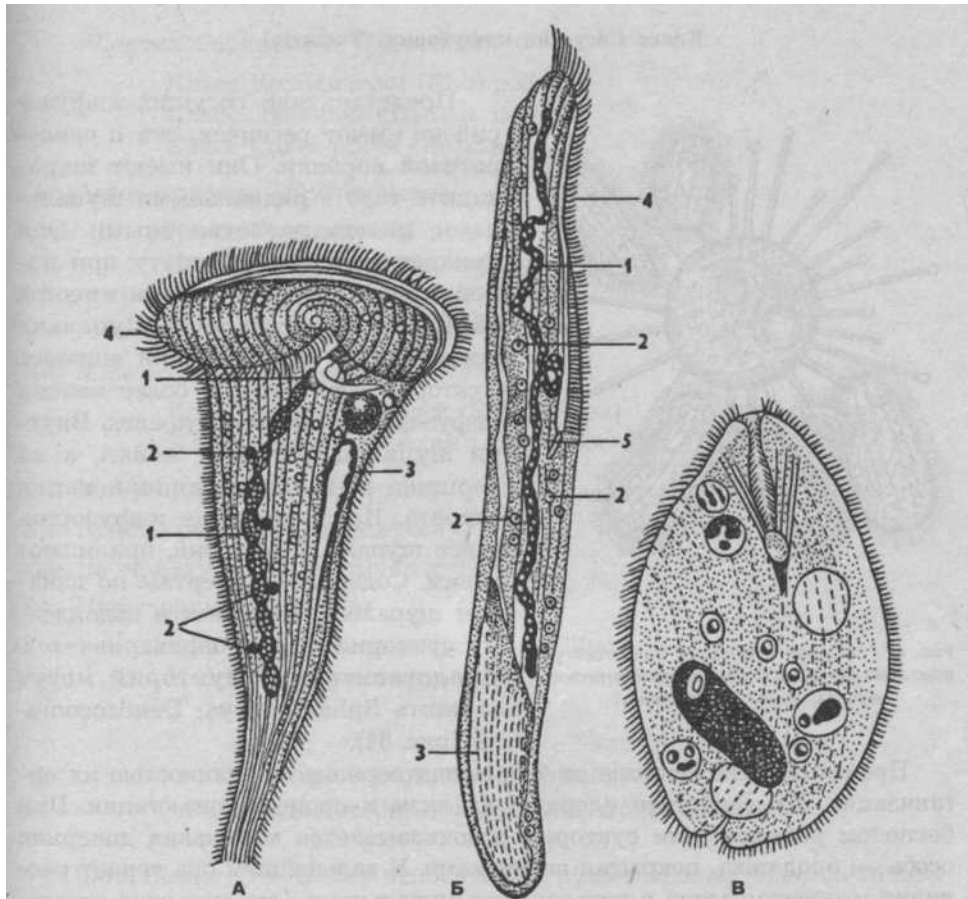


Рис. 62. Спирально-ребристые инфузории (из Натали): А — *Stentor polymorphus*, Б — *Spirostomum ambiguum*, В — равноребристая инфузория *Balanthidium coli*; 1 — макронуклеус, 2 — микронуклеус, 3 — приводящий канал и сократительная вакуоль, 4 — мембранеллы, 5 — глотка

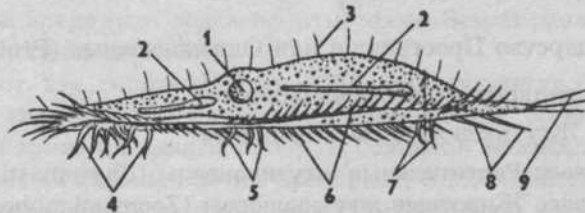
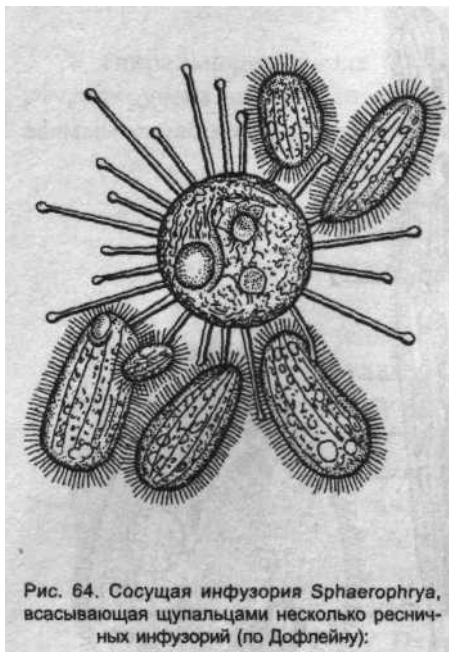


Рис. 63. Инфузория стилонихия *Stylonichia*, вид сбоку (по Бючли): 1 — сократительная вакуоль, 2 — приводящие каналы, 3 — спинные «щетинки», 4 — околоротовые мембранеллы, 5—7 — цирры, 8, 9 — хвостовые «щетинки»

Класс Сосущие инфузории (Suctoria)



Представители сосущих инфузорий не имеют ресничек, рта и околоротовой воронки. Они имеют шаровидное тело с радиальными щупальцами, иногда разветвленными. Они прикрепляются к субстрату при помощи ножки. Внутри клетки имеется макро- и микронуклеус. Щупальца представляют собой ловчий аппарат. Суктории ловят других более мелких инфузорий, например туфельек. Внутри щупалец проходит канал, а на вершине выделяется липкая капля секрета. Проплывающие инфузории, задев щупальца суктории, прилипают к ним. Содержимое жертвы по каналам щупалец перетекает в эндоплазму суктории, где и переваривается. Представителями суктории могут служить *Sphaerophrya*, *Dendrocometes* (рис. 64).

Происхождение Suctoria от Ciliata подтверждается общностью их организации. Им свойствен ядерный дуализм и процесс конъюгации. При бесполом размножении суктории отпочковывается маленькая дочерняя особь — бродяжка, покрытая ресничками. В дальнейшем она теряет реснички и превращается в сукторию со щупальцами. Это еще одно онтогенетическое доказательство родства сосущих инфузорий с ресничными.

Система Простейших

Подцарство Простейшие или Одноклеточные (Protozoa)

Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)

Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora)

Класс Растительные жгутиконосцы (Phytomastigophorea)

Класс Животные жгутиконосцы (Zoomastigophorea)

Подтип Опалины (Opalinata)

Класс Опалины (Opalinata)

- Подтип Саркодовые (Sarcodina)
 - Класс Корненожки (Rhizopoda)
 - Класс Лучевики (Radiolaria)
 - Класс Солнечники (Heliozoa)
- Тип Апикомплексы (Apicomplexa)
 - Класс Перкинсеи (Perkinsea)
 - Класс Споровики (Sporozoea)
 - Отряд Грегарины (Gregarinida)
 - Отряд Кокцидии (Coccidia)
- Тип Миксоспоридии (Mxozoa)
 - Класс Миксоспоридии (Mxosporea)
 - Класс Актиноспоридии (Actinosporea)
- Тип Микроспоридии (Microspora)
- Тип Асцетоспоридии (Ascetospora)
- Тип Лабиринтулы (Labirinthomorpha)
- Тип Инфузории (Ciliophora)
 - Класс Ресничные инфузории (Ciliata)
 - Класс Сосущие инфузории (Suctoria)

Происхождение, филогения и экологическая радиация простейших

Простейшие (Protozoa) относятся к примитивным одноклеточным эукариотам (надцарство Eucaryota). В настоящее время общепризнано, что эукариоты произошли от прокариот. Об их единстве свидетельствует сходство процессов синтеза белка в клетке. Прокариоты развились на планете раньше эукариот, это подтверждают ископаемые остатки их жизнедеятельности, а также способность ряда прокариот существовать в бескислородной среде (как доказано, атмосфера Земли около 2 млрд. лет назад была восстановительной).

Существуют две гипотезы происхождения эукариот от прокариот. Сукцессивная гипотеза утверждает, что мембранные органеллы клетки (ядро, митохондрии, пластиды, аппарат Гольджи) возникли постепенно (сукцессивно) из мембраны клетки прокариот. Эндосимбиотическая гипотеза предполагает, что в эволюции эукариот большую роль сыграл симбиоз различных прокариот. Допускается, что митохондрии и хлоропласты могли развиться из симбиотических бактерий, живших в клетке хозяина. Однако каждая из указанных гипотез имеет слабые стороны. Пока

нет убедительных доказательств эволюции эукариот, что затрудняет выяснение эволюционных взаимоотношений между современными Protozoa.

Из известных нам семи типов простейших четыре (Apicomplexa, Мухозоя, Microspora, Ascetospora) исключительно паразитические группы, возникшие явно поздно, после появления в процессе эволюции их хозяев — высших многоклеточных. Поэтому при выяснении наиболее примитивной группы среди простейших, которую можно было бы сопоставить с предковой, следует обратиться к свободноживущим формам, к которым относятся три типа. Из них инфузории относятся к самым высокоорганизованным простейшим, многие из которых обладают надклеточным уровнем организации и являются полиэнергидными. Лабиринтулы несут черты многоклеточности и чрезвычайно специализированы. Только саркомастигофоры обладают многими первичными признаками (плезиоморфными), общими с предками всех простейших.

Однако саркомастигофоры неоднородны, и особенно резко различаются среди них подтипы Sarcodina и Mastigophora. Мысль о том, какая из этих групп простейших ближе к предкам, занимала и занимает умы многих современных ученых.

Так, Пашер (1914) предположил, что наиболее плезиоморфной группой следует считать жгутиковых. У жгутиковых близкая связь с одноклеточными растениями, разнообразные типы питания, а органеллами движения являются жгутики, которые встречаются даже у прокариот. Кроме того, жгутики имеются у гамет Protozoa и Metazoa. Упрощенность организации саркодовых (отсутствие жгутиков, пелликулы) Пашер считал вторичным явлением в связи с переходом к активному фагоцитозу (анимальному способу питания), а наличие жгутиковых гамет у некоторых саркодовых рассматривал как свидетельство их происхождения от жгутиковых.

Ряд других ученых, в том числе и отечественный ученый А. Н. Опарин (1924), придерживались другой позиции и рассматривали в качестве первичной группы саркодовых. По их мнению, отсутствие оболочки, непостоянство формы тела, наличие псевдоподий и гетеротрофное питание — примитивные признаки. Это соответствовало постулатам популярной в то время теории происхождения жизни на Земле А. Н. Опарина. Согласно этой теории, образование первых существ произошло от белковых комочков (коацерватов), похожих на амёб. Опарин признавал первичность гетеротрофов, питавшихся готовыми органическими веществами в первичном «бульоне» океанов.

В дальнейшем выяснились новые факты, проливающие свет на происхождение Protozoa. Во-первых, среди Procaryota обнаружено восемь типов метаболизма, поэтому вопрос о том, какой способ питания был у первичных одноклеточных (Eucaryota), усложнился. А изучение трофики

Mastigophora показало, что во многих группах зеленых жгутиконосцев (Phytomastigophorea) наблюдается утрата автотрофности и переход к гетеротрофности. По-видимому, разнообразие способов питания у жгутиковых явилось основой для дальнейшей их дивергенции на автотрофов и гетеротрофов.

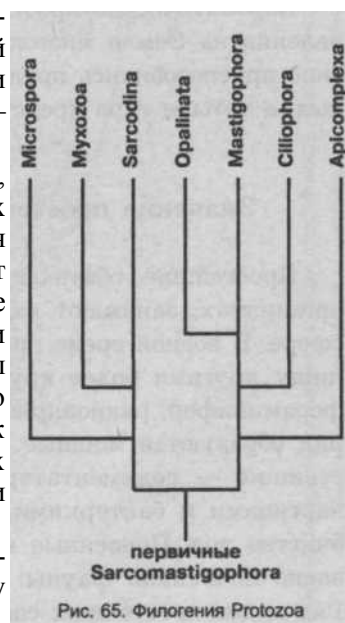
Появились и новые доказательства вторичной упрощенности саркодовых. Так, у некоторых амёб обнаружены отчатки кинетосомы в цитоплазме, что свидетельствует о редукции жгутиков у взрослых форм. А с другой стороны, описано немало случаев модификации клеток со жгутиками в амёбоидные (у колониальных форм и многоклеточных). Кроме того, имеются формы, обладающие псевдоподиями и жгутиками одновременно.

На основании этих данных подавляющее большинство ученых придерживаются точки зрения Пашера и предполагают, что предками современных Protozoa были древние Sarcomastigophora с разнообразными способами питания и со жгутиками примитивного строения. От этих предковых форм развились три ветви: саркодовые и эволюционно продвинутые жгутиконосцы, опалиновые.

В настоящее время не вызывает сомнений родство споровиков (Apicomplexa) и инфузорий со жгутиковыми. Первые упростились в строении, по-видимому, в связи с паразитизмом, но при этом усложнили свой жизненный цикл. Однако у них сохранились жгутиковые гаметы и зиготическая редукция хромосом, что подтверждает их родство со жгутиковыми. У инфузорий произошла полимеризация многих органелл и возникла особая форма полового процесса — конъюгация.

Такие типы, как Мухозоа и Microspora, возможно, произошли от каких-то древних саркодовых, так как у них развитие начинается с амёбоидного зародыша и жгутиковых гамет нет. Однако жизненный цикл и образование спор у этих типов не находят аналогов среди Protozoa, и поэтому некоторые авторы признают автономность их эволюционного развития. Своеобразны и такие типы, как лабиринтулы и асцитоспоридии, у которых не прослеживаются черты сходства с другими группами.

На основе всего сказанного можно предложить следующую филогенетическую схему Protozoa (рис. 65).



Сопоставляя жизненные формы и комплексы адаптивных признаков, можно выявить следующие основные пути экологической эволюции одноклеточных животных (рис. 66).

Центральную группу для экологической радиации представляли, по-видимому, многообразные древние саркомастигофоры с преобладанием жгутиковых форм. Как и теперь, среди них, возможно, господствовали адаптации к активному движению в воде. В дальнейшем четко обозначились различия между подтипами жгутиконосцев и саркодовых. Последние, утратив жгутики, перешли к ползающему образу жизни и фагоцитозу — строго голозойному питанию. Их дальнейшая специализация к бентосному существованию сопровождалась образованием защитных раковин (раковинные корненожки, фораминиферы). Некоторые из саркодовых проявили способность образовывать скелетные иглы, а затем и сложный радиальный скелет (радиолярии, солнечники). Так возникли парящие планктонные простейшие.

Другое генеральное направление в экологической эволюции Protozoa связано с прогрессом клеточного строения и возникновением крупных полиэнергидных, активно плавающих форм — инфузорий. Эта группа претерпела широкую экологическую радиацию: среди них немало как плавающих, так и ползающих, сидячих бентосных форм, скважников — интерстициалов, заселяющих промежутки в грунтах.

Паразитические простейшие возникли исторически позже, после появления на Земле многоклеточных животных. К паразитизму эволюционно приспособились представители практически всех типов одноклеточных, а четыре типа представляют исключительно паразитов.

Значение простейших в природе и жизни человека

Простейшие, обитающие в океанах, пресных водах, почве и высших организмах, занимают важнейшее место в круговороте веществ в биосфере. В водной среде простейшие — основа планктона, используемая в пищу другими более крупными животными. Из скелетов простейших: фораминифер, радиолярий и панцирных жгутиконосцев — кокколитофорид образуются мощные пласты осадочных пород. Многие водные простейшие — седиментаторы, питающиеся взвешенными органическими частицами и бактериями, играют существенную роль в биологической очистке вод. Почвенные амебы, инфузории и жгутиконосцы — важное звено почвенной фауны: они принимают участие в почвообразовании. Ряд видов простейших составляют полезную группу симбионтов высших

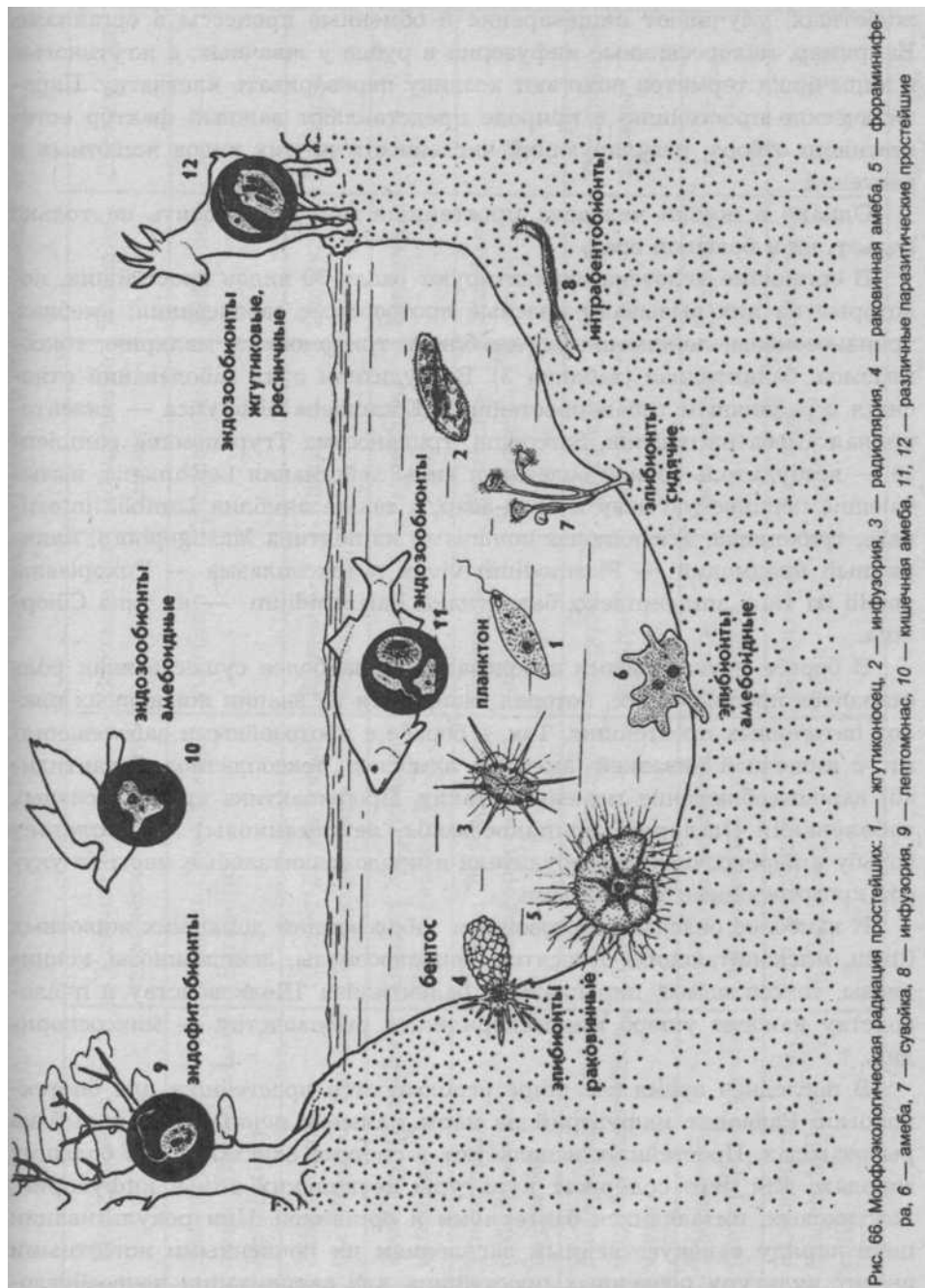


Рис. 66. Морфологическая радиация простейших: 1 — жгутиконосец, 2 — инфузория, 3 — радиолария, 4 — раковинная амеба, 5 — фораминифера, 6 — амеба, 7 — сувойка, 8 — инфузория, 9 — лептомонос, 10 — кишечная амеба, 11, 12 — различные паразитические простейшие

животных, улучшают пищеварение и обменные процессы в организме. Например, малоресничные инфузории в рубце у жвачных, а жгутиковые в кишечнике термитов помогают хозяину переваривать клетчатку. Паразитические простейшие в природе представляют важный фактор естественного отбора, регулирующий численность других видов животных и растений.

Однако в жизни человека простейшие могут приносить не только пользу, но и большой вред.

В организме человека паразитируют около 30 видов простейших, некоторые из них вызывают опасные протозойные заболевания: амебиаз, трипаносомозы, лейшманиозы, лямблиоз, трихомониаз, малярию, токсоплазмоз, балантидиаз (таблица 3). Возбудители этих заболеваний относятся к различным типам простейших: *Entamoeba histolytica* — дизентерийная амeba из подтипа Sarcodina, трипаносома *Trypanosoma gambiense* — возбудитель сонной болезни и виды лейшмании *Leishmania*, вызывающие пендинскую язву и кала-азар, а также лямблия *Lambliia intestinalis*, трихомонас *Trichomonas hominis* — из подтипа Mastigophora; малярийный плазмодий — *Plasmodium vivax* и токсоплазма — *Toxoplasma gondii* из типа апикомплекс; балантидий *Balanthidium* — из типа Ciliophora.

В борьбе с указанными заболеваниями наиболее существенная роль отводится профилактике, которая базируется на знании жизненных циклов патогенных простейших. Так, в борьбе с протозойными заболеваниями, с кишечной инвазией (амебиаз, лямблиоз, токсоплазмоз, балантидиаз) важно соблюдение гигиены питания. Профилактика трансмиссивных заболеваний (малярия, трипаносомозы, лейшманиозы) предполагает борьбу с переносчиками возбудителя и предохранительные меры от укусов кровососущими насекомыми.

К наиболее опасным протозойным заболеваниям домашних животных (птиц, млекопитающих) относятся: трипаносомозы, лейшманиозы, кокцидиозы, токсоплазмоз, пироплазмоз, балантидиаз. Шелководству и пчеловодству наносят ущерб микроспоридии, а рыбоводству — миксоспоридии.

В последнее время все шире используются простейшие для биотехнологии. Разводят инфузорий на корм малькам ценных пород рыб на рыбозаводах. Простейших используют в системе очистки вод в больших городах, для чего содержат культуры нескольких видов инфузорий, жгутиковых, питающихся бактериями и органикой. При рекультивации почв наряду с искусственным заселением их почвенными животными вносят культуру почвенных простейших для активизации почвообразо-

Т а б л и ц а 3. Протозойные заболевания человека в России и сопредельных странах					
Виды паразитов	Систематическое положение паразита	Заболевание	Поражаемые органы	Инвазия	Переносчики
Дизентерийная амеба (<i>Entamoeba histolytica</i>)	Подтип Саркодовые (<i>Sarcodina</i>)	Амебиаз	Кишечник	Кишечная	—
Лейшмания (<i>Leishmania tropica</i>)	Подтип Жгутиковые (<i>Mastigophora</i>)	Кожный лейшманиоз	Кожа	Инокуляция	Москиты
Лямблия (<i>Lamblia intestinalis</i>)	Подтип Жгутиковые (<i>Mastigophora</i>)	Лямблиоз	Кишечник, печень	Кишечная	—
Трихомонада (<i>Trichomonas vaginalis</i>)	Подтип Жгутиковые (<i>Mastigophora</i>)	Трихомониаз	Мочеполовые пути	Половым путем	—
Малярийный плазмодий (<i>Plasmodium vivax</i>)	Тип Апикомплексы (<i>Apicomplexa</i>)	Малярия трехдневная	Эритроциты крови	Инокуляция	Малярийные комары
Токсоплазма (<i>Toxoplasma gondii</i>)	Тип Апикомплексы (<i>Apicomplexa</i>)	Токсоплазмоз	Внутренние органы	Кишечная	—
Балантидий (<i>Balanthidium coli</i>)	Тип Инфузории (<i>Ciliophora</i>)	Балантидиаз	Толстый кишечник	Кишечная	—

вания. Имеется опыт разведения паразитических простейших для микробиологической борьбы с вредными насекомыми.

Простейших используют для биоиндикации степени органического загрязнения водоемов, так как многие виды жгутиконосцев, инфузорий тонко реагируют на содержание органики в воде. По составу видов простейших можно судить об эвтрофности водоемов, т.е. об их органическом загрязнении.

Темы для обсуждения

1. Отличия в строении одноклеточных эукариот — Protozoa от прокариот. Гипотезы происхождения эукариот.
2. Типы органелл у Protozoa, выполняющие разные функции.
3. Типы симметрии у простейших и жизненные формы.
4. Опорно-двигательные органеллы и типы движения у простейших.
5. Способы питания у простейших и органеллы пищеварения.
6. Роль простейших в пищевых цепях экосистем.
7. Типы ядерного аппарата у простейших и способы их деления.
8. Размножение простейших и разнообразие жизненных циклов.
9. Признаки плезиоморфности и апоморфности у типов Protozoa.
10. Филогенетические связи между типами простейших.
11. Экологическая радиация простейших.
12. Протозойные заболевания человека и животных; способы их профилактики.
13. Использование простейших в хозяйственной деятельности человека.
14. Простейшие — образователи осадочных пород и индикаторы нефтеносных пластов.
15. Простейшие — биоиндикаторы загрязнения водоемов.

ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (METAZOA)

Многоклеточные животные обладают более высоким уровнем организации, чем одноклеточные. Их тело состоит из множества клеток, выполняющих разные функции организма, в то время как у одноклеточных все функции осуществляются одной клеткой. У колониальных простейших тело также состоит из многих клеток, но у них отсутствует клеточная дифференциация. Клетки многоклеточных в связи со специализацией обычно утрачивают способность к самостоятельному существованию. А у колониальных простейших отчлененные клетки некоторое время могут существовать независимо, но затем путем деления восстанавливают колонию.

Многоклеточные поддерживают целостность организма путем межклеточного взаимодействия, а одноклеточные — за счет процессов саморегуляции внутри одной клетки.

Онтогенез многоклеточных характеризуется процессом дробления яйцеклетки на множество клеток-бластомеров, из которых в дальнейшем формируется организм с дифференцированными клетками и органами. А у одноклеточных онтогенез сводится к росту и формированию органелл в одной клетке. Деление клеток у простейших приводит не к росту организма, как у многоклеточных, а к размножению. Промежуточное положение между ними занимают колониальные простейшие, у которых за счет деления клеток формируются новые колонии.

Многоклеточные, как правило, крупнее одноклеточных. Увеличение размеров тела многоклеточных по отношению к их поверхности способствовало усложнению и совершенствованию процессов обмена, формированию внутренней среды. Совершенствование процессов обмена обеспечило многоклеточным большую устойчивость (гомеостаз), автономизацию жизненных процессов и большую продолжительность жизни.

Таким образом, многоклеточные обладают целым рядом преимуществ в организации по сравнению с одноклеточными и представляют собой качественный скачок в процессе эволюции от Protozoa к Metazoa.

Проблема происхождения многоклеточных

Вопрос о происхождении многоклеточных животных имеет большое теоретическое значение, так как представляет собой основу для понимания эволюции организации животных и их индивидуального развития.

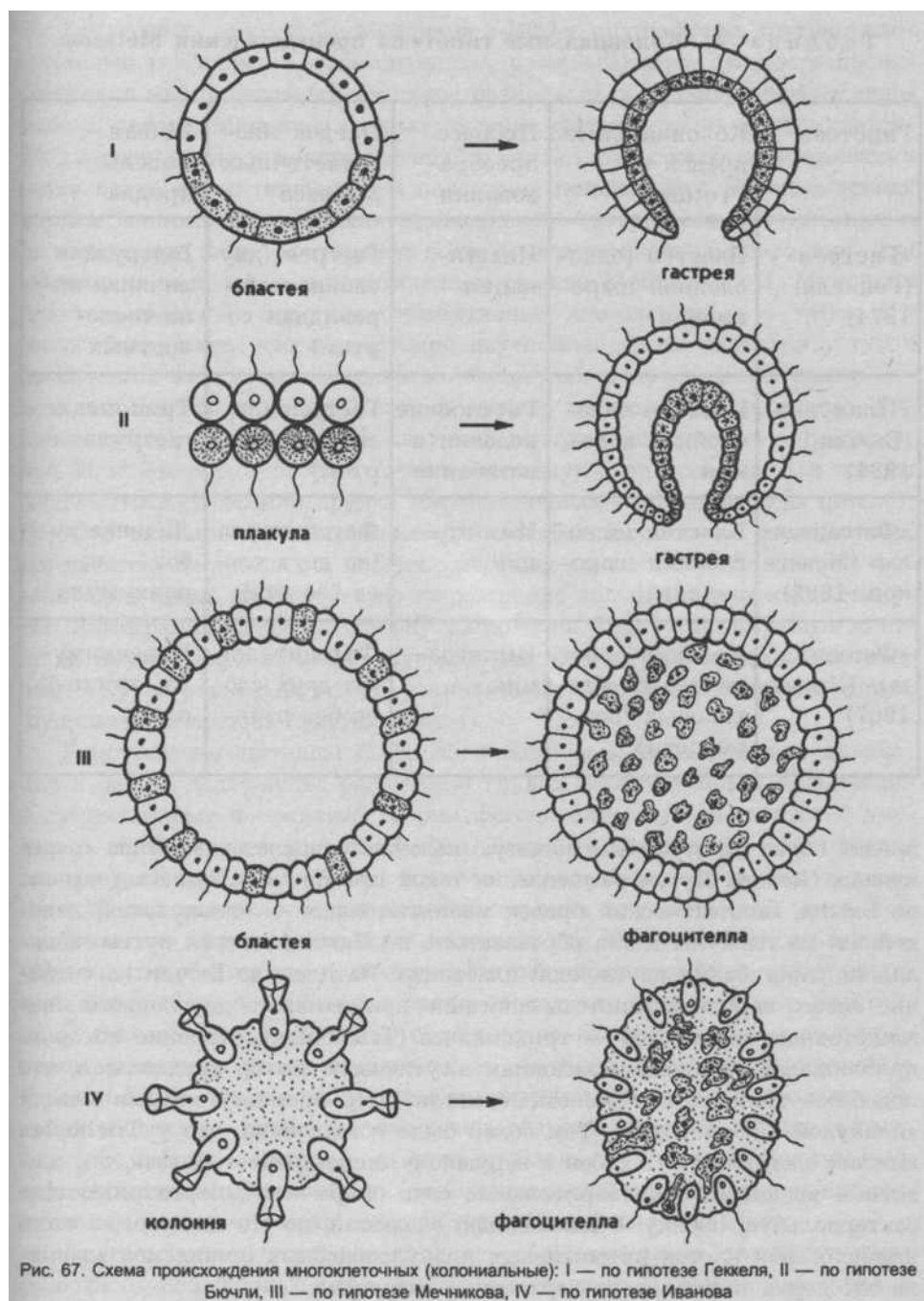
Существует множество гипотез о происхождении многоклеточных, однако большинство ученых считает доказанным происхождение Metazoa от Protozoa. Все структурные компоненты клетки Protozoa частично или полностью идентичны таковым у Metazoa. Кроме того, в пределах Protozoa прослеживается тенденция перехода к многоклеточности. Это проявляется у полиэнергидных простейших с многочисленными ядрами (опалина, миксоспоридии, некоторые инфузории, радиолярии, фораминиферы) и у колониальных форм, например у вольвоксовых жгутиконосцев. В некоторых случаях у простейших наблюдается даже многоклеточность *отдельных фаз развития, например спор у миксоспоридии*.

Проявления полиэнергидности и колониальности у Protozoa послужили основанием к разработке гипотез о происхождении Metazoa. Гипотезы происхождения многоклеточных подразделяются на две группы — колониальные и полиэнергидные, в зависимости от того, какие группы простейших принимаются за исходные в эволюции.

1. Колониальные гипотезы происхождения Metazoa базируются на признании в качестве предков колониальных Protozoa (рис. 67, табл. 4).

1. Первую колониальную гипотезу происхождения Metazoa разработал зоолог-эволюционист Э. Геккель (1874), гипотеза получила название «гастреи» (рис. 67, I). Он считал, что протозойным предком Metazoa была «бластия» — шаровидная колония жгутиковых, похожая на стадию бластулы в развитии многих многоклеточных. В процессе эволюции от бластии путем инвагинации (впячивания) могли возникнуть первые двуслойные многоклеточные с кишечной полостью, выстланной энтодермой. Этот гипотетический предок Metazoa был назван Э. Геккелем «гастреей» в связи со сходством со стадией гаструлы в развитии многоклеточных. Гастрея, по Геккелю, представляла плавающее двуслойное животное со ртом. Наружный слой жгутиковых клеток гастреи представлял эктодерму и выполнял двигательную функцию, а внутренний слой клеток (энтодерма) — пищеварительную. От гастреи, по его мнению, произошли прежде всего двуслойные животные — кишечнополостные.

2. Дальнейшее развитие теории «гастреи» продолжил О. Бюкли (1884), предложивший ее новый вариант — гипотезу «плакулы» (рис. 67, II). Поправка Бюкли к теоретическим рассуждениям Геккеля состояла в том, что он считал колониальных простейших типа «бластии» эволюционно продвинутыми и предложил в качестве гипотетического колониального



Т а б л и ц а 4. Колониальные гипотезы происхождения Metazoa

Гипотеза	Колониальный предок из Protozoa	Процесс преобразования	Предок многоклеточных Metazoa	Живая модель предка
«Гастреи» (Геккель, 1874)	Бластеза (однослойная шаровидная)	Инвагинация	Гастрея (двуслойная шаровидная со ртом)	Гаструла и личинка кишечнополостных
«Плакулы» (Бючли, 1884)	Плоская однослойная колония	Расслоение колонии и изгибание	Гастрея (двуслойная со ртом)	Трихоплакс, гастрюла
«Фагоцителлы» (Мечников, 1882)	Бластеза (однослойная шаровидная)	Иммиграция	Фагоцителла (из двух слоев без рта)	Личинка губок — паренхимула
«Фагоцителлы» (Иванов, 1967)	Колония воротничковых жгутиковых (без полости)	Иммиграция	Фагоцителла (из двух слоев без рта)	Паренхимула, трихоплакс

предка более простую пластинчатую колонию одноклеточных типа современных *Gonium*. Путем расщепления такой пластинки на два слоя возник, по Бючли, гипотетический предок многоклеточных — «плакула». В дальнейшем из плакулы могла образоваться, по Бючли, гастррея путем чашевидного прогибания двуслойной пластинки. Натолкнуло Бючли на создание нового варианта гипотезы описание примитивного двуслойного многоклеточного животного — трихоплакса (*Trichoplax*), строение которого приближалось к плоским колониям жгутиковых. Автор предполагал, что подобные трихоплаксу животные могли быть промежуточными между «плакулой» и «гастреей». Тем более было обнаружено, что у *Trichoplax* нижний слой клеток способен к наружному пищеварению. Ползая, эти животные выделяют пищеварительные соки (ферменты), переваривающие бактериальную пленку. В дальнейшей эволюции, по его мнению, из этого нижнего слоя клеток примитивных плакулоподобных организмов возникла энтодерма гастреи, а из верхнего — эктодерма.

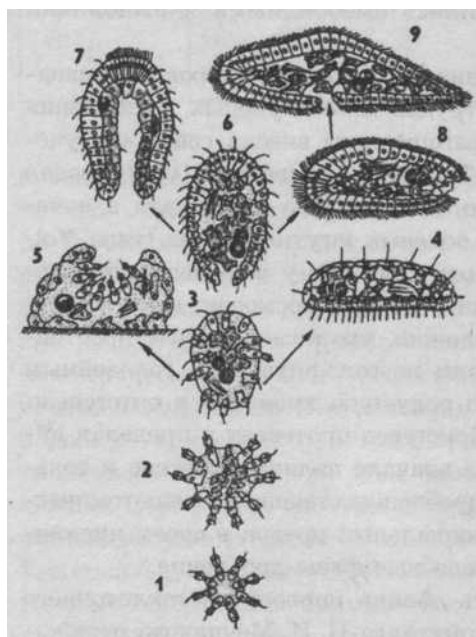
3. Русский биолог И.И. Мечников в 1882 г. опубликовал другую колониальную гипотезу — «фагоцителлы», раскрывающую сущность происхождения многоклеточных. Гипотеза базировалась на обширных исследованиях автора. Мечников открыл явление фагоцитоза — внутриклеточного пищеварения у многоклеточных и считал этот способ переваривания пищи более примитивным, чем полостное пищеварение. По его мнению, первые многоклеточные были примитивнее «гастреи» по организации и не имели еще пищеварительной полости и полостного пищеварения. Для выяснения вопроса о гипотетическом предке Metazoa И. И. Мечников пристально изучал онтогенез примитивных многоклеточных — губок. Им было обнаружено, что образование двуслойной фазы развития у губок происходит не путем инвагинации бластулы, а путем иммиграции отдельных клеток наружного слоя в полость зародыша (бластоцель). Личинка губок с паренхимными клетками внутри была названа паренхимулой. И. И. Мечников рассматривал паренхимулу как прообраз или живую модель гипотетического предка многоклеточных — фагоцителлы (рис. 67, [II]). Это название предка связано со способом питания — фагоцитозом, который осуществлялся в паренхиматозных клетках. По его мнению, фагоцителла могла возникнуть из шаровидных колоний жгутиконосцев путем иммиграции части клеток внутрь колонии. При этом наружные клетки со жгутиками выполняли функцию движения (кинобласт), а внутренние — утрачивали жгутики, становились амебоидными и выполняли функцию фагоцитоза (фагоцитобласт).

Гипотеза фагоцителлы И. И. Мечникова завоевала широкое признание и нашла дальнейшее развитие в трудах многих ученых. Дополнения и существенные поправки к теории фагоцителлы внесли советские ученые А. А. Захваткин и А. В. Иванов. Так, А. А. Захваткин (1949) создал гипотезу синзооспоры. По его мнению, нельзя было принимать в качестве предка многоклеточных колонии зеленых жгутиконосцев (типа Volvox), как это допускали предшественники, так как у вольвоксовых голофитный способ питания и зиготическая редукция хромосом, как у растений. Поэтому А. А. Захваткин предположил, что колониальные простейшие, давшие начало Metazoa, обладали не голофитным, а голозойным типом питания и имели гаметическую редукцию хромосом в онтогенезе. В связи с тем, что у всех Metazoa эмбриогенез протекает в пределах яйцевой оболочки и дробление зародыша вначале палинтомическое и только после выхода зародыша из яйца дробление становится монотомическим, Захваткин предположил, что колониальный предок в своем индивидуальном развитии также проходил подобные фазы дробления.

Другая важная поправка касалась облика первого многоклеточного животного. Захваткин считал, что фагоцителла И. И. Мечникова отража-

ет облик не взрослого предка многоклеточных, а лишь его личинки — синзооспоры. А взрослая фаза предка многоклеточных, по мнению Захваткина, представляла сидячую форму колониального типа, похожую на губок. Но гипотеза синзооспоры не получила широкого распространения, так как трудно было допустить, чтобы сидячие колониальные формы могли дать дальнейшую эволюцию всех Metazoa.

Крупный современный зоолог А. В. Иванов (1967) синтезировал современные идеи по проблеме происхождения многоклеточных. За основу он принял гипотезу фагоцителлы Мечникова. Однако он предложил считать в качестве колониального предка Metazoa колонию типа воротничковых жгутиковых, имеющих голозойный способ питания, что соответствовало взглядам А. А. Захваткина. Живой моделью фагоцителлы А. В. Иванов считает не столько личинку губок — паренхимулу, сколько трихоплакса, близкого по организации к фагоцителле. Фагоцителла, по А.В.Иванову, в процессе эволюции дала начало таким типам, как Губки (Spongia) и Пластинчатые (Placozoa), обладающим примитивным внутриклеточным пищеварением — фагоцитозом. Согласно взглядам А. В. Иванова, появление двуслойных животных со ртом, кишечной полостью и полостным пищеварением произошло значительно позднее, чем фагоцителлоподобных (рис. 68).



II. Полиэнергидные гипотезы происхождения многоклеточных исходят из того, что предками Metazoa были полиэнергидные простейшие.

Впервые идея происхождения Metazoa от полиэнергидных Protozoa была предложена Иерингом, а позднее активно защищалась юго-

Рис. 68. Происхождение низших многоклеточных (по Иванову): 1 — колония воротничковых жгутиконосцев типа Sphaeroeca с монотомическим размножением, 2 — колония воротничковых жгутиконосцев типа Proterospongia с палинтомическим размножением и половым процессом, 3 — ранняя фагоцителла I без рта, 4 — пластинчатые (Placozoa) без рта, 5 — губки (Spongia) без рта и кишечника, 6 — поздняя фагоцителла II со ртом, 7 — первичные кишечнотелы типа гастрей (двуслойные со ртом), 8 — первичные турбеллярии (тип Plathelminthes) — паренхиматозные со ртом, смещенным к брюшной стороне, трехслойные, 9 — бескишечные турбеллярии с дальнейшей дифференциацией клеток и смещением рта на брюшную сторону

славским зоологом Иованом Хаджи (1963). По мнению Хаджи, предками Metazoa были инфузории, а первыми многоклеточными — плоские черви (планарии). При этом процесс образования многоклеточности происходил путем целлюляризации, т. е. в клетке одноклеточного вокруг ядер обособлялись клетки. Например, по Хаджи, из эктоплазмы инфузорий и ядер — производных макронуклеуса возникали покровные клетки (эктодерма), из эндоплазмы и ядер — производных микронуклеуса образовывалась внутренняя паренхима (энтодерма и мезодерма), а из различных органелл — органы первого многоклеточного организма.

По названию процесса, якобы приведшего к образованию многоклеточности, полиэнергидную гипотезу часто называют еще и целлюлярной.

Идея о происхождении Metazoa от полиэнергидных Protozoa через целлюляризацию несомненно заслуживает внимания, однако конкретная аргументация гипотезы Хаджи сомнительна. Автором допущена некоторая механистичность в объяснении происхождения от Protozoa довольно высокоорганизованных групп трехслойных животных — червей. В этой гипотезе также не учтены: постулаты клеточной теории, теории зародышевых пластов, биогенетический закон, гомологичность структур, особенности жизненных циклов предков и потомков.

Обзор гипотез показывает, что в настоящее время наиболее серьезно аргументирована гипотеза фагоцителлы И. И. Мечникова, доработанная А. В. Ивановым с учетом всех достижений в этой области.

Классификация многоклеточных. Подцарство Metazoa в настоящее время подразделяют на три надраздела с разным уровнем организации: надраздел Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa), примитивные многоклеточные, надраздел Паразои (Parazoa) и высшие, или собственно многоклеточные, надраздел Эуметазои (Eumetazoa).

Phagocytellozoa обладают лишь двумя основными типами клеток: двигательными со жгутиками (кинобласт) и фагоцитарными, или пищеварительными (фагоцитобласт). Клетки легко взаимопревращаются. Пищеварение внутриклеточное. Parazoa состоит из множества типов клеток, но у этих животных отсутствуют ткани, органы. Пищеварение внутриклеточное. Eumetazoa обладают широкой дифференциацией клеток, тканей, органов. Пищеварение может быть как энотриклеточное, так и полостное. Ниже следует обзор надразделов многоклеточных.

Надраздел I. Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa)

Надраздел Фагоцителлообразных включает самых примитивных многоклеточных животных. К ним относится только один тип — Пластинчатые (Placozoa). У Phagocytellozoa два основных типа клеток: жгутиковые, выполняющие двигательную функцию, и амeboидные — фагоциты, в ко-

торых перевариваются пищевые частицы. У них нет рта, пищеварительной полости, отсутствуют сформированные ткани, органы. По своей организации они сходны с гипотетическим предком многоклеточных — фагоцителлой (по Мечникову), что дало основание для названия надраздела (фагоцителлообразные).

Тип Пластинчатые (Placozoa)

К типу пластинчатых относятся всего лишь два вида одного рода морских животных — *Trichoplax*. Это мелкие плоские животные, движущиеся по водорослям при помощи покровных жгутиковых клеток. Внутри тела трихоплакса имеются фагоцитарные клетки с пищеварительными вакуолями (рис. 69).

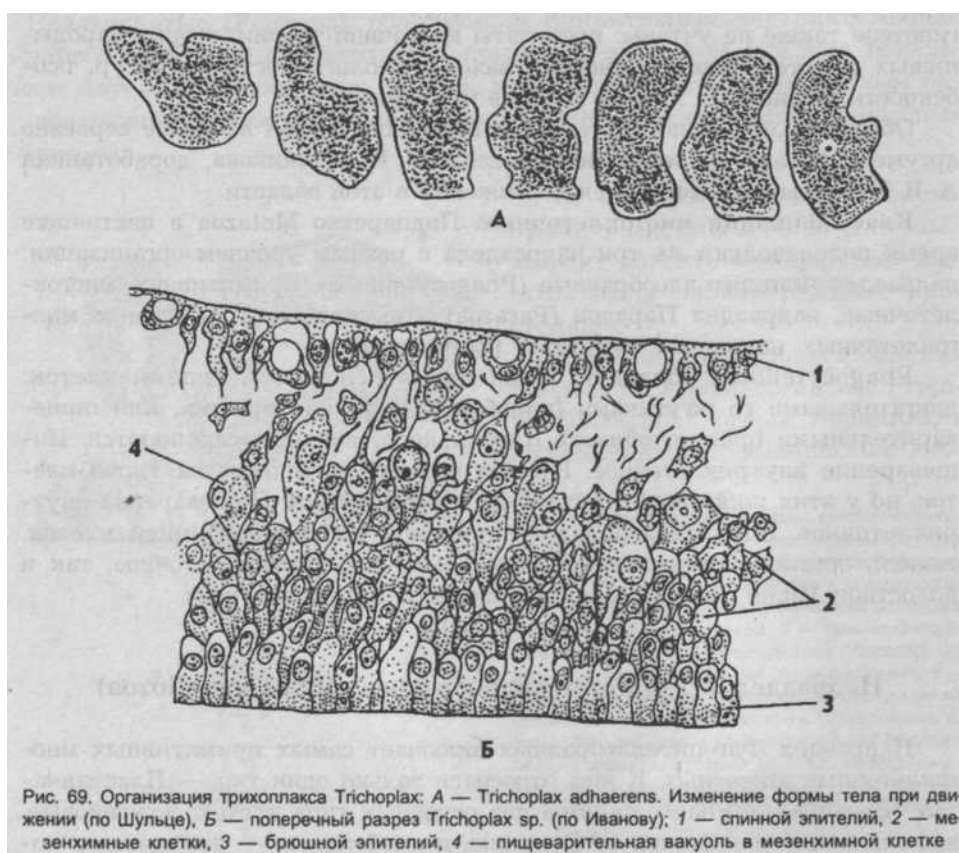


Рис. 69. Организация трихоплакса *Trichoplax*: А — *Trichoplax adhaerens*. Изменение формы тела при движении (по Шульце), Б — поперечный разрез *Trichoplax* sp. (по Иванову); 1 — спинной эпителий, 2 — мезенхимные клетки, 3 — брюшной эпителий, 4 — пищеварительная вакуоль в мезенхимной клетке

История открытия типа необычна. Немецкий зоолог Ф. Шульце в 1883 г. описал новый вид примитивного многоклеточного животного, обнаруженного в морском аквариуме, и назвал его *Trichoplax adhaerens*. Но сведения о его биологии и развитии были отрывочны и недостаточны. В начале XX в. Т. Крумбах (1907) предположил, что *Trichoplax* — личинка медузы, и потому интерес к этому необычному объекту угас. Только в 1971 г. паразитолог К. Грелль обнаружил, что *Trichoplax* размножается половым путем и, следовательно, представляет собой взрослый организм. Ему удалось наблюдать образование яйцеклеток и их дробление. Так был открыт новый тип самых примитивных реликтовых многоклеточных — Placozoa. Советский зоолог А. В. Иванов (1973) рассматривает трихоплакса как живую модель для современной теории происхождения многоклеточных, а тип пластинчатых им выделен в особый надраздел — Phagocytellozoa.

Трихоплакс — пластинкообразное морское животное, размером не более 4 мм. Обитает на водорослях. Внешне напоминает амёбу, так как не имеет постоянной формы тела и при движении его контуры меняются (рис. 69, А). Однако движется он при помощи жгутиковых клеток, покрывающих тело. Жгутиковые клетки «брюшной» стороны узкие и высокие, а на «спинной» поверхности — уплощенные. Внутри тела рыхло расположены веретенovidные и амёбоидные клетки (рис. 69, Б).

Питание трихоплакса происходит двумя способами. К. Грелль описал способ внешнего пищеварения у трихоплакса. Он обнаружил, что клетки «брюшной» стороны способны выделять ферменты и переваривать пленку бактерий, покрывающую субстрат. К. Грелль считал, что это единственный способ питания у трихоплакса, и потому придерживался гипотезы происхождения пластинчатых от «плакулы» (по О. Бючли), согласно которой предок многоклеточных был двуслойной колонией жгутиконосцев.

Второй способ питания трихоплакса — фагоцитоз. Пищеварительные вакуоли в клетках трихоплакса были обнаружены давно, но их природа не была доказана. Только в 1986 г. немецкий ученый Вендерот экспериментально доказал фагоцитоз у трихоплакса. Он кормил трихоплаксов убитыми дрожжевыми клетками и выяснил, что фагоцитоз для них основной способ питания.

Трихоплаксы загоняли пищевые частицы биением жгутиков покровных клеток на спину, где пища поглощалась веретенovidными клетками, которые способны выступать наружу через поры между жгутиковыми клетками. Перегруженные пищеварительными вакуолями клетки становились короткими, амёбоидными и занимали свое место в толще паренхимы. После переваривания пищи они снова вытягивались и становились веретенovidными. Так подтвердилась идея И. И. Мечникова о фагоцитозе как наиболее примитивном способе питания у многоклеточных.

Размножение трихоплакса, как показал К. Грелль, происходит бесполым и половым путем. Бесполое размножение осуществляется делением тела надвое или путем отщипывания «бродяжек» со спинной стороны. Известен и половой процесс у трихоплакса. Если яйцеклетки были обнаружены Греллем в 1971 г., то спермин в форме S-клетки им были выявлены только в 1981 г. Выяснено, что сперматозоиды у трихоплаксов без жгутиков. Оплодотворенные яйцеклетки претерпевают равномерное дробление, которое прослежено до 32 бластомеров. Личинка трихоплакса пока неизвестна.

Клетки трихоплакса не полностью утратили самостоятельность. При извлечении из тела они сползаются в агрегаты и могут постепенно развиваться в целый организм. Клетки трихоплакса обладают высокими регенерационными возможностями.

Всего описано два вида трихоплаксов из Атлантического и Тихого океанов. Они хорошо содержатся в морских аквариумах и являются прекрасными лабораторными объектами.

Анализ морфологии трихоплакса дает основание утверждать, что это действительно фагоцителлообразный организм, по-видимому, потомок реликтовой фауны первых многоклеточных животных на Земле. У трихоплаксов нет еще зародышевых листков, кишечника, рта, нервной системы и мышечных клеток. Несомненно, что это самые примитивные современные многоклеточные.

Надраздел II. Паразои (Parazoa)

Паразои — примитивные многоклеточные, у которых клетки функционально дифференцированы и имеют тенденцию к образованию тканей. Специализированных органов нет. К этому надразделу относится лишь один тип современных животных — губки. В отличие от фагоцителлообразных, у них множество типов клеток, выполняющих разную функцию, что свидетельствует об их эволюционной продвинутости. Вместе с тем паразои совсем неподвижны, хотя и обладают животным способом питания. Название Parazoa в переводе с латинского означает «как бы животные».

Тип Губки (Porifera, или Spongia)

Губки — неподвижные прикрепленные животные, обитающие преимущественно в морях, реже в пресных водах. Они имеют форму наростов, ковриг, бокалов или напоминают ветвящиеся стебли (рис. 70). Губки

могут быть одиночными животными, но значительно чаще образуют колонии. Долгое время губки относили к зоофитам — промежуточным формам между растениями и животными. Принадлежность губок к животным впервые была доказана Р. Эллисом в 1765 г., который обнаружил явление фильтрации воды через тело губок и голозойный тип питания. Р. Грант (1836) впервые выделил губок в самостоятельный тип Губки (Porifera).

Всего известно 5000 видов губок. Это древняя группа животных, известная с докембрия.

Общая характеристика типа губок. Губки сочетают в себе признаки примитивных многоклеточных животных со специализацией

к неподвижному образу жизни. О примитивности организации губок свидетельствуют такие признаки, как отсутствие тканей, органов, высокая регенерационная способность и взаимопревращаемость многих клеток, отсутствие нервных и мышечных клеток. Им свойственно только внутриклеточное пищеварение.

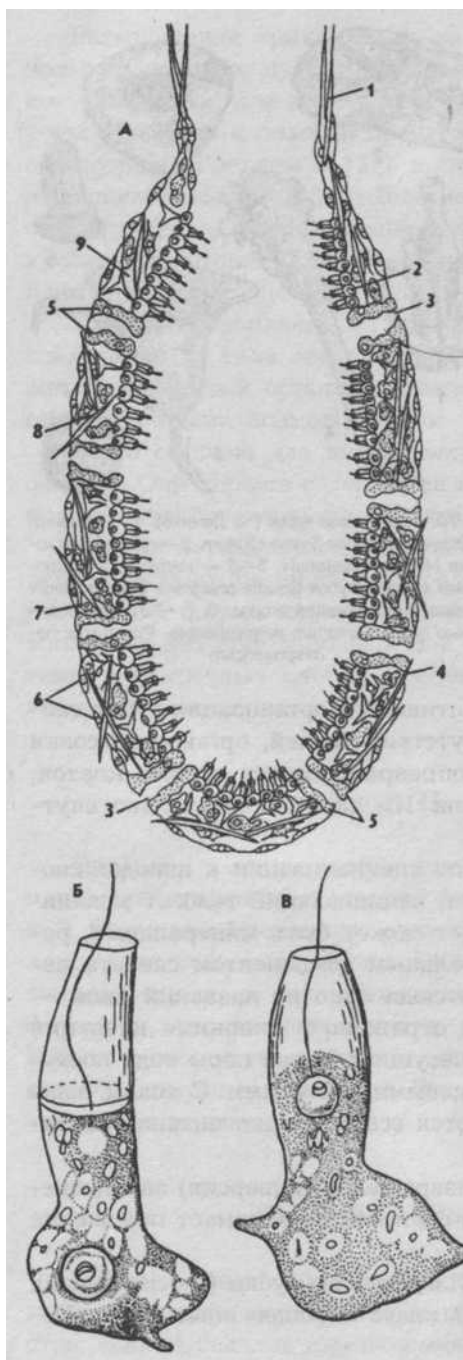
С другой стороны, губки несут черты специализации к неподвижному образу жизни. У них имеется скелет, защищающий тело от механических повреждений и хищников. Скелет может быть минеральный, роговой или смешанной природы. Обязательным компонентом скелета является роговое вещество — спонгин (отсюда одно из названий типа — Spongia). Тело пронизано порами. Это отражено в синониме названия типа — Porifera (pori — поры, fera — несущие). Через поры вода поступает внутрь тела со взвешенными пищевыми частицами. С током воды через тело губок пассивно осуществляются все функции: питание, дыхание, выделение, размножение.

В процессе онтогенеза происходит извращение (инверсия) зародышевых пластов, т. е. первичный наружный слой клеток занимает положение внутреннего слоя, и наоборот.

Выделяют три класса губок: класс Известковые губки (Calcispongiae), класс Стекланные губки (Hyalospongiae), класс Обыкновенные губки (Demospongiae).



Рис. 70. Форма тела губок (по Догелю): 1 — колония бокаловидных губок *Sycon ciliatum*, 2 — аморфная колония *Mycale ochotensis*, 3—5 — индивидуализированные колонии губок *Geodia phlegraei*, *Chondrocladia gigantea*, *Semisuberites arctica*, 6, 7 — вторичноодиночные губки *Tentorium semisuberites*, *Polymastis hemisphaericum*

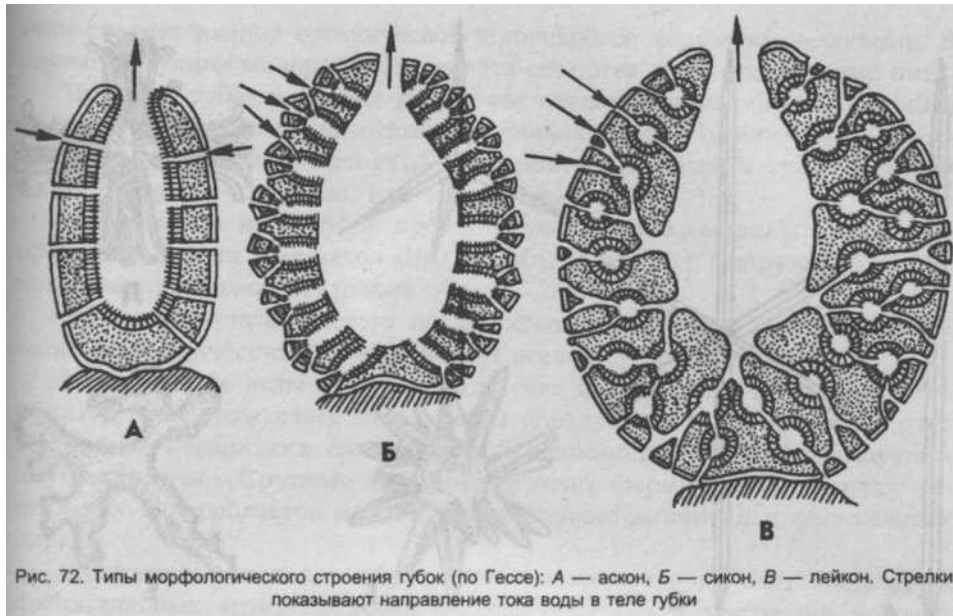


Внешнее и внутреннее строение губок. Одиночные губки в простейшем случае имеют форму бокала, например *Sycon* (рис. 70, 2). Такая форма обладает гетеропольярной осевой симметрией. У бокаловидной губки различают подошву, которой она прикрепляется к субстрату, а на верхнем полюсе — устье — оскулюм.

Через тело губок постоянно осуществляется ток воды: через поры вода поступает в губку, а из устья выходит. Направление тока воды в губке определяется движением жгутиков особых воротничковых клеток. У колониальных губок имеется множество устьев (оскулюмов) и осевая симметрия нарушается.

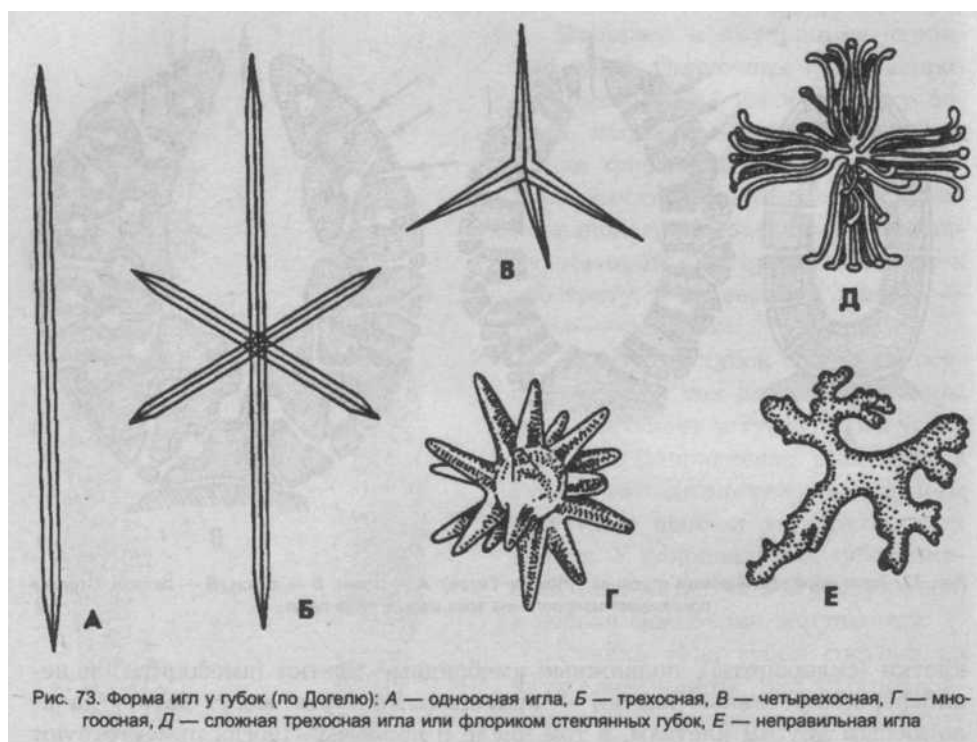
Стенка тела губок состоит из двух слоев клеток (рис. 71): покровных клеток (пинакоцитов) и внутреннего слоя жгутиков воротничковых клеток (хоаноцитов), которые выполняют функцию фильтрации воды и фагоцитоза. Хоаноциты имеют вокруг жгутика воротничок в форме воронки. Воротничок образован из сцепленных микроворсинок. Между слоями клеток имеется студенистое вещество — мезогля, в которой расположены отдельные клеточные элементы. К ним относятся: звездчатые опорные клетки (колленциты), скелетные

Рис. 71. Строение губки *Ascon* (по Хадорну): А — продольный разрез, Б, В — хоаноциты; 1 — скелетные иглы у оскулюма. 2 — хоаноцит, 3 — пора, 4 — скелетная игла, 5 — пороцит, 6 — пинакоциты, 7 — амебоциты, 8, 9 — мезогля с клеточными элементами



клетки (склероциты), подвижные амeboидные клетки (амебоциты) и недифференцированные клетки — археоциты, которые могут давать начало любым другим клеткам, в том числе и половым. Иногда присутствуют слабосокращающиеся клетки — миоциты. Среди пинакоцитов различают особые клетки — пороциты со сквозной порой. Пороцит способен к сокращению и может открывать и закрывать пору. Поры рассеяны по всему телу губки или образуют скопления.

Различают три типа морфологического строения губок: аскон, сикон, лейкон (рис. 72). Наиболее простой из них аскон. Асконоидные губки — мелкие одиночные, у которых вода поступает через поры и поровые каналы, пронизывающие стенку тела, в атриальную полость, выстланную хоаноцитами, а затем через оскулюм выходит наружу. Губки типа сикон крупнее, с более толстыми стенками, в которых имеются жгутиковые камеры. Ток воды в губках сиконоидного типа происходит по следующему пути: поры, поровые каналы, жгутиковые камеры, атриальная полость, оскулюм. В отличие от асконоидных губок у сиконоидных хоаноциты выстилают не атриальную полость, а многочисленные жгутиковые карманы в толще стенки тела. Это увеличивает пищеварительную поверхность губок и повышает эффективность фагоцитоза. Атриальная полость у сиконоидных выстлана пинакоцитами. Наиболее сложный тип строения — лейкон. Это колониальные губки с многочисленными оскулюмами. В мощном слое мезоглеи много скелетных элементов. Стенка



тела пронизана сетью каналов, связывающих многочисленные жгутиковые камеры. Ток воды в лейконоидной губке осуществляется по пути: поры — поровые каналы — жгутиковые камеры — выносящие каналы — атриальная полость — оскулюм. У лейконоидных губок наибольшая пищеварительная поверхность.

Тип строения губок не отражает их систематического родства. В разных классах губок имеются представители с разным морфологическим строением. Это свидетельствует о параллельных путях эволюции в разных классах губок. Преимущество усложнения строения губок оказалось в том, что с увеличением размеров тела губок увеличивалась пищеварительная поверхность слоя хоаноцитов и усиливалась интенсивность фильтрации. Например, губка *Leusonia* (лейкон) размером в 7 см профильтровывает за сутки 22 л воды.

Скелет губок внутренний и образуется в мезоглее. Скелет может быть минеральным (известковым или кремниевым), роговым или смешанным — кремниевороговым.

Минеральный скелет представлен иглами (спикулами) различной формы: 1-, 3-, 4- и 6-осными и более сложного строения (рис. 73). В со-

став скелета входит органическое рогоподобное вещество — спонгин. В случае редукции минерального скелета остаются лишь спонгиновые нити.

Примеры губок с разным по составу скелетом: лейкандра (*Leucandra*) обладает известковым скелетом; стеклянная губка (*Hyalonema*) — кремниевым; губка-бадяга (*Spongilla*) — кремнево-роговым, а туалетная губка (*Euspongia*) — роговым, или спонгиновым.

Известковые иглы губок представляют собой кристаллы кальцита с примесью других элементов (Ba, Sr, Mn, Mg и др.). Снаружи иглы покрыты органической оболочкой.

Кремниевые иглы состоят из аморфного кремнезема, располагающегося концентрическими слоями вокруг осевой органической нити.

Минеральные иглы образуются за счет деятельности клеток — склероцитов, при этом известковые иглы образуются внеклеточно за счет выделений нескольких склероцитов, а кремниевые иглы формируются внутриклеточно. Крупные кремниевые иглы формируются за счет нескольких склеробластов или внутриклеточного синцития с несколькими ядрами.

Спонгиновые волокна образуются внеклеточно за счет выделения фибриллярных нитей клетками — спонгиоцитами. Спонгиновые волокна цементируют иглы в составе кремнево-рогового скелета.

Роговые и бесскелетные губки — явление вторичное.

Физиология губок. Губки неподвижны. Однако известно, что пороциты, несущие поры, и оскулюмы губок могут медленно сужаться и расширяться за счет сокращений клеток-миоцитов и цитоплазмы некоторых других клеток, окружающих эти отверстия. К числу подвижных клеток относятся амебоциты, выполняющие транспортную функцию в мезоглее. Они переносят пищевые частицы от хоаноцитов к другим клеткам, удаляют экскреты, а в период размножения переносят спермин по мезоглее к яйцеклеткам. В постоянной активности находятся жгутики хоаноцитов. Благодаря синхронному движению жгутиков создается постоянный ток воды в губке, доставляющий пищевые частицы и свежие порции воды с кислородом. Хоаноциты захватывают пищу псевдоподиями, часть пищевых частиц переваривают сами, а часть передают амебоцитам, которые выполняют основную пищеварительную и транспортную функции в теле губок.

Размножение и развитие губок. Размножение у губок может быть бесполом и половым. Бесполое размножение осуществляется наружным или внутренним почкованием. В первом случае на теле губки образуется выпячивание, на вершине которого прорывается оскулюм. У одиночных губок почки отделяются от материнского тела и образуют самостоятельные организмы, а у колониальных губок почкование приводит к росту колонии. Пресноводные губки бадяги (*Spongilla*) способны к внутреннему

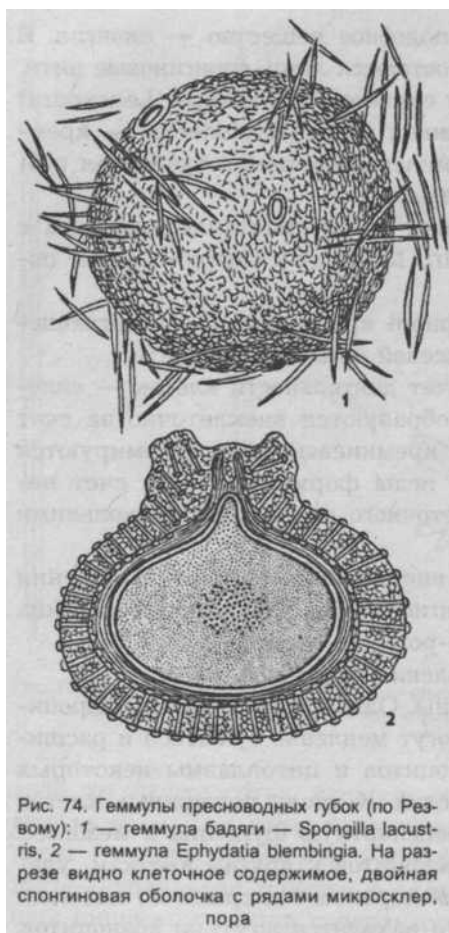


Рис. 74. Геммулы пресноводных губок (по Резвому): 1 — геммула бадяги — *Spongia lacustris*, 2 — геммула *Ephydatia blebbingia*. На разрезе видно клеточное содержимое, двойная спонгиновая оболочка с рядами микросклер, пора

почкованию. При этом в мезоглее образуются внутренние почки — геммулы (рис. 74). Обычно формирование геммул начинается осенью перед отмиранием материнской колонии. При этом архециты образуют в мезоглее скопления, вокруг которых склероциты образуют двойную спонгиновую оболочку с кремневыми иглами или сложными скелетными элементами — амфидисками.

Весной из геммулы через особую пору выходят архециты, которые начинают делиться. В дальнейшем из них формируются все типы клеток губки. Из множества геммул в скелетном остове материнской колонии формируется новая — дочерняя. Геммулы выполняют также функцию расселения, так как они разносятся течениями. При пересыхании пресных водоемов геммулы могут переноситься ветром в другие водоемы. Образование геммул — результат приспособления губок к жизни в пресных водах.

Половое размножение описано для известковых и кремнево-роговых губок. Обычно губки гермафродитны, реже раздельнополы.

Половые клетки формируются в мезоглее из недифференцированных клеток — архецитов. Оплодотворение перекрестное. Сперматозоиды из мезоглеи выходят в атриальную полость, а из нее наружу. С током воды спермин выпадают через поры в тело другой губки, а затем проникают в мезоглею, где происходит слияние с яйцеклетками. В результате дробления зиготы формируется личинка, которая покидает тело материнской губки, затем оседает на дно и превращается во взрослую губку. Особенности эмбриогенеза и типы личинок различны у разных губок.

У некоторых известковых губок, например у *Clathrina* (рис. 75, А), в результате дробления зиготы образуется личинка целобластула, состоящая из одинаковых по размеру клеток со жгутами. Целобластула выходит в воду, а затем у нее происходит иммиграция части клеток в бласто-

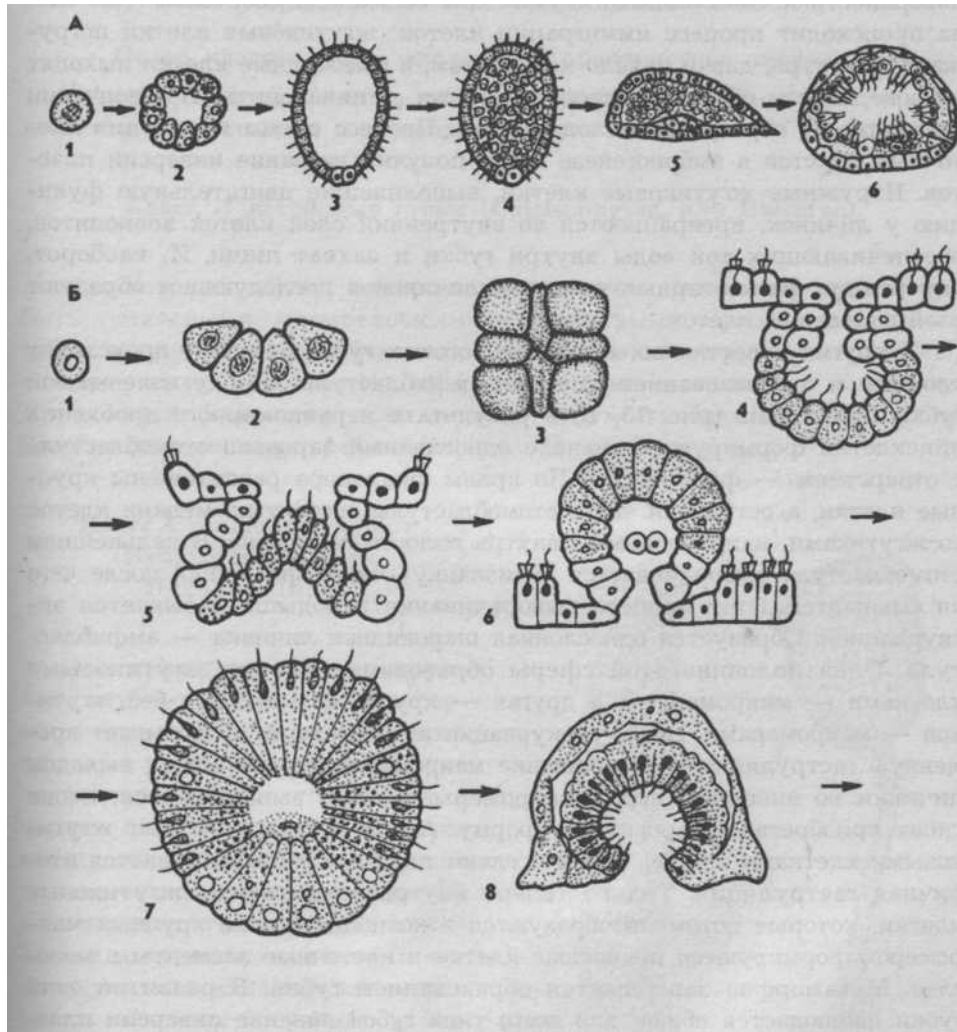


Рис. 75. Развитие губок (из Малахова): А — фазы развития губки *Clathrina*: 1 — зигота, 2 — равномерное дробление зародыша, 3 — личинка целобластулы (в воде), 4 — паренхимула (в воде), 5 — осевшая личинка (куколка) с инверсией пластов, 6 — образование губки со жгутиковыми камерами. Б — фазы развития губки *Leucosolenia*: 1 — зигота, 2, 3 — неравномерное дробление зародыша, 4 — образование стомобластулы с микромерами и макромерами (жгутики микромеров обращены внутрь). 5 — выворачивание (экскурвация) стомобластулы через фиалопор, 6 — образование амфибластулы и временное впячивание макромеров в бластоцель, 7 — восстановление амфибластулой сферической формы и ее выход в воду, 8 — превращение осевшей личинки в губку с инверсией пластов

цель. Они теряют жгутики, приобретают амебоидную форму. Так формируется двуслойная личинка паренхимула с жгутиковыми клетками на поверхности и амебоидными внутри. Она оседает на дно, после чего снова происходит процесс иммиграции клеток: жгутиковые клетки погружаются внутрь, давая начало хоаноцитам, а амебоидные клетки выходят на поверхность, образуя покровные клетки — пинакоциты. По окончании метаморфоза образуется молодая губка. Процесс смены положения клеточных пластов в эмбриогенезе губок получил название инверсии пластов. Наружные жгутиковые клетки, выполнявшие двигательную функцию у личинок, превращаются во внутренний слой клеток хоаноцитов, обеспечивающих ток воды внутри губки и захват пищи. И, наоборот, внутренние фагоцитарные клетки у личинок в последующем образуют слой покровных клеток.

У других известковых и кремниероговых губок развитие происходит сложнее и с образованием личинки амфибластулы. Так, у известковой губки *Leucoslenia* (рис. 75, Б) в результате неравномерного дробления яйцеклетки формируется вначале однослойный зародыш стомобластула с отверстием — фиалопором. По краям фиалопора расположены крупные клетки, а остальная часть стомобластулы состоит из мелких клеток со жгутиками, направленными внутрь полости зародыша. В дальнейшем стомобластула выворачивается «наизнанку» через фиалопор, после чего он смыкается. Этот процесс выворачивания зародыша называется экскурвацией. Образуется однослойная шаровидная личинка — амфибластула. Одна половина этой сферы образована мелкими жгутиковыми клетками — микромерами, а другая — крупными клетками без жгутиков — макромерами. После экскурвации амфибластула испытывает временную гастрюляцию — впячивание макромеров внутрь. Перед выходом личинки во внешнюю среду макромеры обратно выпячиваются, и она снова приобретает шаровидную форму. Амфибластулы плавают жгутиковыми клетками вперед, затем оседают на дно и у них начинается вторичная гастрюляция. Только теперь внутрь впячиваются жгутиковые клетки, которые потом преобразуются в хоаноциты, а из крупных макромеров формируются покровные клетки и клеточные элементы в мезоглее. Метаморфоз завершается образованием губки. В развитии этой губки наблюдается общее для всего типа губок явление инверсии пластов. Если при первой гастрюляции амфибластулы положение наружного слоя занимают жгутиковые микромеры, а внутреннего слоя — макромеры, то после второй гастрюляции слои клеток меняют свое положение на диаметрально противоположное. По сравнению с развитием губки *Clathrina* у *Leucoslenia* более прогрессивный способ гастрюляции, происходящий не путем иммиграции отдельных клеток, а путем инвагинации клеточного пласта.

Инверсия пластов в эмбриогенезе губок свидетельствует о функциональной пластичности клеточные слоев, которые не следует отождествлять с зародышевыми пластами высших многоклеточных.

Обзор классов губок, экология и практическое значение.

В основу подразделения губок на классы положены особенности химического состояния и строения скелета.

Класс Известковые губки (Calcispongiae, или Calcareae)

Это морские губки с известковым скелетом. Скелетные иглы могут быть трехосными, четырехосными и одноосными. Среди известковых губок встречаются одиночные бокаловидные или трубчатые формы, а также колониальные. Их размеры не превышают 7 см в высоту. Представителями этого класса могут служить бокаловидная губка *Sycon* и колониальная *Leucandra* (рис. 70, 1).

Класс Стекланные губки (Hyalospongiae, или Hexactinellida)

Это преимущественно крупные, глубоководные морские формы с кремниевым скелетом, состоящим из шестиосных игл. Иногда отдельные иглы редуцируются, а в ряде случаев иглы спаиваются между собой и образуют амфидиски или сложные решетки (рис. 76). Стекланные губки обладают красивым ажурным скелетом и используются в качестве коллекционных объектов и сувениров. Например, очень ценится губка — корзинка Венеры (*Euplectella asper*) в форме ажурного цилиндра, стеклнная губка — гиалонема (*Hyalonema*) с длинным хвостовым стержнем из толстых кремниевых игл. Тело некоторых представите-

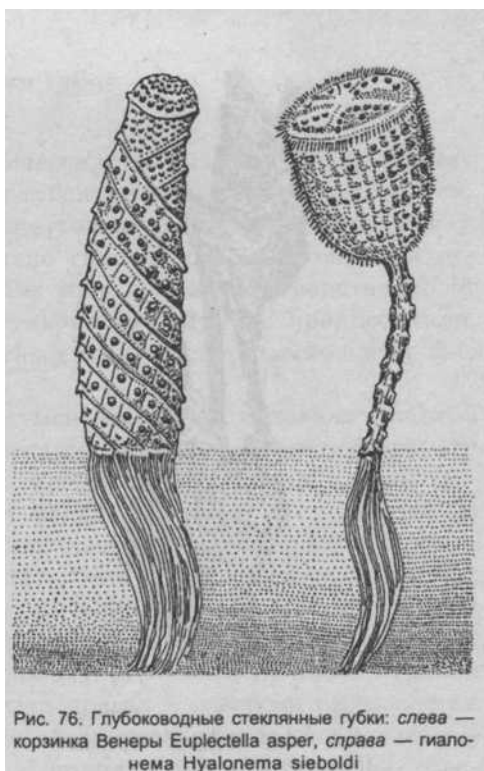


Рис. 76. Глубоководные стекланные губки: слева — корзинка Венеры *Euplectella asper*, справа — гиалонема *Hyalonema sieboldi*

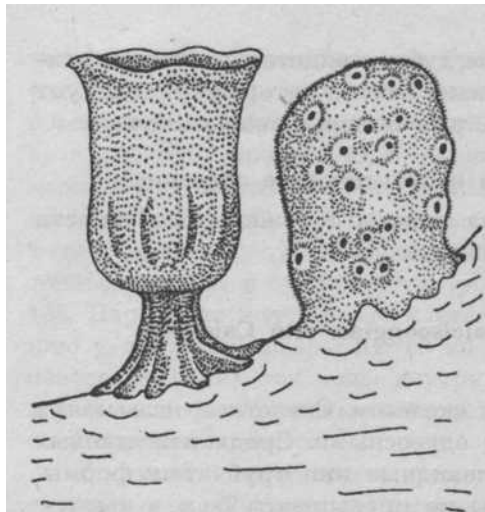


Рис. 77. Кремнегоровые губки: слева — кубок Нептуна *Poterion neptuni*, справа — туалетная губка *Spongia officinalis*

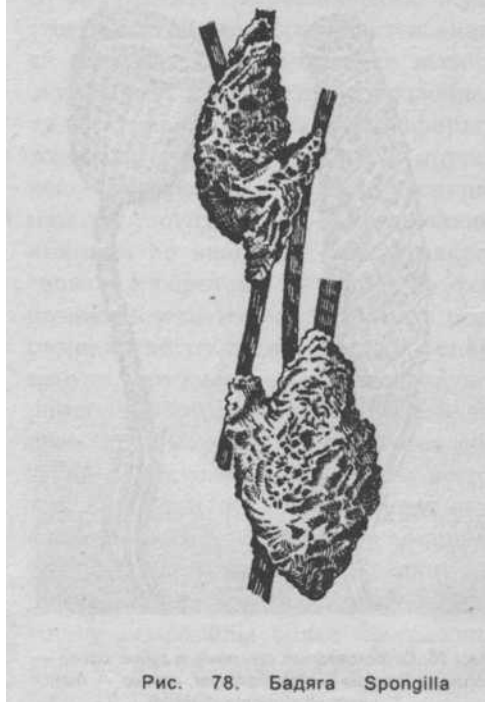


Рис. 78. Бадяга *Spongilla*

лей стеклянных губок достигает около 1 м в длину, а пучок игл, при помощи которых губка закрепляется в мягком грунте, может быть до 3 м. Промысел стеклянных губок осуществляется в основном у берегов Японии.

Класс Обыкновенные губки (Demospongiae)

Рассматриваемый класс включает подавляющее большинство современных видов губок. У них скелет кремниевый в сочетании со спонгиновыми нитями. Но у некоторых видов кремниевые иглы редуцируются и остается лишь спонгиновый скелет. Кремниевые иглы — четырехосные или одноосные.

Обыкновенные губки разнообразны по форме, размерам, окраске. В полосе прибоя губки обычно имеют форму наростов, ковриг, подушек. Таковы морские губки геодии (*Geodia*) шаровидной формы, морские апельсины (*Tethya*), пробковые губки (*Subrites*). На больших глубинах губки могут быть ветвистыми или трубчатыми, бокаловидными. Среди красивых губок выделяется кубок Нептуна (*Poterion neptuni*, рис. 77). К промысловым губкам относится туалетная губка (*Spongia zimосса*) с мягким спонгиновым скелетом. Промысел туалетных губок развит в Средиземном, Красном морях, а также в Карибском море, Индийском океане. У берегов Флориды и Японии созданы

искусственные плантации. Используются туалетные губки не только для мытья, но и как полировочный материал или фильтры. Среди губок встречаются сверлящие формы (*Cliona*), повреждающие известковые раковины моллюсков, в том числе и промысловых видов (устриц, мидий).

Группу пресноводных губок представляют губки бадяги. У нас встречается около 20 видов пресноводных губок, из которых большинство обитает в озере Байкал. Наиболее обычна в наших реках бадяга (*Spongilla lacustris*) комковатой или кустистой формы (рис. 78). Она поселяется на камнях, корягах, кусках древесины. Ранее бадягу использовали в медицине как средство при ревматизме, ушибах.

Большинство губок — активные биофильтраторы, освобождающие воду от взвешенных органических и минеральных частиц. Например, губка бадяга размером в палец за сутки профильтровывает 3 л воды. Губки имеют важное значение в биологической очистке морских и пресных вод. В последнее время в некоторых губках обнаружены биологически активные вещества, которые найдут широкое применение в фармакологии.

Филогения губок

Губки — примитивная группа многоклеточных, без дифференцированных тканей и органов. Клетки губок легко взаимопревращаются, изменяя свою функцию. Пищеварение только внутриклеточное, как у простейших. Существовало несколько гипотез о происхождении губок. Одни ученые считали, что губки произошли непосредственно от колониальных воротничковых жгутиконосцев. Другие предполагали, что губки близки к кишечнополостным по сходству личиночных фаз развития и имели общих предков.

В настоящее время наиболее аргументированной признана гипотеза происхождения губок от гипотетического предка — фагоцителлы (по Мечникову), общего для нескольких типов низших многоклеточных. Личинка губок паренхимула — живая модель фагоцителлы и близка по строению самым архаичным многоклеточным — *Phagocytellozoa*, к которым относится *Trichoplax*. Если считать, что онтогенез губок проливает свет на их историческое развитие, то можно предположить, что их предок был свободноплавающим организмом, подобно паренхимуле или скользящему на ресничках трихоплаксу. Но эволюционный переход предков губок к сидячему образу жизни привел к инверсии слоев клеток. При этом жгутиковые клетки, ранее обеспечивавшие движение плавающего предка, погрузились внутрь и приняли на себя функцию обес-

печения тока воды через тело губок, а внутренние клетки вышли на поверхность и стали покровными. В связи с неподвижным образом жизни у губок развились защитные приспособления: скелет, а в некоторых случаях ядовитые свойства.

В последнее время оспаривается концепция инверсии зародышевых листков у губок. По мнению Г. П. Коротковой (1981) и В.В.Малахова (1990), у губок нет настоящих зародышевых листков (эктодермы, энтодермы) и их инверсии в эмбриогенезе. Углубленное изучение развития губок показало, что первичный киобласт у губок дифференцировался на хоаноциты и пинакоциты, а фагоцитобласт у губок представлен клетками — фагоцитами в мезоглее. Таким образом, в соответствии с этой концепцией, фагоцитобласт в мезоглее всюду окружен киобластом (хоаноциты и пинакоциты). Это подтверждает близость губок к фагоцителлообразным, так как их тело состоит из киобласта (пинакоциты и хоаноциты) и фагоцитобласта (клеточные элементы мезоглеи). Губки — низшие многоклеточные, не имеющие ни рта, ни кишечника. У них отсутствуют нервные клетки и мускулатура.

Вместе с тем губки специализированы к сидячему образу жизни, что выразилось в развитии фильтрационной системы, массивного скелета и сложной дифференциации клеток.

Темы для обсуждения

1. Черты примитивности организации фагоцителлообразных и паразитов.
2. Отличительные особенности организации Placozoa и Spongia.
3. Черты специализации у губок.
4. Тип питания у Placozoa и Spongia.
5. Сравнение развития у Placozoa и Spongia.
6. Теории происхождения многоклеточных.
7. Происхождение Placozoa и Spongia.

Надраздел III. Эуметазои (Eumetazoa)

Эуметазои (Eumetazoa) — высшие многоклеточные, которые составляют основу животного мира Земли. К ним относится множество типов и классов животных с разным уровнем организации. Однако всем им свойственны такие общие черты, как дифференцированность тканей и органов, присутствие нервных клеток, выраженная интегрированность и це-

лостность отдельных особей, что существенно отличает их от низших многоклеточных (надразделы Phagocytellozoa и Parazoa). У эуметазоев выражена радиальная или билатеральная симметрия тела.

Надраздел Eumetazoa подразделяется на два раздела: Раздел Лучистые (Radiata) и Раздел Билатеральные (Bilateria). Первые обладают радиальной симметрией во внешнем и внутреннем строении, а последние — двусторонней, или билатеральной, симметрией.

Раздел 1. Лучистые (Radiata)

Лучистые характеризуются следующими основными особенностями организации: *лучевой* симметрией, *двуслойностью* строения и наличием кишечной (гастральной) полости и нервной системы диффузного типа.

Тело радиальных животных обладает гетерополярной осью, вокруг которой располагаются в радиальном порядке повторяющиеся морфологические структуры. Гетерополярная ось проходит через два полюса тела животного. Различают оральный (ротовой) и аборальный полюсы. Через ось Radiata можно провести несколько плоскостей симметрии (2, 4, 6, 8 и более), которыми тело делится на симметричные половины. От числа повторяющихся комплексов органов зависит порядок симметрии (4-лучевая, 6-лучевая и т. д.).

Радиальная симметрия, как правило, свойственна малоподвижным или неподвижным животным. Биологическое значение радиальной симметрии в том, что организм с такой симметрией имеет сходные пространственные возможности в захвате пищи и обороне от врагов.

Лучистых называют еще и двуслойными (Diploblastica). Это означает, что в процессе онтогенеза их тело формируется из двух зародышевых пластов, или листков: эктодермы и энтодермы. Эктодерма образует покровы животных, а энтодерма выстилает кишечную полость.

Radiata — морские, реже пресноводные животные. Выделяют два типа среди радиальных: тип Кишечнополостные (Coelenterata) и тип Гребневики (Ctenophora). К кишечнополостным относятся разнообразные медузы, полипы со стрекательными клетками на щупальцах, и потому второе название типа — стрекательные (Cnidaria). Гребневики — исключительно плавающие морские животные с рядами особых гребневидных пластинок, являющихся производными жгутиковых клеток. У них отсутствуют стрекательные клетки, и их называют еще — нестрекательными (Acnidaria). Кишечнополостные и гребневики во многом близки по своей организации, и их долгое время объединяли в один тип. Однако в дальнейшем выяснились существенные различия в их онтогенезе и особенностях организации.

Тип Кишечнополостные (Coelenterata)

Кишечнополостные главным образом морские животные, реже пресноводные, ведущие сидячий или плавающий образ жизни. К ним относятся одиночные и колониальные полипы, а также медузы. Всего известно более 10 тыс. видов кишечнополостных. Они сочетают в себе признаки примитивной организации с чертами специализации к малоподвижному или неподвижному образу жизни. Как и гребневники, они обладают радиальной симметрией, двуслойностью строения, наличием кишечной полости и нервной системы. Название типа связано с развитием у них кишечной, или гастральной, полости. Эта особенность свойственна и гребневикам.

Специфическими признаками типа являются: наличие стрекательных клеток, имеющих значение органов защиты и нападения, и развитие с метаморфозом. Для кишечнополостных характерна пелагическая двуслойная личинка — планула. Реже развитие прямое.

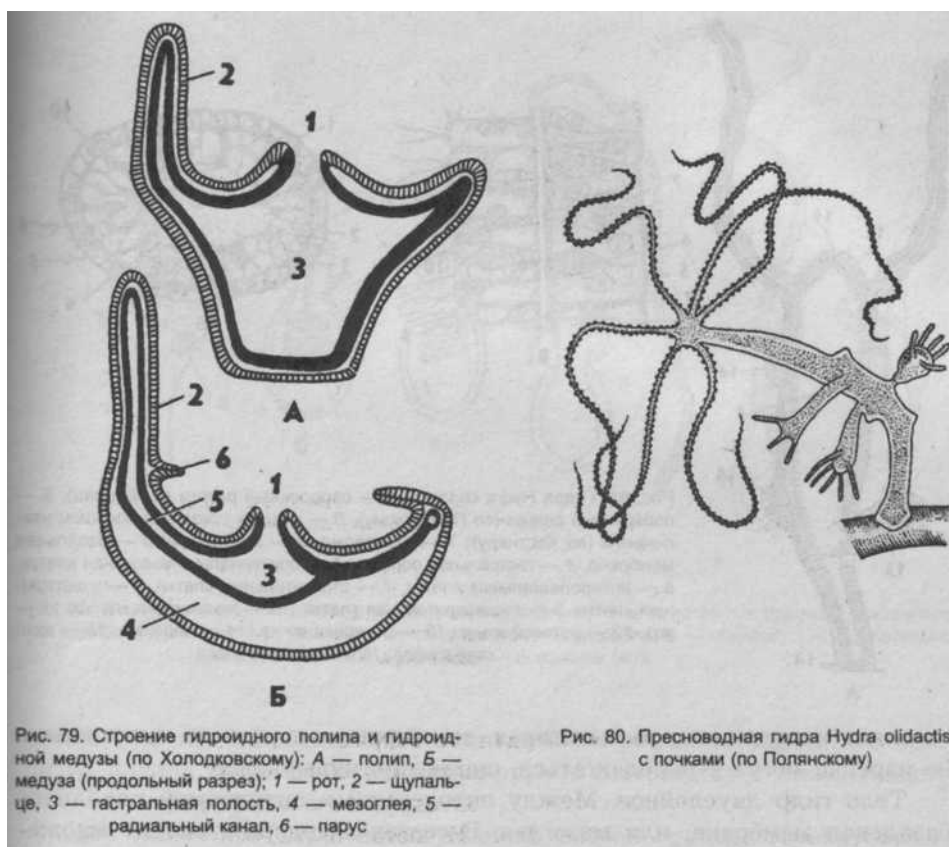
Все кишечнополостные имеют гастральный тип строения, т. е. похожи на гастролу, и представляют собой двуслойный мешок с гастральной полостью внутри. Но в связи с разным образом жизни они существуют в двух морфо-экологических формах — полип и медуза. Это разные жизненные формы: медуза — планктонная, а полип — бентосная прикрепленная (рис. 79). В ряде случаев кишечнополостные образуют колонии из полипоидных или медузоидных особей.

Тип Кишечнополостных (Coelenterata) подразделяют на три класса: класс Гидроидные (Hydrozoa), класс Сцифоидные (Scyphozoa), класс Коралловые полипы (Anthozoa).

Класс Гидроидные (Hydrozoa)

Класс гидроидных объединяет низших представителей типа кишечнополостных. Это в основном морские, реже пресноводные, гидроиды. Нередко они образуют колонии. У многих в жизненном цикле имеется смена поколений: полового — гидроидных медуз и бесполого — полипов. Примитивное строение имеет ряд систем органов: гастральная полость (без перегородок), нервная система (без ганглиев) и органы чувств. Половые железы развиваются в эктодерме. У гидроидных медуз в отличие от сцифоидных радиальные каналы гастральной системы неветвящиеся.

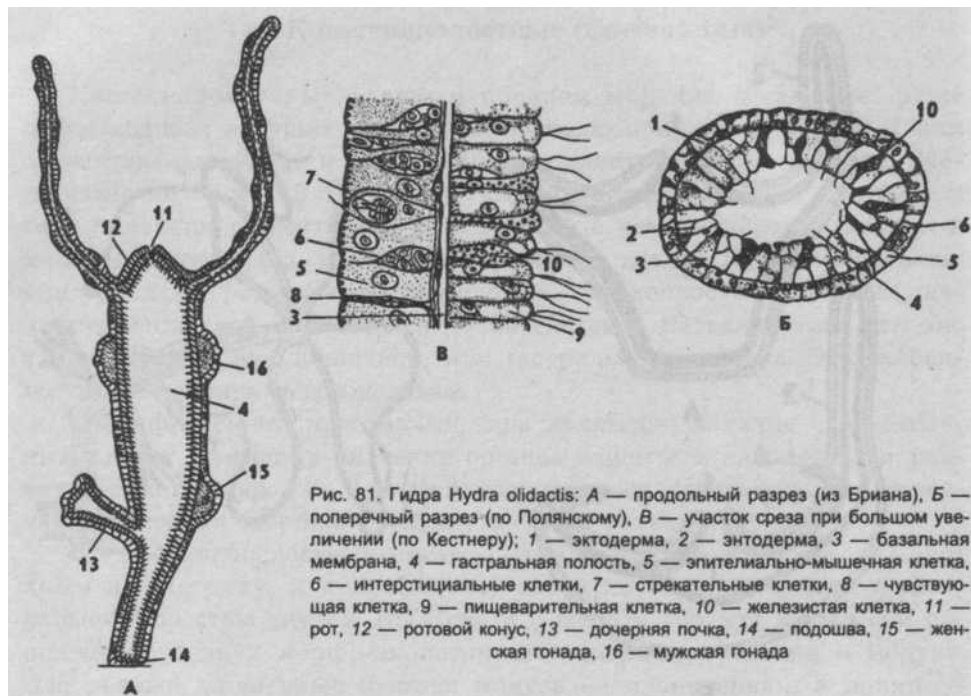
Всего к гидроидным относится около 4 тыс. видов. Класс подразделяется на два подкласса: подкласс Гидроиды (Hydroidea) и подкласс Сифонофоры (Siphonophora).



Подкласс Гидроиды (Hydroidea)

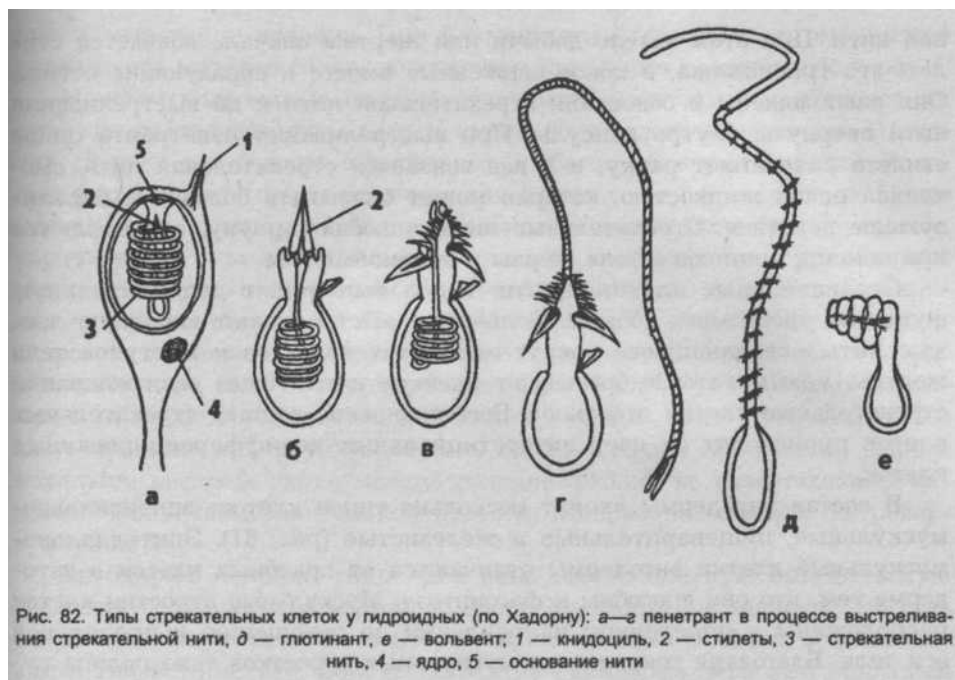
Подкласс Гидроиды (Hydroidea) объединяет колониальные и одиночные формы полипов, а также гидроидных медуз. Колонии полипов могут быть мономорфными (однотипными) и диморфными, реже полиморфными, но без специализации медузоидных особей, наблюдаемой в классе сифонофор. Жизненный цикл гидроидов чаще всего с чередованием полового и бесполого поколений (медуза — полип). Но имеются виды, существующие только в форме полипа или медузы.

Общая характеристика подкласса. Строение гидроидного полипа удобнее всего рассмотреть на примере **пресноводной гидры** (*Hydra*). Это одиночный полип, имеющий вид стебелька, прикрепленного подошвой к субстрату (рис. 80). На верхнем конце тела (оральном полюсе) расположен рот, окруженный щупальцами, число которых может колебаться от 5 до 12. У других гидроидов может быть около 30 щупалец. Гидры обыч-



но сидят неподвижно, то вытягивая, то сокращая свое тело и щупальца, но изредка могут и передвигаться, шагая или кувыркаясь.

Тело гидр двуслойное. Между эктодермой и энтодермой находится базальная мембрана, или мезоглея. В состав эктодермы входит множество клеток с разной функцией (рис. 81). Основу эктодермы составляют эпителиально-мускульные клетки, относящиеся к примитивным клеткам многоклеточных с двойной функцией: покровной и сократительной. Это эпителиальные цилиндрические клетки, на базальном конце которых имеется сократительный отросток, расположенный параллельно продольной оси тела. При сокращении таких отростков тело полипа и его щупальца укорачиваются, а при расслаблении вытягиваются. В промежутках между эпителиально-мускульными клетками располагаются мелкие недифференцированные — *интерстициальные* клетки. Из них могут формироваться любые другие клетки эктодермы, в том числе и половые. В эктодерме имеются нервные клетки звездчатой формы. Они располагаются под эпителиально-мускульными клетками. Они контактируют своими отростками и образуют нервное сплетение. Такая нервная система называется диффузной и является самой примитивной среди многоклеточных. Сгущение нервных клеток наблюдается на подошве и около рта полипа. В ответ на раздражение, наносимое полипу, например



иглой, тело его сокращается. Таким образом, рефлекторный ответ организма полипа носит разлитой характер, что соответствует примитивному типу его нервной системы.

Для гидроидов характерно наличие особой группы стрекательных клеток, служащих для защиты и нападения. Эти клетки в основном сосредоточены на щупальцах и образуют выпуклые скопления — своеобразные стрекательные «батареи». Гидроиды с сильным действием стрекательных клеток несъедобны для многих животных. При помощи стрекательных клеток полипы ловят мелкую добычу, главным образом мелких рачков, личинок водных беспозвоночных, простейших.

Стрекательные клетки могут быть нескольких типов: пенетранты, вольвенты, глютинанты. Из них только пенетранты обладают крапивными свойствами. Клетка-пенетрант — грушевидной формы (рис. 82). В ней расположена крупная стрекательная капсула со спирально закрученной стрекательной нитью. Полость капсулы заполнена едкой жидкостью, которая может переходить и в нить. На внешней поверхности клетки имеется чувствующий волосок — книдоциль. Как показали данные электронной микроскопии, книдоциль состоит из жгутика, окруженного микроворсинками — выростами цитоплазмы. Прикосновение к чувствующему волоску пенетранта вызывает мгновенное выстреливание стрекатель-

ной нити. При этом в тело добычи или жертвы вначале вонзается стилет: это три шипика, в покое сложенные вместе и образующие острие. Они расположены в основании стрекательной нити и до выстреливания нити ввернуты внутрь капсулы. При выстреливании пенетранта шипы стилета раздвигают ранку, и в нее вонзается стрекательная нить, смоченная едкой жидкостью, которая может оказывать болевое и парализующее действие. Стрекательные нити, подобно гарпуну, закрепляются при помощи шипиков в теле жертвы и удерживают ее.

Стрекательные клетки других типов выполняют дополнительную функцию удержания добычи. Вольвенты выстреливают короткую ловчую нить, обвивающуюся вокруг отдельных волосков и выступов тела жертвы. Глютинанты выбрасывают клейкие нити. После выстреливания стрекательные клетки отмирают. Восстановление состава стрекательных клеток происходит за счет интерстициальных недифференцированных клеток.

В состав энтодермы входят несколько типов клеток: эпителиально-мускульные, пищеварительные и железистые (рис. 81). Эпителиально-мускульные клетки энтодермы отличаются от подобных клеток в эктодерме тем, что они способны к фагоцитозу. Мускульные отростки клеток расположены в поперечном направлении по отношению к продольной оси тела. Благодаря сокращению мускульных отростков тело полипа сужается, а при расслаблении расширяется. Эпителиально-мускульные клетки энтодермы имеют жгутики и способны образовывать псевдоподии для захвата пищевых частиц, которые перевариваются в их цитоплазме. Таким образом, эти клетки выполняют три функции: покровную, сократительную и пищеварительную. Железистые клетки энтодермы сильно вакуолизированы и выделяют пищеварительные ферменты в гастральную полость, где происходит внутриполостное пищеварение. У гидроидов наблюдаются две фазы переваривания пищи. Вначале они заглатывают крупный пищевой комок или целое животное, которые подвергаются внутриполостному пищеварению. В результате пища распадается на мелкие частицы. В дальнейшем происходит внутриклеточное пищеварение внутри эпителиально-мускульных пищеварительных клеток. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот наружу.

Размножение гидры происходит бесполым и половым путем. Бесполое размножение происходит почкованием (рис. 80). Половое размножение обычно перекрестное. В эктодерме полипов образуются мужские и женские половые клетки. Мужские клетки образуются в небольших бугорках на верхней части стебелька гидры, а крупная яйцеклетка располагается в выпуклости у основания стебелька. Сперматозоиды через разрыв ткани выходят в воду и проникают в яйцеклетку другой особи. Оплодотворенное яйцо начинает дробиться и покрывается оболочкой. При этом образуется эмбриотека, которая может переносить промерза-

ние и высыхание водоема. При благоприятных условиях в эмбриотеке развивается молодая гидра, которая выходит через разрывы оболочки.

Морские гидроидные полипы отличаются некоторыми особенностями строения от пресноводных гидр и имеют более сложное развитие. В редких случаях они бывают одиночными, а обычно образуют колонии. Колонии формируются путем отпочкования новых особей и похожи на бурые наросты мха, поэтому их часто называют «морской мох». Это буроватые, коричневатые или зеленоватые ветвящиеся колонии гидроидов. Колонии гидроидов нередко диморфны и состоят из полипов двух типов, например, у полипа обелии (*Obelia*, рис. 83). Большая часть особей обелии — гидранты, похожие на гидру. Отличается гидрант от гидры тем, что рот расположен на выступающем ротовом стебельке, вокруг которого располагается множество щупалец без полости внутри, а его гастральная полость продолжается в общий стебель колонии. Пища, захваченная одними полипами, распределяется между членами колонии по разветвленным каналам общей пищеварительной полости, которая называется гастроваскулярной.

Эктодерма колонии гидроидов выделяет скелетную органическую оболочку — перидерму, имеющую опорное и защитное значение. На стебельках колонии эта оболочка образует поперечные складки, обеспечивающие гибкость ветвей. Вокруг гидрантов перидерма образует защитный колокол или гидротеку.

Вторая группа особей в колонии — бластостили в форме стебелька без рта и щупалец (рис. 83). На бластостиле отпочковываются медузы. Бластостиль с молодыми медузами покрыт перидермой, образующей гонотеку. У некоторых полипов медузы в дальнейшем не отрываются от бластостилия (медузоиды) и в них формируются гонады. В других случаях почки прикрепленных медуз так видоизменяются, что представляют собой шаровидные образования с половыми клетками (гонофоры) на теле колонии. Морские гидроидные полипы разнообразны по форме колоний (типа «морского мха», «морского пера», «елочки», «ершика») и типу особей. Например, у Корине (*Coryne*) медузы отпочковываются на гидрантах. У агалопении (*Agalophenia*) каждый гидрант защищен тремя защитными — стрекочущими полипами, а медузоиды спрятаны в «корзиночки», образованные видоизмененными полипами.

Размножение почкованием морских гидроидных полипов приводит к росту колонии. Отламывающиеся веточки колонии могут давать начало новым колониям. Половое размножение морских гидроидов связано с появлением особого полового поколения — гидроидных медуз, реже половые продукты образуются в медузоидных особях колонии полипов. На бластостилиях колонии выпочковываются медузы, которые затем отрываются и ведут плавающий образ жизни. Медузы растут, развиваются, и в

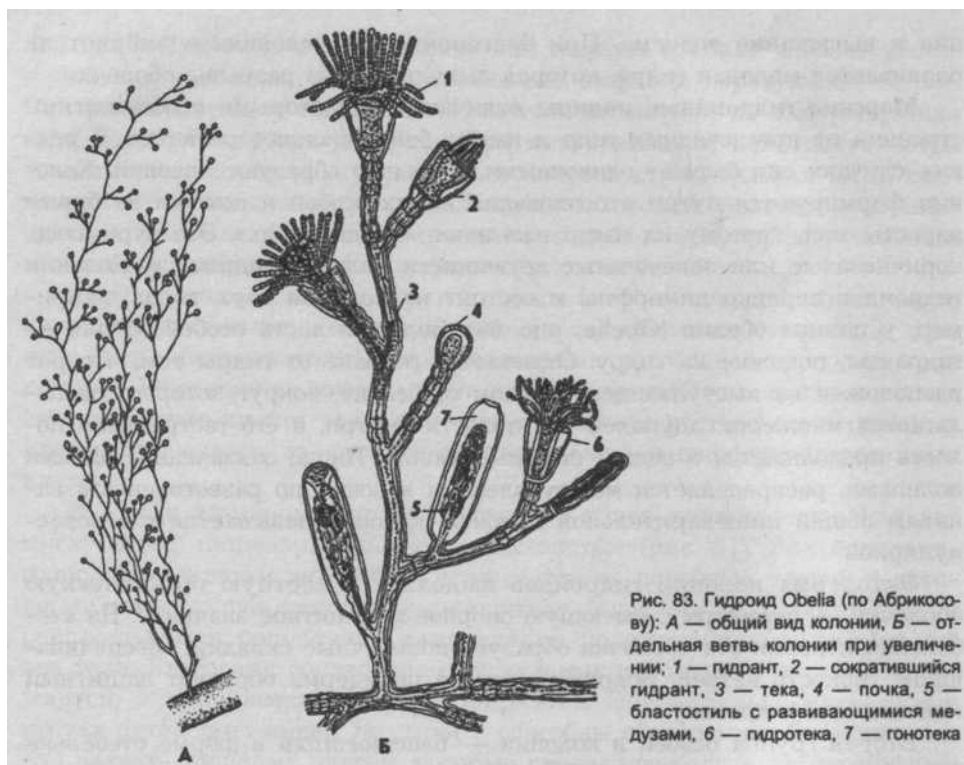
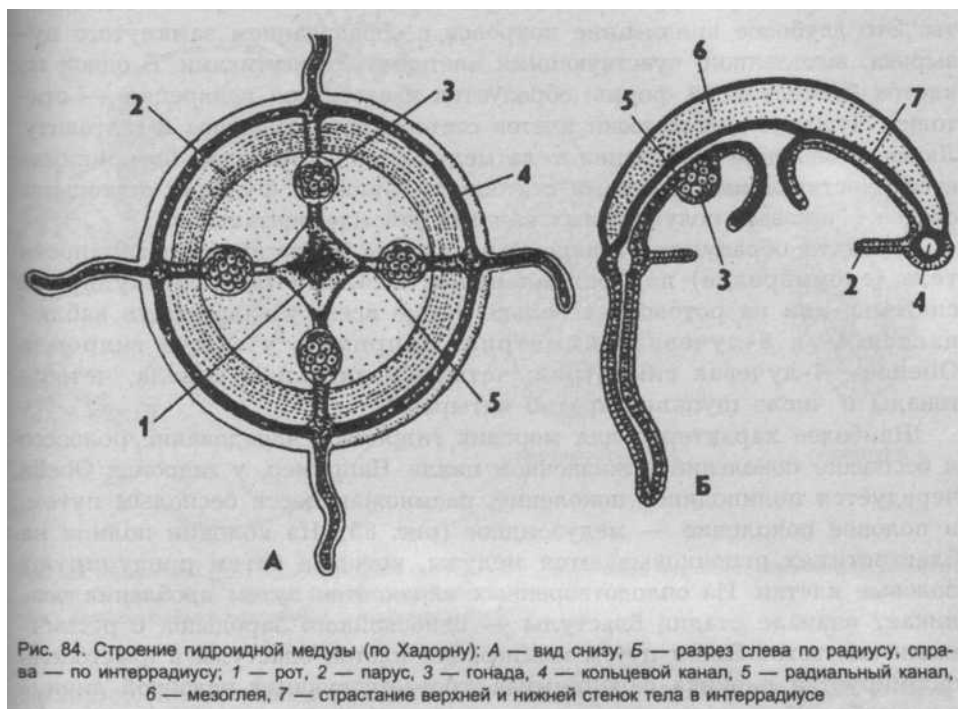


Рис. 83. Гидроид *Obelia* (по Абрикосову): А — общий вид колонии, Б — отдельная ветвь колонии при увеличении; 1 — гидрант, 2 — сократившийся гидрант, 3 — тека, 4 — почка, 5 — бластостиль с развивающимися медузами, 6 — гидротека, 7 — гонотека

них образуются половые железы — гонады. Обычно медузы раздельно-полые, хотя половой диморфизм у них не выражен.

Строение медузы сходно с полипом. Легко представить морфологический переход от полипа к медузе, если перевернуть полип вниз ртом, мысленно укоротить продольную ось тела и увеличить слой межклеточного вещества — мезоглеи. Существуют некоторые плавающие полипы, и их сходство с медузами велико. Однако, несмотря на сходный план организации медуз и полипов, медузы обладают более сложным строением и имеют адаптации к плавающему образу жизни.

У гидромедуз по сравнению с полипами более сложная гастральная полость, имеются примитивные органы чувств и приспособления к активному движению. Медуза имеет форму зонтика или колокола (рис. 84). Выпуклая сторона тела называется эксумбреллой, а вогнутая — субумбреллой. По краю зонтика свешиваются щупальца со стрекательными клетками. На вогнутой стороне тела в центре находится рот, который иногда располагается на длинном ротовом стебельке. Щупальцами медуза ловит добычу (мелких рачков, личинок беспозвоночных), которая подхватывается ротовым стебельком и затем проглатывается. Из рта пища



попадает в желудок, расположенный в центре тела под куполом. От него отходят прямые неветвящиеся радиальные каналы, впадающие в кольцевой канал, опоясывающий край зонтика медузы. Пища переваривается в желудке, распадается на мелкие частицы, которые транспортируются по каналам гастральной полости в разные части тела, где и поглощаются клетками энтодермы. Сложная гастральная полость медуз называется гастроваскулярной системой. Двигутся медузы «реактивно», чему способствует сократительная кольцевая складка эктодермы по краю зонтика, называемая «парусом». При расслаблении паруса вода заходит под купол медузы, а при его сокращении вода выталкивается и медуза движется толчками куполом вперед.

Нервная система медуз диффузного типа, как и у полипов, однако у них имеются скопления нервных клеток по краю зонтика, которые иннервируют «парус», щупальца и органы чувств. У основания щупалец гидромедуз нередко имеются глазки, обычно в виде простых глазных ямок, выстланных чувствующими — ретинальными клетками, чередующимися с пигментными. В некоторых случаях глаза могут быть более сложными — пузырьвидными, с хрусталиком.

У многих гидромедуз присутствуют органы равновесия — статоцисты. Это глубокое впячивание покровов с образованием замкнутого пузырька, выстланного чувствующими клетками со жгутиками. В одной из клеток булавовидной формы образуется известковая конкреция — статолит. Чувствующие волоски клеток статоциста направлены к статолиту. Любое изменение положения тела медузы в пространстве воспринимается чувствующими клетками статоциста. Принцип функций статоциста сходен с таковым полукружных каналов уха млекопитающих.

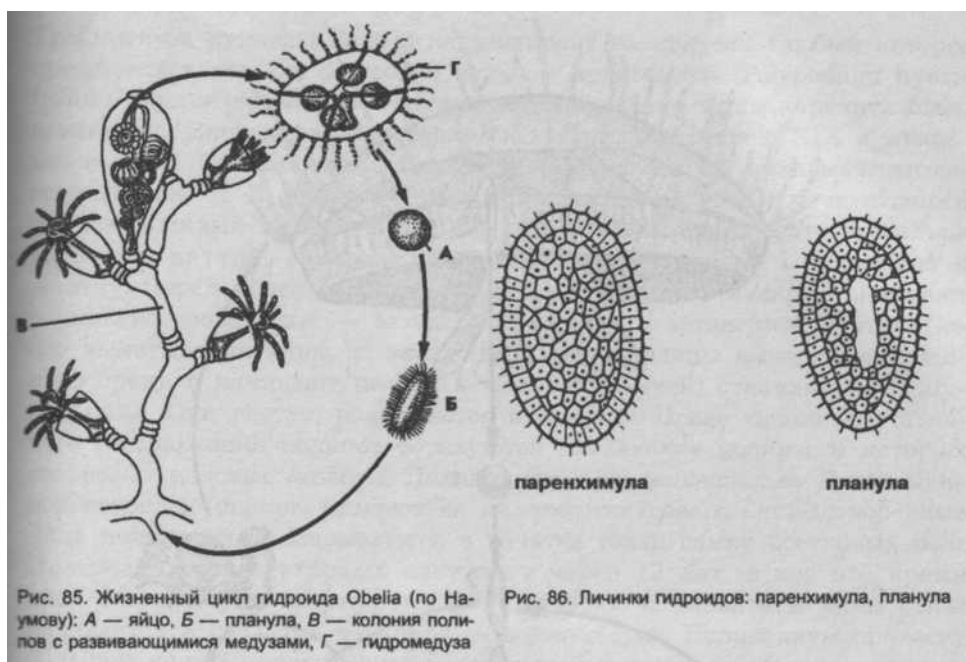
У медуз образуются гонады в эктодерме на вогнутой поверхности тела (субумбрелле) под радиальными каналами гастроваскулярной системы, или на ротовом стебельке. Чаще всего у гидромедуз наблюдается 4- и 8-лучевая симметрия. Например, у медуз гидроида *Obelia* — 4-лучевая симметрия: четыре радиальных канала, четыре гонады и число щупалец кратно четырем.

Наиболее характерно для морских гидроидов чередование полового и бесполого поколений в жизненном цикле. Например, у гидроида *Obelia* чередуется полиподиное поколение, размножающееся бесполым путем, и половое поколение — медузоидное (рис. 85). На колонии полипа на бластостилиях отпочковываются медузы, которые затем продуцируют половые клетки. Из оплодотворенных яйцеклеток путем дробления возникает вначале стадия бластулы — однослойного зародыша с ресничными клетками. Затем путем иммиграции клеток бластулы в бластоцель формируется личинка паренхимула, соответствующая подобной личинке у губок. Но в дальнейшем часть клеток внутри паренхимулы разрушается, и при этом образуется двуслойная личинка — планула с гастральной полостью внутри (рис. 86). Планула плавает при помощи ресничек, а затем оседает на дно, у нее прорывается рот, и она превращается в полипа. Полип путем почкования образует колонию.

У ряда видов гидроидных полипов медузоидное поколение подавляется и половые клетки формируются в видоизмененных медузоидах: в гонофорах или споросаках на колонии полипов. При этом утрачивается чередование поколений. В некоторых случаях, наоборот, подавляется полиподиное поколение и вид существует только в форме медузы (трахимедузы — *Trachylida*).

Подкласс Гидроидные (*Hydroidea*) подразделяется на несколько отрядов.

Отряд Лептолиды (*Leptolida*) — преимущественно морские колониальные полипы. Редко встречаются одиночные формы. Среди подотряда лимномедуз известны пресноводные виды. В колониях имеются полипидные и медузоидные особи. Колонии выделяют органический скелет. Многие морские гидроиды образуют густые заросли на дне. Они относятся к организмам-обрастателям, поселяющимся на днищах кораблей, подводных сооружениях. В последнее время из колоний гидроидов получают



биологически активные вещества. В том числе из полипов рода *Obelia*, широко встречающихся в Средиземном, Черном морях, получают вещество обелин, используемое в медицине для биодиагностики. Подотряд лимномедуз (*Limnomedusae*) характеризуется преобладанием медузоидного поколения. Встречается пресноводная медуза (*Craspedocusta*) (рис. 87).

К лимномедузам относится морская ядовитая медуза — крестовичок (*Gonionemus*), встречающаяся в морях Дальнего Востока. У лимномедуз фаза полипов кратковременная.

Отряд Гидрокораллы (*Hydrocorallia*). Это морские колониальные полипы с известковым скелетом. Медузоиды недоразвиты. Их скелеты известны в ископаемом состоянии с кембрия и силура.

Отряд Хондрофоры (*Chondrophora*). Морские плавающие животные.

Отряд Парусники (*Velella*). Представитель — морской кораблик. Это крупный плавающий полип, обращенный щупальцами вниз. Из его хитиноидной гидротеки образуется треугольный полый парус (рис. 88), удерживающий полипа подобно поплавку у поверхности воды. На нижней поверхности полипа отпочковываются гонофоры или медузы.

Отряд Трахилиды (*Trachylida*) включает гидроидов, существующих в форме медузы, реже в форме полипа. У большинства видов в жизненном цикле отсутствует полипоидное поколение. Трахимедузы — морские плавающие формы. В составе отряда немало паразитирующих видов.

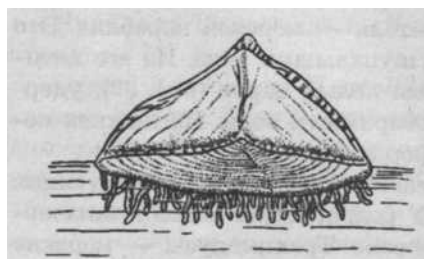
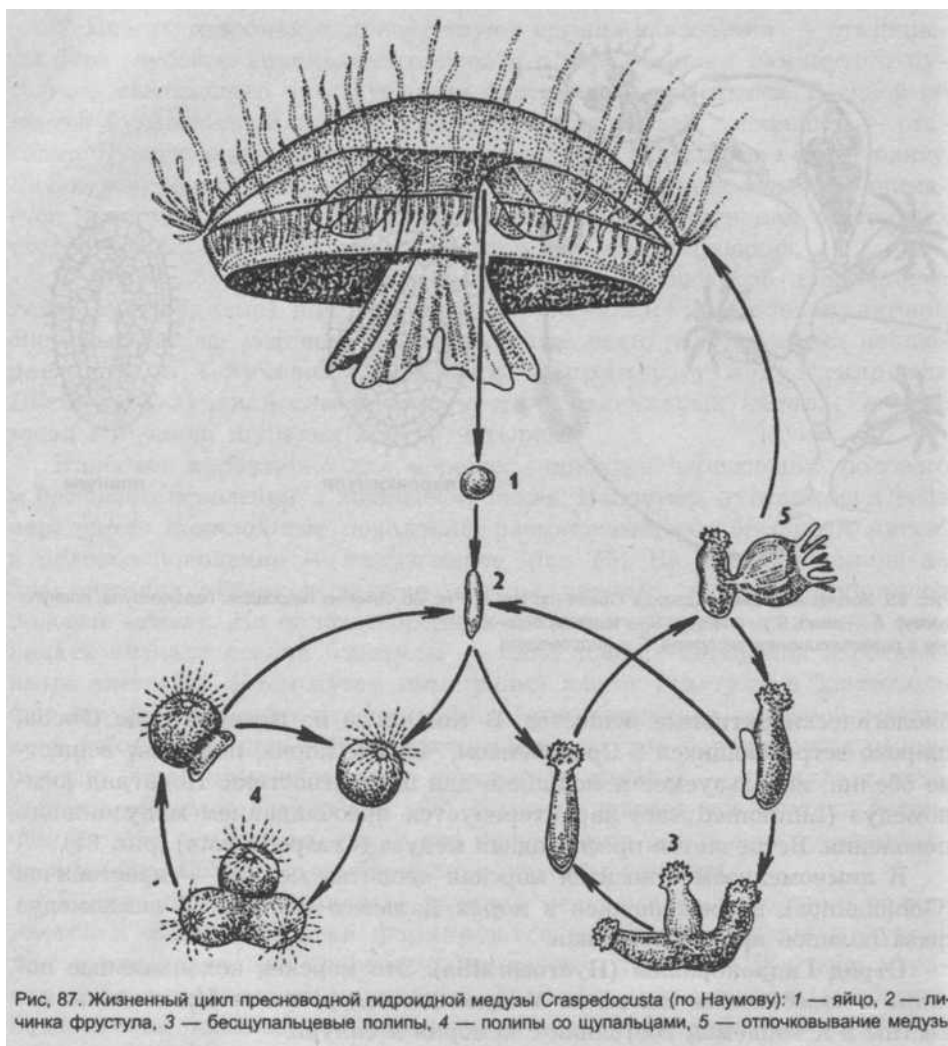


Рис. 88. Морской кораблик *Velella* (по Кестнеру)

Трахимедуза кунина (*Cunina*) паразитирует на медузах. Особый интерес представляет паразит осетровой икры — полиподиум (*Polypodium hydri-forme*). Долгое время систематическое положение этого паразита было неизвестно. Впервые этот паразит был обнаружен еще в XIX в. академиком Ф. В. Овсянниковым. Полностью его жизненный цикл выяснен совсем недавно Е. В. Райковой. Пораженная икра содержит почкующегося полипа. Каждый полипчик как бы вывернут наизнанку. Его щупальца ввернуты внутрь, а энтодерма расположена снаружи и обращена к желтку. Перед нерестом рыбы полипы полиподиума в икре принимают нормальное положение — эктодермой наружу и энтодермой внутрь. После выметывания икры из зараженной икры полипы выходят во внешнюю среду и начинают питаться мелкой добычей, отлавливая ее щупальцами. Они растут, развиваются и делятся. После такого вегетативного размножения полипов образуются плавающие полипы, в которых созревают половые железы. Полиподиумы раздельнополые. Плавающие половозрелые полипы оседают на мальков осетровых. Оплодотворенные яйца полиподиума оказываются в зачатке гонад самки осетровых рыб. Половозрелость осетровых наступает через 12 лет, и все это время яйца полиподиума сохраняются в их гонадах. С развитием икры рыбы начинается и развитие паразита — полиподиума. Полиподиум приносит большой ущерб продуктивности осетровых и снижает качество ценного продукта — осетровой («черной») икры. Для оздоровления популяций осетровых от полиподиума необходимо уничтожать зараженную рыбу и не бросать ее икру в воду.

Отряд Гидры (Hydrida) — одиночные пресноводные полипы, развивающиеся без чередования поколений. Представитель — пресноводная гидра (*Hydra vulgaris*).

Этот отряд включает исключительно пресноводные виды полипов. Гидры — одиночные, примитивные по строению полипы. Их немного (15—20 видов), но распространены они широко по всему миру. Пресноводные гидры — мелкие полипы (в среднем от нескольких миллиметров до 3 см в длину), прикрепляющиеся к пресноводным растениям. Обычно их можно обнаружить прикрепленными к нижней стороне подводных или плавающих листьев. Первые зарисовки гидры сделал изобретатель микроскопа А. Левенгук в XVII в. Но эти животные стали широко известны только после опубликования трудов швейцарского учителя и натуралиста Р. Трамбле (1710—1784). Им была обнаружена зеленая гидра, впоследствии названная *Chlorohydra*. Р. Трамбле опубликовал книгу о строении и жизнедеятельности гидры, в которой доказал ее животную природу. Им были проведены наблюдения за питанием гидр, которые активно захватывали щупальцами мелких рачков. Другой заслугой Р. Трамбле было проведение классических опытов по регенерации гидры. Впервые было доказано, что такие низкоорганизованные многоклеточные организмы,

как гидра, способны регенерировать даже из небольших отрезанных частей тела. За способность к восстановлению отрезанного переднего («головного») отдела тела эти животные были названы К. Линнеем гидрами (Hydra) в честь мифического существа — многоголовой гидры, способной заново отращивать утраченные головы.

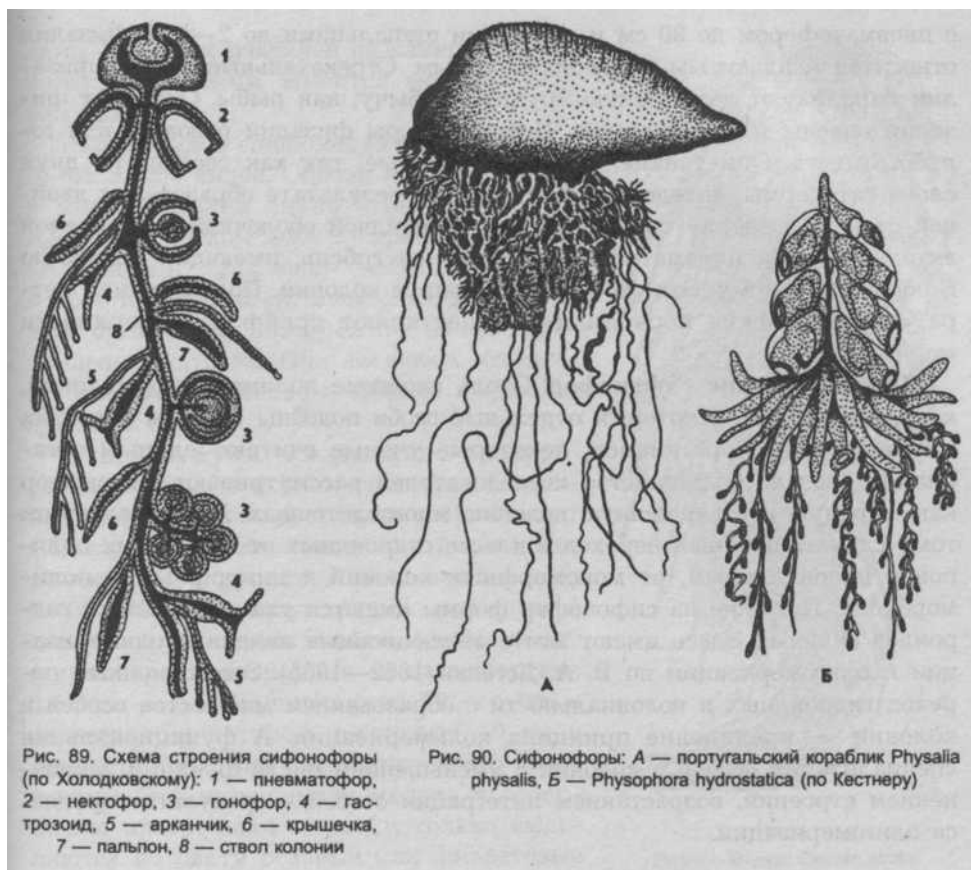
Развитие прямое, без образования личинок.

Подкласс Сифонофоры (Siphonophora)

Сифонофоры — полиморфные колониальные гидроиды. Сифонофоры отличаются от полиморфных морских гидроидных полипов (Leptolida) тем, что у них разнообразие особей в колонии связано с функциональной дифференцировкой не только полипоидных особей, но и медузоидных. Сифонофоры — исключительно морские плавающие колониальные гидроиды. Они разнообразны по форме и размерам. Наиболее крупные из них достигают 2—3 м в длину, а мелкие — около 1 см.

Строение и функции. Каждая колония сифонофор состоит из ствола, на котором располагаются отдельные особи, выполняющие разные функции (рис. 89). Ствол колонии полый и соединяет гастральные полости всех особей в одну гастроваскулярную систему. На вершине колонии располагается воздушный пузырь пневматофор. Это видоизмененная медузоидная особь, выполняющая функцию поплавка, паруса и гидростатического аппарата. Особые газовые клетки внутри пневматофора способны выделять газ, заполняющий его гастральную полость. Состав газа внутри пневматофора близок к воздуху, но в нем выше содержание азота, углекислого газа и ниже — кислорода. Когда пневматофор заполнен газом, колония держится у поверхности воды. Во время шторма стенки пневматофора сокращаются, и газ выделяется через пору наружу. При этом пневматофор спадает, удельный вес колонии увеличивается, и она погружается в глубину. Под пневматофором располагается группа плавательных колоколов — *нектофоров*. Эти медузоиды без ротового стебелька, щупалец и органов чувств. Их функция — двигательная. Сокращая парус, зонтики некоторых нектофоров то наполняются водой, то выбрасывают порции воды наружу, что обеспечивает «реактивное» движение колонии пневматофором вперед.

На остальной части ствола располагаются комплексы особей с разными функциями — *кормидии*. В состав кормидии могут входить следующие особи: крышечка, гастрозоид, пальпон, цистозоид, гонофор. Крышечка — видоизмененный уплощенный полип, прикрывающий кормидий. *Гастрозоид* — кормящий полип со ртом. Его сопровождает полип, видоизмененный в арканчик, усаженный стрекательными клетками. Пища, захватываемая гастрозоидами, затем распределяется по гастроваскулярной системе между всеми членами колонии. *Пальпоны* пред-



ставляют собой видоизмененных полипов без ротового отверстия. В последнее время выяснилось, что они выполняют функцию внутриклеточного пищеварения. Из полости ствола колонии в пальпы поступают пищевые частицы, где усваиваются клетками энтодермы. Еще одним производным полипов являются цистозоиды с выделительной порой вместо рта. Это особи с выделительной функцией. Наконец, постоянными членами кормидия являются половые особи — *гонофоры*. Это видоизмененные медузоиды с половыми продуктами. Колонии могут быть разнополыми и обоеполыми. У некоторых сифонофор отпочковываются медузы и тогда проявляется чередование поколений: полиморфной колонии и медуз. Оплодотворение наружное. Половые клетки выходят в воду. Из оплодотворенных яиц развиваются планулы, которые преобразуются вначале в одиночную особь, а затем в колонию.

Эффектным представителем сифонофор является португальский кораблик — физалия (*Physalia*, рис. 90). Это крупный вид из теплых морей

с пневматофором до 30 см и длинными щупальцами до 2—3 м. Физалия относится к ядовитым кишечнополостным. Стрекательные клетки физалии парализуют даже такую крупную добычу, как рыбы. Ожоги от физалии опасны и для человека. Пневматофоры физалии розового или голубого цвета. Они тонкие, но очень прочные, так как состоят из двух слоев эктодермы, энтодермы и мезоглеи в результате образования двойной стенки, а сверху еще покрыты хитиноидной оболочкой, выделяемой эктодермой. На пневматофоре расположен гребень, имеющий выгнутую S-образную форму. Это своеобразный парус колонии. Под влиянием ветра «португальские кораблики» осуществляют дрейф на поверхности моря.

Происхождение сифонофор. Столь сложные полиморфные колонии, как сифонофоры, в которых отдельные особи подобны органам у других многоклеточных организмов, некоторые ученые считают единым организмом. Однако большинство исследователей рассматривают сифонофор как сложную и совершенную колонию многоклеточных. Доказательством тому служит плавный переход в классе гидроидных от одиночных полипов к колониальным, от мономорфных колоний к диморфным и полиморфным. Похожие на сифонофор формы имеются уже в подклассе гидроидов (*Veella*). Здесь имеют место эволюционные явления полимеризации и олигомеризации по В. А. Догелю (1882—1955). Эволюционный переход гидроидных к колониальности с образованием множества особей в колонии — проявление принципа полимеризации. А функциональная специализация особей в колонии с уменьшением числа функций, усложнением строения, возрастом интеграции особей — результат процесса олигомеризации.

Класс Сцифоидные (Scyphozoa)

Сцифоидные, или сцифомедузы, — группа морских кишечнополостных, специализированных к плавающему образу жизни. Большая часть их жизненного цикла проходит в форме плавающих медуз. Фаза полипа в жизненном цикле кратковременна или отсутствует.

Общий план строения сцифомедуз совпадает с таковым у гидромедуз. Но сцифомедузы имеют существенные отличительные особенности. Как правило, сцифомедузы крупнее гидромедуз, с сильно развитой мезоглеей. У них нет паруса, и они передвигаются путем сокращения стенок зонтика. В отличие от гидроидных, у сцифомедуз более развита нервная система с обособленными ганглиями, сложнее органы чувств, образующие комплексы — *ропалии*. Гонады образуются в энтодерме. Гастроваскулярная система сложная: с ветвящимися и неветвящимися кана-

лами. Желудок разделен на камеры с гастральными нитями. Имеется эктодермальная глотка.

Число видов сцифомедуз невелико, всего около 200 видов. Однако их численность в морях бывает очень высокой. Так, в Южно-Китайском море в период тропических дождей, когда много сносится органики в море и развивается множество планктонных организмов, прибрежные воды переполнены медузами. Они являются объектами промысла в Китае и Японии и используются в пищу.

Сцифомедузы чрезвычайно разнообразны по форме и размерам. Самая крупная медуза *Cyanea arctica* (рис. 91) обитает в полярных морях и достигает 2 м в поперечнике, а ее щупальца свешиваются вниз на 20—30 м. Это яркоокрашенная медуза с сильно стрекательными свойствами. Наиболее широко распространена медуза морское блюдо — *Aurelia aurita* (рис. 92), крупные экземпляры которой достигают 40 см в диаметре. Этот вид с нестрекательными свойствами. Это уплощенная медуза с совершенно прозрачным телом, и только выделяются по цвету розовые или фиолетовые подковообразные гонады.

Строение и физиология. Рассмотрим особенности строения сцифомедуз на примере аурелии (*Aurelia aurita*, рис. 92). Форма тела в виде круглого зонтика, по краю которого расположены мелкие щупальца. В центре зонтика на вогнутой стороне находится рот, края которого вытянуты в ротовые лопасти. Стрекательные клетки у медуз расположены на щупальцах и ротовых лопастях. Рот ведет в короткий ротовой стебелек, выстланный эктодермой. Затем пища попадает в желудок с четырьмя карманами. От него отходят восемь ветвящихся и восемь неветвящихся каналов, впадающих в кольцевой канал. В карманах желудка имеются гастральные нити, увеличивающие пищеварительную поверхность. По прямым каналам пища передвигается из желудка в кольцевой канал, а по ветвящимся каналам — в обратном направлении. Непереваренные остатки пищи удаляются через рот. В связи с крупными размерами сцифомедуз их гастроваскулярная система выполняет кроме пищеварительной функции распределительную.

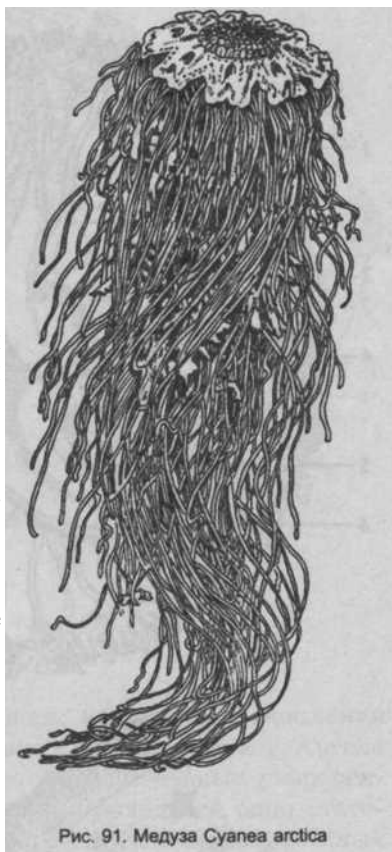
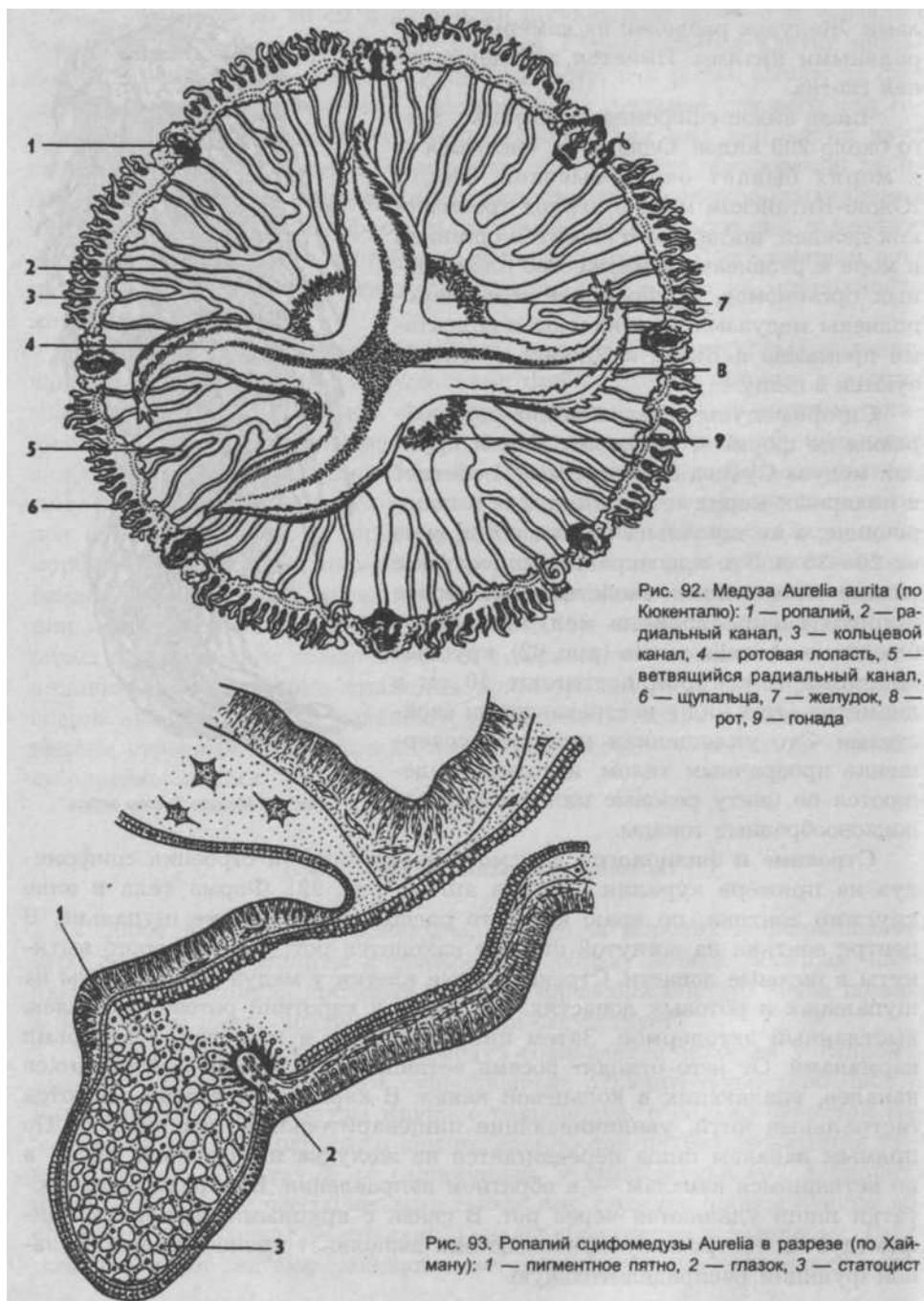
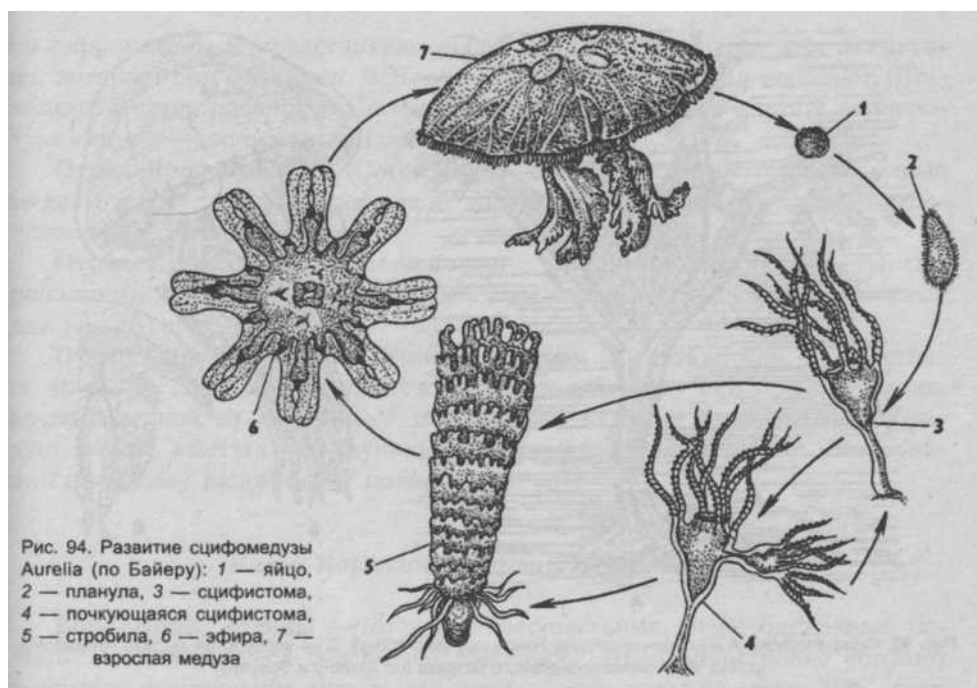


Рис. 91. Медуза *Cyanea arctica*

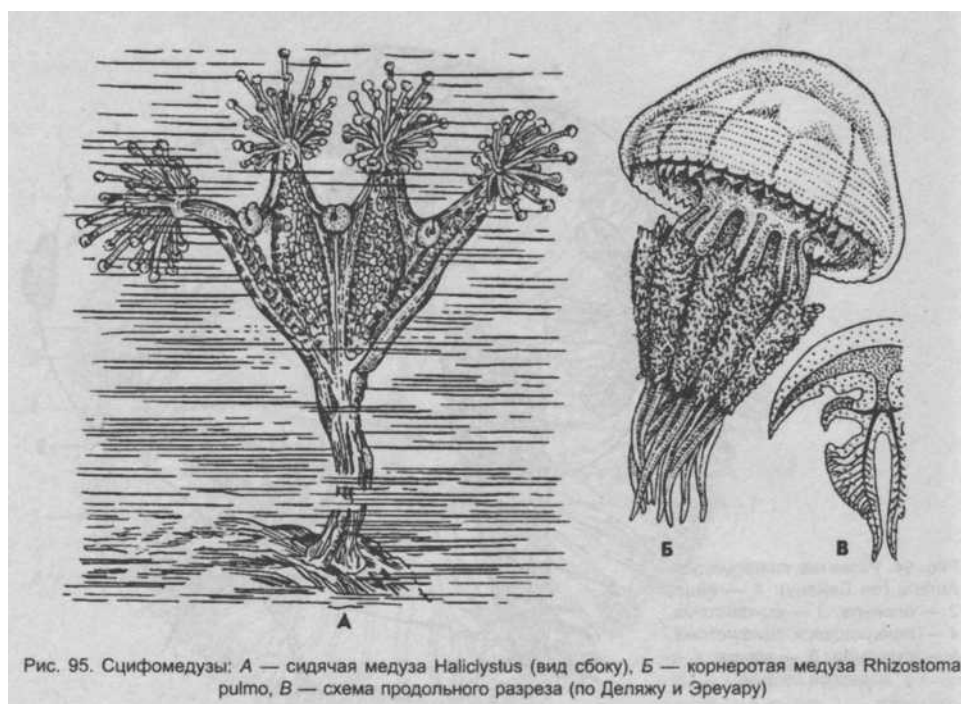




Нервная система сцифомедуз диффузная, но имеются скопления нервных клеток по краю зонтика — ганглии. Органы чувств у *Aurelia aurita* образуют комплексы — ропалии. Это видоизмененные укороченные щупальца медузы (рис. 93). Внутри ропалии находится один статостист, а по бокам два пузыревидных глазка. На соседних укороченных щупальцах размещаются органы химического чувства — обонятельные ямки. Глаза сцифомедуз более сложные, чем у гидромедуз. Это в основном не глазные ямки, а глазные пузыри с роговицей и хрусталиком. Однако глаза медуз обладают лишь светочувствительной функцией. У *Aurelia aurita* имеется восемь ропалий, расположенных напротив каждого из восьми ветвящихся каналов. Под ропалиями находятся восемь ганглий.

Гонады образуются в энтодерме желудка, в его карманах, и имеют подковообразную форму. Медузы раздельнополы. Оплодотворение наружное. Из яиц развиваются личинки-планулы. У самок аурелии яйца развиваются в складках ротовых лопастей. Развившиеся из них планулы покидают тело материнской особи.

Жизненный цикл. У большинства сцифомедуз наблюдается метегнез — чередование полового и бесполого поколения (рис. 94). Однако полипоидное поколение с бесполом размножением кратковременно. У ауре-



лии после полового размножения из оплодотворенных яиц развиваются личинки-планулы, которые, оседая на дно, дают начало полипу *сцифистоме*. Первоначально сцифистома имеет четыре щупальца, а потом появляются еще четыре. Сцифистомы могут размножаться путем почкования. В дальнейшем у сцифистомы сокращаются щупальца, а на теле появляются поперечные перетяжки. Эта фаза развития полипа получила название стробилы, а процесс поперечного деления — стробилиции. Путем стробилиции от тела стробилы отделяются молодые дисковидные медузы — эфиры. У них край зонтика вырезан и образует восемь лопастей. Эфиры плавают и постепенно развиваются во взрослых медуз. Таким образом, в отличие от большинства морских гидроидных полипов, у которых в жизненном цикле преобладает полипоидное поколение, у сцифоидных преобладает медузоидное (половое) поколение. Это свидетельствует о возрастании роли полового процесса у сцифоидных.

В классе сцифоидных выделяют пять отрядов сцифомедуз.

Отряд Флагомедузы (*Semaeostomeae*). Многочисленные виды медуз со сплюснутыми зонтиками и многочисленными щупальцами. Представителями этого отряда являются виды рода *Aurelia* и *Cyanea*.

Отряд Корнеротые медузы (*Rhizostomida*). Крупные медузы с выпуклым зонтиком, активно плавающие. Ротовые лопасти срослись, силь-

но гофрированы и представляют собой цедильный аппарат для планктона, которым они питаются. В Черном море обычна медуза-корнерот (*Rhizostoma pulmo*, рис. 95). В Японии и Китае употребляют в пищу корнеротую медузу — ропилему (*Rhopilema esculenta*).

Отряд Корномедузы (Coronata) — преимущественно глубоководные медузы с поперечной перетяжкой зонтика. Ропалии и щупальца расположены на цоколях.

Отряд Кубомедузы (Cubomedusae) с 4-гранным зонтиком, четырьмя ропалиями и четырьмя щупальцами. Некоторые виды ядовитые, опасные для человека.

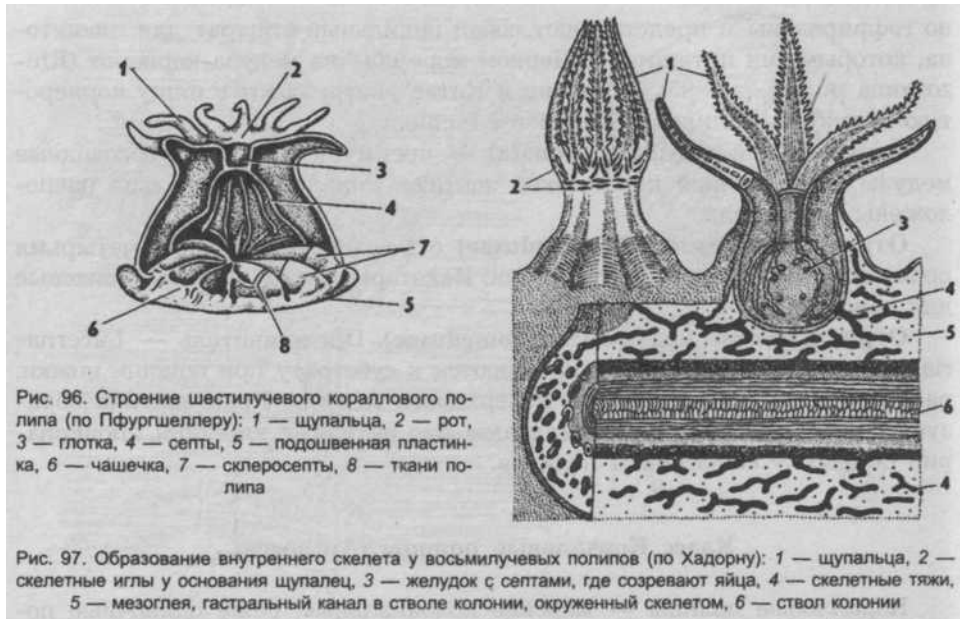
Отряд Сидячие медузы (Stauromedusae). Представитель — *Lucernaria* (рис. 95). Люцернрии прикрепляются к субстрату при помощи ножки, расположенной на аборальной поверхности медузы. Край зонтика образует восемь выступов со щупальцами. Это активные хищники. Люцернрии по облику напоминают полипов.

Класс Коралловые полипы (Anthozoa)

Коралловые полипы — морские колониальные, реже одиночные полипы, развивающиеся без смены поколений. Преимущественно обитают в теплых тропических морях, где температура воды не ниже 20°C, и на глубинах не более 20 м, в условиях обильного планктона, которым они питаются. Всего известно около 6 тыс. видов коралловых полипов. Многие из них имеют известковый скелет и являются рифообразователями.

Коралловые полипы, несмотря на общее сходство строения с гидроидными, отличаются от последних следующими особенностями:

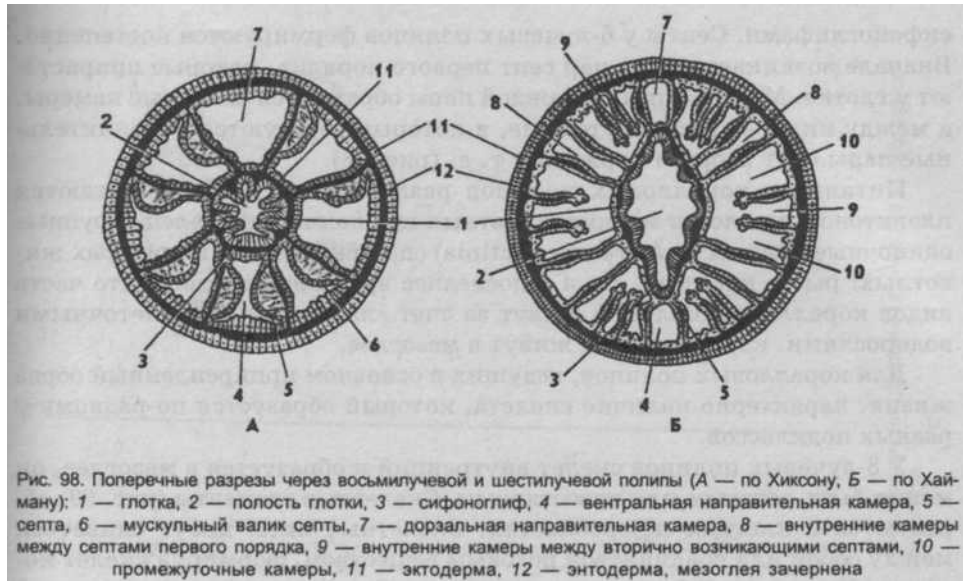
- размеры коралловых полипов крупнее и у них сильно развита *мезоглея*;
- у большинства видов хорошо развит *скелет* (роговой или известковый). Скелет может быть наружным, образованным эктодермой, или внутренним, формирующимся в мезоглее;
- *гастральная полость* подразделена перегородками-септами на камеры. Имеется эктодермальная глотка со жгутиковыми бороздками-сифоноглифами, обеспечивающими ток воды в гастральной полости;
- *гонады* образуются в энтодерме. Размножение бесполое и половое. Развитие с метаморфозом. Личинка — планула. *Чередования поколений нет*;
- имеются *мускульные клетки*, образующие продольные и поперечные мышцы;
- *нервная система* образует густое сплетение на ротовом диске;
- лучевая симметрия нарушена и наблюдается переход к *двулучевой, или билатеральной, симметрии*.



Различают два подкласса современных коралловых полипов: Восьмилучевые (*Octocorallia*) и Шестилучевые (*Hexacorallia*), между которыми наблюдаются существенные различия в организации. Поэтому, характеризуя морфологию и физиологию коралловых полипов, удобнее дать сравнительный очерк организации *Octocorallia* и *Hexacorallia*.

Сравнительная морфофизиологическая характеристика 6- и 8-лучевых коралловых полипов. Тело полипов цилиндрическое. Одиночные полипы подошвой прикрепляются к субстрату, а колониальные к телу колонии — ценосарку. На оральном полюсе полипа находится рот, окруженный всегда полыми щупальцами (рис. 96). По числу щупалец легко различить подклассы коралловых полипов: у 8-лучевых всегда восемь щупалец и они перистые, с боковыми выростами, а у 6-лучевых щупальца гладкие и их число кратно шести (рис. 96, 97).

Гастральная полость сложная. Рот ведет в сплюснутую в одном направлении глотку со складчатой эктодермальной выстилкой. У *Octocorallia* в одном конце глоточной щели имеется **сифоноглиф** — желобок, выстланный мерцательным эпителием. У *Hexacorallia* сифоноглифов два — в обоих углах глоточной щели. Сифоноглифы обеспечивают ток воды через гастральную полость. Щелевидная глотка и наличие 1—2 сифоноглифов нарушают радиальную симметрию полипов, и потому у 8-лучевых полипов можно провести только одну, а у 6-лучевых только две плоскости симметрии. Глотка ведет в гастральную полость, которая подразделена



радиальными перегородками — септами. Септы представляют собой боковые складки энтодермы, причем каждая складка соответственно состоит из двух слоев энтодермы, между которыми находится мезоглея с мускульными клетками. Септы свободным краем прирастают к глотке, а ниже глотки не смыкаются, образуя желудок. Края септ утолщены, гофрированы, усажены стрекательными и пищеварительными клетками, образуя мезентериальные нити. Их свободные концы называются аконциями. Добыча, попадающая в желудок полипа, плотно облегается мезентериальными нитями, умерщвляется и постепенно переваривается под воздействием пищеварительных ферментов. Наличие септ увеличивает пищеварительную поверхность у полипов. Число септ и их расположение различно в двух подклассах (рис. 98).

У *Octocorallia* восемь септ с мышечными валиками. Пары септ, отходящие от двух углов уплощенной глотки, называются направлятельными. Направительная камера напротив единственного сифонотифа отличается тем, что мускульные валики в ее септах обращены внутрь. Эту камеру условно называют «вентральной». На септах противоположно расположенной «дорзальной» камеры валики обращены наружу от камеры. Таким образом, расположение мускульных валиков в септах *Octocorallia* также нарушает радиальную симметрию.

У *Hexacorallia* септ много, не менее 12, и их число кратно шести. Мускульные валики в направлятельных камерах обращены наружу и не нарушают двулучевой симметрии, определяемой формой глотки и двумя

сифоноглифами. Септы у 6-лучевых полипов формируются постепенно. Вначале возникает шесть пар септ первого порядка, которые прирастают к глотке. Между септами каждой пары образуются основные камеры, а между ними — промежуточные, в которых образуются дополнительные пары септ второго порядка и т. д. (рис. 98).

Питание у коралловых полипов разнообразно. Многие питаются планктоном или ловят мелких животных при помощи щупалец. Крупные одиночные полипы — Актинии (*Actinia*) способны ловить и крупных животных: рыбу, креветок. Ну а в последнее время выяснилось, что часть видов коралловых полипов живут за счет симбиоза с одноклеточными водорослями, которые у них живут в мезоглее.

Для коралловых полипов, ведущих в основном прикрепленный образ жизни, характерно наличие скелета, который образуется по-разному у разных подклассов.

У 8-лучевых полипов скелет внутренний и образуется в мезоглее, он может быть роговым или известковым. Скелетные элементы (рис. 99) образуются в клетках-склеробластах. Скелетные иглы могут сливаться между собой или соединяться роговым веществом, формируя скелет колонии. Например, у благородного коралла (*Corallium rubrum*) скелетный ствол колонии известковый, пурпурного цвета. Сверху ветвь колонии покрыта эктодермой. Внутренний скелет пронизан сетью энтодермаль-

ных каналов, связывающих всех членов колонии (рис. 97).

У 6-лучевых полипов скелет наружный, выделяемый эктодермой, реже внутренний или отсутствует. Рост наружного скелета вокруг молодого полипчика происходит от области подошвы, где возникает вначале подошвенная пластинка, а на ней формируются известковые септы — склеросепты, а затем уже образуется чашечка — тека, которая защищает весь полип до уровня щупалец. Скелет часто обрастает складками кожи сверху и производит впечатление внутреннего.

Имеются полипы без скелета, например актинии. У многих 8-лучевых полипов скелет развит слабо и его заменяет гидроскелет — тургор колонии, обеспечиваемый наполняемостью гастральной полости водой.

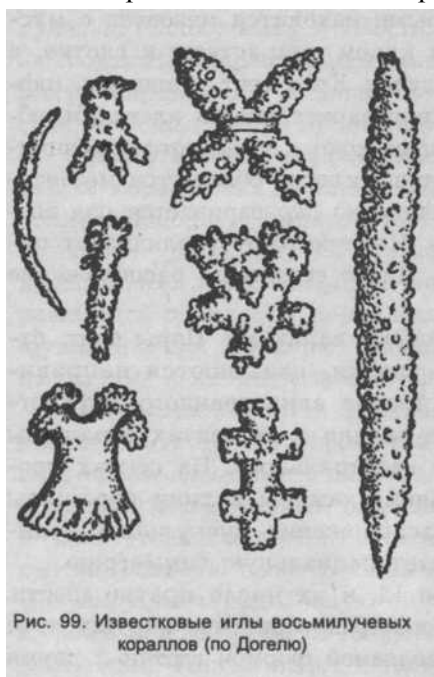


Рис. 99. Известковые иглы восьмилучевых кораллов (по Догелю)

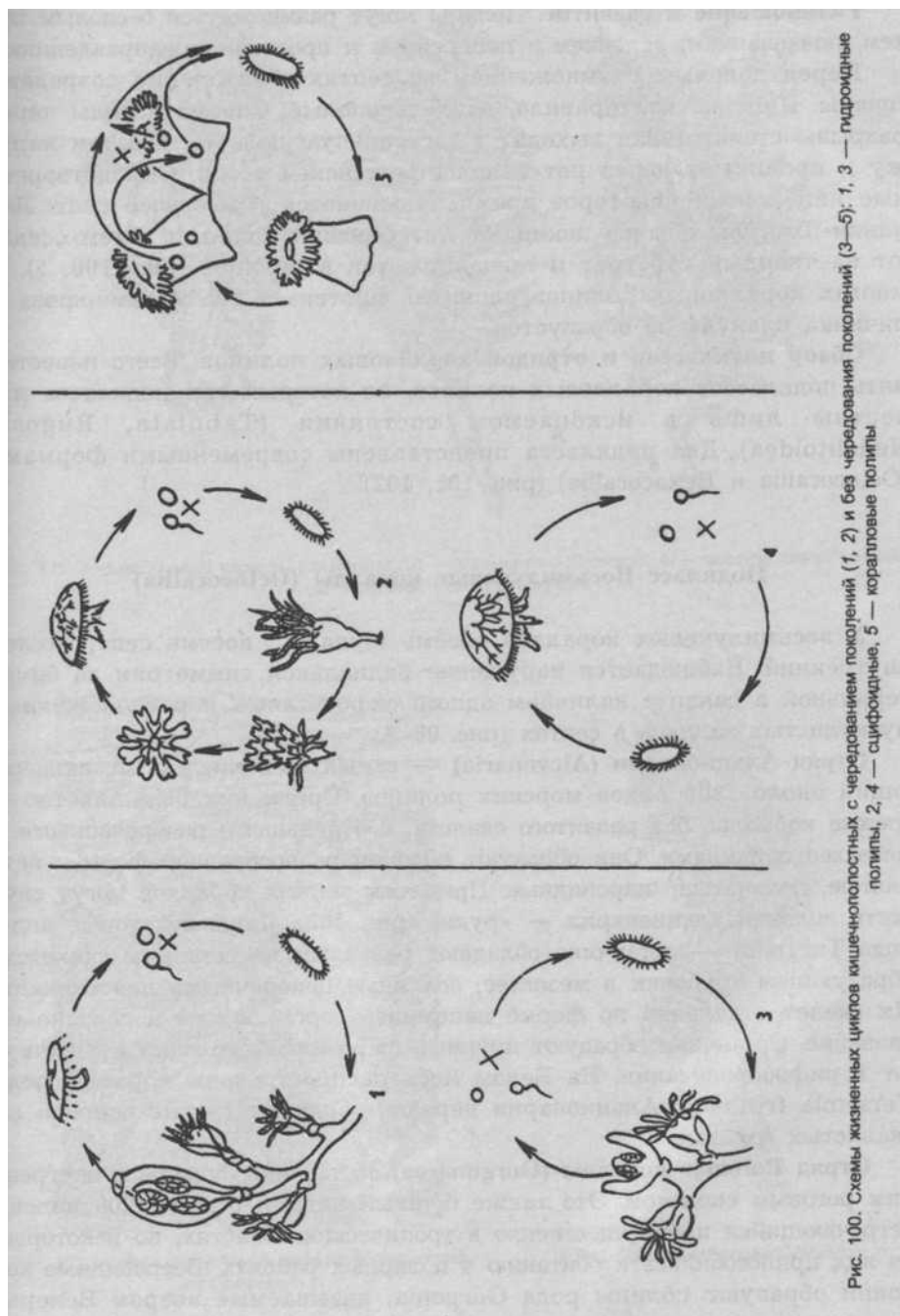


Рис. 100. Схемы жизненных циклов кишечнополостных с чередованием поколений (1, 2) и без чередования поколений (3—5): 1, 3 — гидроидные полипы, 2, 4 — сифонидные, 5 — коралловые полипы

Размножение и развитие. Полипы могут размножаться бесполом путем: почкованием, делением в поперечном и продольном направлениях.

Перед половым размножением на септах в энтодерме созревают гонады. Полипы, как правило, раздельнополые. Сперматозоиды через разрывы стенки гонад выходят в гастральную полость, а затем наружу и проникают через рот в полость женской особи. Оплодотворенные яйцеклетки некоторое время развиваются в мезоглее септ. Личинки-планулы обычно покидают материнский полип, а затем оседают на твердый субстрат и превращаются в полипов (рис. 100, 5). У многих коралловых полипов развитие протекает без метаморфоза и личинка планула не образуется.

Обзор подклассов и отрядов коралловых полипов. Всего известно пять подклассов коралловых полипов, из которых три подкласса известны лишь в ископаемом состоянии (*Tabulata*, *Rugosa*, *Heliolitoidea*). Два подкласса представлены современными формами (*Octocorallia* и *Hexacorallia*) (рис. 101, 102).

Подкласс Восьмилучевые кораллы (*Octocorallia*)

У восьмилучевых кораллов восемь щупалец, восемь септ, скелет внутренний. Наблюдается нарушение радиальной симметрии до билатеральной в связи с наличием одного сифоноглифа и расположением мускулистых валиков в септах (рис. 98 А).

Отряд Альционарии (*Alcyonaria*) — самый многочисленный, включающий около 1300 видов морских полипов. Среди них большинство — мягкие кораллы, без развитого скелета, с отдельными разбросанными в мезоглее спикулами. Они образуют колонии разнообразной формы: ветвистые, дольчатые, шаровидные. Примером мягких кораллов могут служить колонии альционарии — «руки» (рис. 103). Лишь некоторые виды рода *Tubipora* — органчика обладают развитым известковым скелетом, образующим трубочки в мезоглее, спаянные поперечными пластинками. Их скелет отдаленно по форме напоминает орган, с чем и связано их название. Органчики образуют крупные шаровидные колонии и участвуют в рифообразовании. На Белом море распространены кораллы рода *Versemia fruticosa*. Альционарии нередко образуют густые заросли на скалистых грунтах.

Отряд Роговые кораллы (*Gorgonacea*) составляют полипы с внутренним роговым скелетом. Это также богатый видами отряд (1200 видов), встречающийся преимущественно в тропических областях, но некоторые из них приспособились к обитанию в полярных районах. Вееровидные колонии образуют полипы рода *Gorgonia*, называемые веером Венеры.

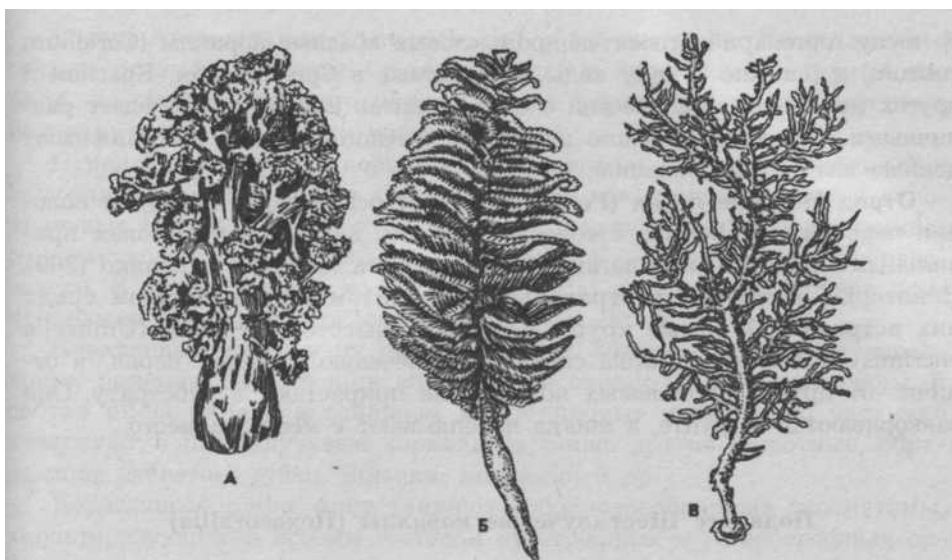


Рис. 101. Восьмилучевые кораллы (по Догелю): А — альционария *Gersemia*, Б — морское перо *Pennatula*, В — роговой коралл *Leptogorgia*



Рис. 102. Участок кораллового рифа во время отлива (по Гентшелю)



Рис. 103. Мякий коралл *Veretillum*

К числу горгонарий относятся промысловые красные кораллы (*Corallium rubrum*) и близкие к нему виды, добываемые в Средиземном, Красном и других морях. Их органический скелет пропитан известью и обладает различными оттенками красного цвета. Из красного коралла изготавливают ценные ювелирные изделия.

Отряд Морские перья (Pennatulacea). Морские перья образуют колонии перьевидной формы: с толстым стволом, на котором по бокам правильными рядами располагаются полипы. Число видов невелико (300). Некоторые виды распространены в Ледовитом океане, причем среди них встречаются самые крупные колонии высотой до 2,5 м (*Umbrella encrinus*). Колонии *Pennatula* способны к свечению. Морские перья, в отличие от других коралловых полипов, не прирастают к субстрату. Они закориваются в грунте, а иногда переплывают с места на место.

Подкласс Шестилучевые кораллы (Hexacorallia)

У шестилучевых кораллов множество гладких щупалец, число которых кратно шести. Гастроваскулярная полость разделена сложной системой септ, число которых также кратно шести. Шестилучевая симметрия нарушается до двухлучевой из-за двух сифоноглифов и щелевидной формы глотки. Часто скелет наружный, известковый, редко отсутствует. Выделяют пять отрядов шестилучевых кораллов.

Отряд Актинии (Actinaria) включает в основном крупные формы одиночных полипов, лишенных скелета. Актинии способны медленно передвигаться на подошве. Это активные хищники, иногда поедающие даже мелких рыб. Нередко они ярко окрашены, и их называют морскими анемонами. Некоторые актинии находятся в симбиозе с раками-отшельниками, которые им служат для передвижения, а актинии со стрекательными свойствами защищают отшельников от врагов (рис. 104).

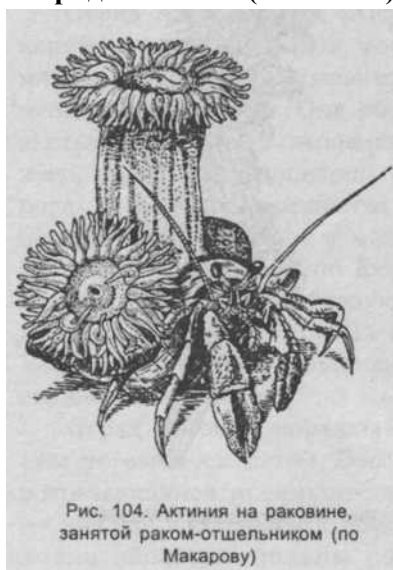


Рис. 104. Актиния на раковине, занятой раком-отшельником (по Макарову)

Отряд Цериантарии (Ceriantharia) — одиночные роющие полипы с сильной мускулатурой и без скелета.

Отряд Зоантарии (Zoantharia) — одиночные и колониальные полипы со слабо развитыми мышечными клетками и без скелета.

Отряд Антипатарии (Antipatharia) образуют перистые колонии с осевым роговым скелетом. Сюда относится и промысловый черный коралл, из скелета которого изготавливают различные художественные изделия: трубки, рукоятки тростей, ножей.

Отряд Мадрепоровые кораллы (Madreporaria) — самый обширный и включает более 2500 видов. Сюда относятся как одиночные, так и колониальные полипы. Для всех madreporovых характерно наличие мощного известкового скелета. Эта группа кораллов — основные рифообразователи. К ним относятся мозговики (Leptoria) в виде полушарий с причудливыми бороздами, грибовидные кораллы (Fungia) и др.

Коралловые рифы и их происхождение. Массовые поселения коралловых полипов, обладающих известковым скелетом, образуют рифы. В состав рифа входят в основном madreporovые полипы, но частично участвуют и шестилучевые кораллы, а также другие животные, обладающие скелетом: губки, мшанки, моллюски и др.

Коралловые рифы представляют собой своеобразные экосистемы, характеризующиеся особым составом аутоотрофных и гетеротрофных организмов, которые взаимосвязаны между собой пищевыми цепями и другими формами межвидовых отношений. Население коралловых рифов настолько велико и многообразно, что их называют морскими «оазисами». Это резерваты морской фауны и флоры, они заслуживают охраны со стороны человека.

Рифообразующие коралловые полипы распространены только в тропических областях Мирового океана, так как нуждаются в нормальной океанической солености (не менее 35‰ промилле), высокой и постоянной температуре воды (не менее 20°C). Кроме того, кораллы чувствительны к освещенности и насыщенности воды кислородом и потому встречаются на мелководье и обычно не заходят на глубину более 50 м. Зависимость распределения кораллов от освещенности определяется их симбиозом с одноклеточными водорослями — симбиодиниумами, или зооксантеллами, населяющими клетки энтодермы полипов. Взаимовыгодность их сосуществования заключается в следующем. Водоросли получают от кораллов защиту и углекислый газ (продукты дыхания) для фотосинтеза, а также некоторые дефицитные в морской воде соединения азота и фосфора из продуктов диссимилиации полипа. Коралловые полипы, в свою очередь, получают от водорослей кислород, необходимый для дыхания, а также для активизации процессов скелетообразования. Кроме того, полипы частично питаются за счет водорослей, но не так, как думали об этом ранее, — путем их переваривания в цитоплазме, а за счет прямого использования продуктов фотосинтеза, поступающих непосредственно из клеток водорослей. Симбиоз также основан на темпах жизненных циклов этих видов. Как все простейшие, зооксантеллы имеют суточный ритм размножения, а кораллы существуют длительно. Отмираю-

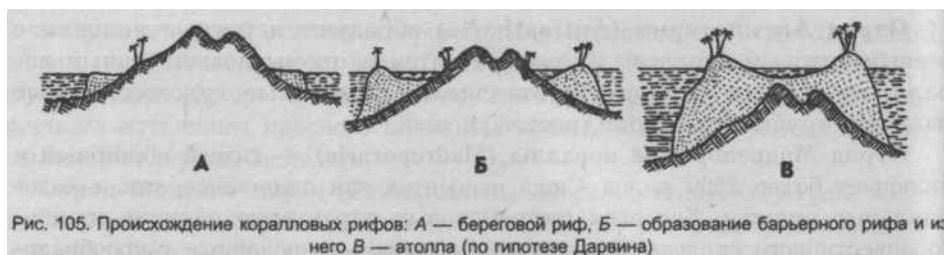


Рис. 105. Происхождение коралловых рифов: А — береговой риф, Б — образование барьерного рифа и из него В — атолла (по гипотезе Дарвина)

щие водоросли перевариваются в цитоплазме полипа. Таким образом, эта система основана на безотходном процессе. При этом особенно велика зависимость коралловых полипов от зооксантелл, без которых они погибают.

Рифы бывают береговые, барьерные и атоллы — коралловые острова кольцевидной формы. Впервые гипотезу о происхождении коралловых рифов предложил Ч. Дарвин (1836). Он применил метод исторической геологии о вековых колебаниях суши для объяснения образования коралловых островов. По его мнению, все типы рифов образовались в результате опускания суши (рис. 105). Если остров, окруженный береговым рифом, постепенно опускается, его берега отступают от рифа, который достраивает себя до поверхности океана и превращается в барьерный риф. При полном погружении острова остается кольцо от прежнего барьерного рифа, т. е. образуется коралловый остров — атолл, который потом постепенно заселяется растениями и животными. Существует много других гипотез о происхождении различных типов рифов, однако гипотеза Ч. Дарвина остается наиболее аргументированной и выдержала испытание временем. В настоящее время эта гипотеза дополнена новыми научными данными. Предполагается, что изменение уровня суши зависит не только от ее опускания, но и от изменения уровня океана в периоды оледенения или таяния ледяных шапок у полюсов. Из отмирающих коралловых рифов, погруженных в океан, возникали осадочные породы — коралловые известняки. В палеозое эти породы образовывались подклассами кораллов *Rugosa* и *Tabulata*, а начиная с мезозоя в основном мадрепоровыми полипами.

Биологическое и практическое значение кишечнополостных

Биологическое значение кишечнополостных велико в цепях питания в Мировом океане. Особенно большое значение они имеют в поглощении взвешенной органики и очищении морской воды. Велика роль коралловых полипов в круговороте кальция в биосфере и образовании осадочных пород.

Кишечнополостные являются и объектами промысла. В пищу используют медуз в засоленном виде. Их промысел имеет местное значение, в основном в Японии и Китае. Главнейший промысловый интерес представляют кораллы, из которых изготавливают украшения, предметы искусства. Кроме того, сейчас популярно коллекционирование коралловых полипов. Ветки кораллов продают в качестве сувениров. Особенно ценятся красный и черный кораллы, стоимость которых приравнивается к полудрагоценным камням. Из них изготавливают ювелирные изделия. Коралловые известняки — прекрасный строительный материал. Кроме того, из них получают известь. Некоторых гидроидных полипов добывают с целью получения биологически активных веществ для медицины.

Филогения и экологическая радиация кишечнополостных

Кишечнополостные — древняя группа примитивных многоклеточных животных, известных с докембрийского времени. Известно более 20 тыс. ископаемых видов кишечнополостных (по Ю. А. Орлову). Однако прямых доказательств происхождения и филогенетических связей типа нет. Все существующие гипотезы о происхождении и эволюции кишечнополостных базируются на сравнительно-морфологических, онтогенетических и экологических данных.

Русские зоологи (И. И. Мечников, В. Н. Беклемишев, Д. В. Наумов) считали, что далекими предками кишечнополостных были двуслойные плавающие многоклеточные, похожие на планулу. Предполагалось, что первыми кишечнополостными были одиночные полипы, развивающиеся без метагенеза, так как колониальные формы и медузы по многим признакам эволюционно более продвинуты, чем одиночные полипы. На ранних этапах развития кишечнополостных отделилась группа полипов, от которых в дальнейшем произошли коралловые полипы и сцифоидные. А от полипов без перегородок в дальнейшем развились различные группы гидроидных (см. схему филогении на рис. 106).

Гидроидные эволюционировали по пути формирования колониальности и метагенеза с образованием медузоидного поколения. Некоторые морские колониальные гидроиды развили скелет (*Hydrocorallia*, *Tecapora*). Другие в связи с переходом к обитанию в пресных водах упростились в организации и изменили жизненный цикл. Так, гидры (*Hydrida*) утратили медузоидное поколение, а пресноводные трахимедузы (*Trachymedusae*) сократили или



Рис. 106. Филогенетические отношения в типе кишечнополостных

утратили полипоидную фазу развития. От морских колониальных гидроидов, возможно, произошли и плавающие полиморфные колонии сифонофор.

Коралловые полипы в процессе эволюции дали широкий спектр разнообразия полипоидных форм: одиночных и колониальных, без скелета и со скелетом и при этом сохранили древний признак развития — без метагенеза.

Сцифоидные, возможно, прошли эволюцию от одиночных сцифоидных полипов, развивающихся без метагенеза, к метагенетическим полипам, образующим плавающее поколение — медуз. Затем многие сцифоидные утратили в жизненном цикле полипоидное поколение и стали размножаться лишь половым путем.

Основные пути морфоэкологической эволюции отражены на схеме радиации жизненных форм (рис. 107).

От исходной для кишечнотелостных жизненной формы бентобионтов полипоидных, ведущих прикрепленный образ жизни, прослеживаются переходы к колониальным полипам, а также к плавающим медузам, представляющим пелагобионтов медузоидных. Образование гидроидных и сцифоидных медуз происходило параллельно в разных классах, о чем свидетельствуют различия в их организации. От колониальных бентобионтов полипоидных, по-видимому, произошли жизненные формы поверхностно плавающих колоний — плейстонобионтов с «поплавком». Этот процесс тоже проходил параллельно. У одних поплавок образован из медузоидной особи (пневматофора), как у сифонофор, а у других — из видоизмененного тела полипа, как у кораблика (*Velella*). Частными направлениями в специализации кишечнотелостных могут служить переходы: от пелагобионтов медузоидных к бентобионтам медузоидным, как сидячие медузы типа *Lucernaria*, или переход к паразитическим формам. Таким образом, у кишечнотелостных наблюдаются три направления специализации: к прикрепленному образу жизни — у бентобионтов, к активно плавающему — у пелагобионтов, к пассивному перемещению у плейстонобионтов.

Тип Гребневики (*Ctenophora*)

Гребневики — морские, преимущественно плавающие животные, реже ползающие или сидячие. Всего известно около 120 видов гребневиков. Долгое время систематическое положение гребневиков было неясным. В 1829 г. немецким зоологом Эшшольцом гребневики были отнесены к кишечнотелостным. И только в 1888 г. гребневики были выделены Гатчеком в отдельный тип.

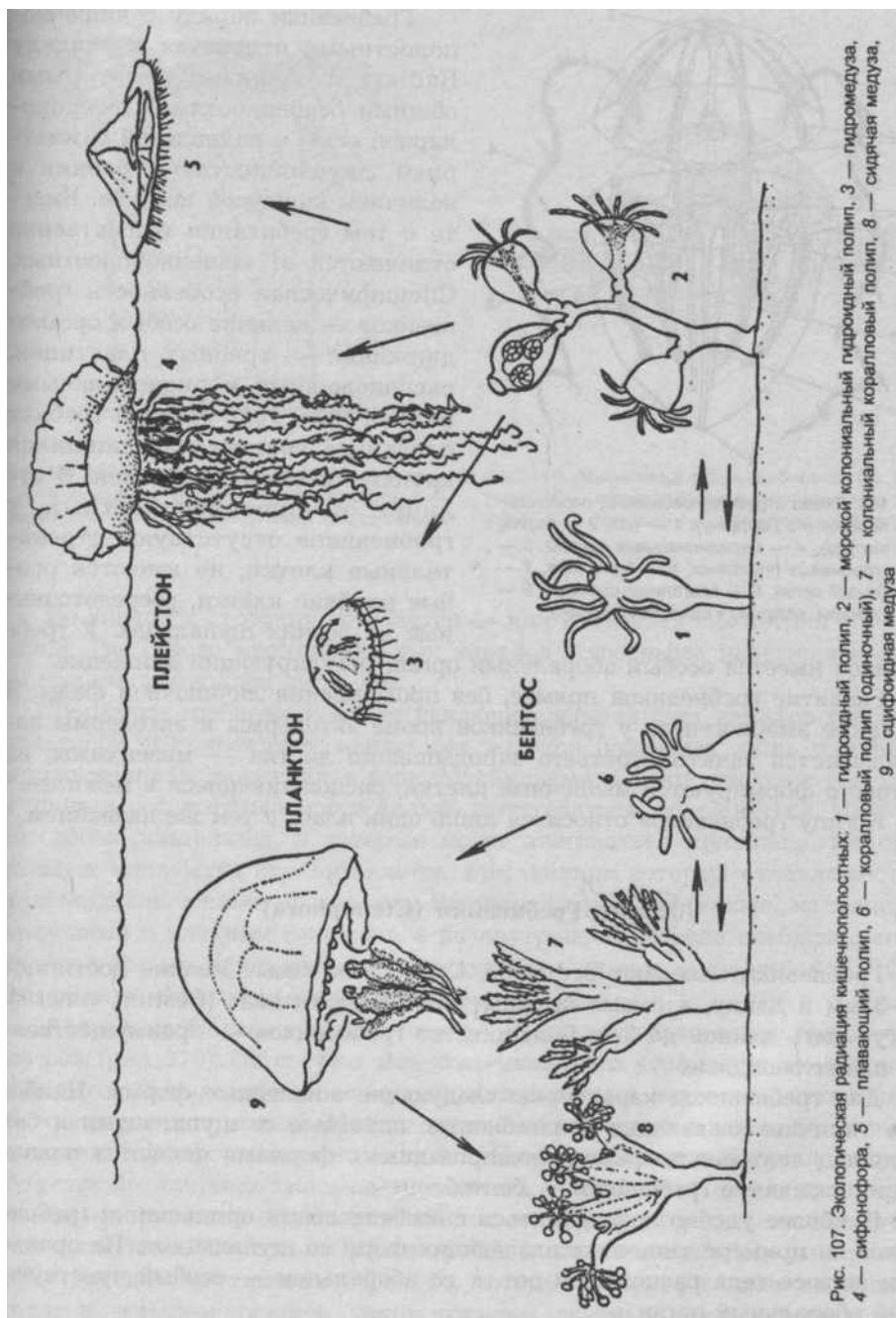


Рис. 107. Экологическая радиация кишечнополостных: 1 — гидроидный полип, 2 — морской колонияльный гидроидный полип, 3 — гидромедуза, 4 — сифонофора, 5 — плавающий полип (одиночный), 6 — коралловый полип (коралловый), 7 — колонияльный коралловый полип, 8 — сидячая медуза, 9 — сифонидная медуза



Гребневики наряду с кишечно-полостными относятся к разделу Radiata и обладают некоторыми общими особенностями: гетероплярной осью и радиальной симметрией, двуслойностью строения и наличием кишечной полости. Вместе с тем гребневики существенно отличаются от кишечнополостных. Специфическая особенность гребневиков — наличие особых органов движения — гребневых пластинок, расположенных меридиональными рядами (рис. 108). Каждая гребневая пластинка состоит из слипшихся крупных ресничек эпителия. В отличие от кишечнополостных, у гребневиков отсутствуют стрекательные клетки, но имеются особые клейкие клетки, сосредоточенные на ловчих щупальцах. У гребневиков

имеется особый абсорбальный орган, регулирующий движение.

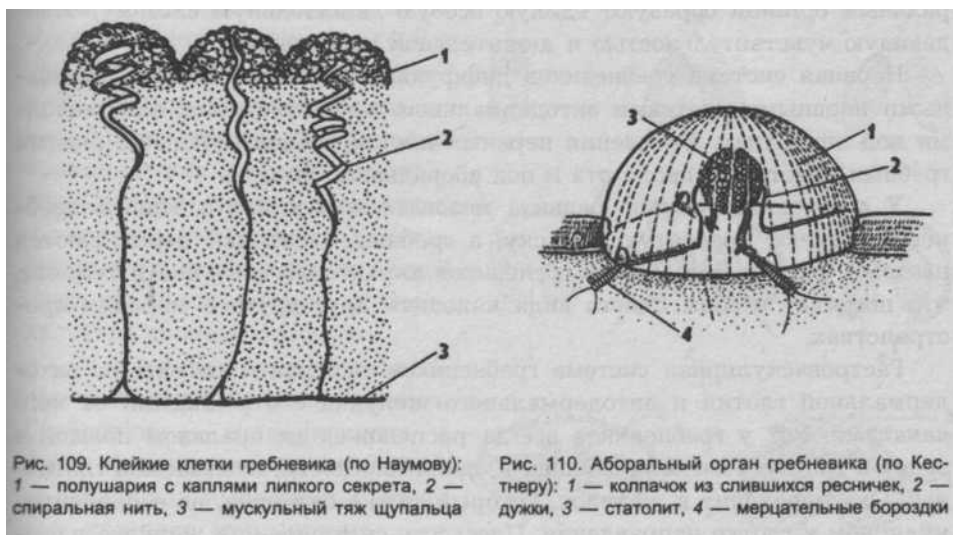
Развитие гребневиков прямое, без прохождения личиночной фазы. В процессе эмбриогенеза у гребневиков кроме эктодермы и энтодермы закладывается зачаток третьего зародышевого листка — мезенхимы, из которого формируются мышечные клетки, располагающиеся в мезоглее. К типу гребневиков относится лишь один класс с тем же названием.

Класс Гребневики (Ctenophora)

Гребневики населяют все моря. Среди них самые мелкие достигают 2—3 мм в длину, а самые крупные, как венерин пояс (*Cestum veneris*), могут быть длиной до 3 м. Большинство гребневиков — преимущественно планктоноядные.

Для гребневиков характерны следующие жизненные формы. Наиболее типичны плавающие пелагиобионты: овальные со щупальцами и без щупалец лентовидные. Специализированными формами являются ползающие и сидячие гребневики — бентобионты.

Наиболее удобно познакомиться с особенностями организации гребневиков на примере типичных плавающих форм со щупальцами. На оральном полюсе тела расположен рот, а на абсорбальном — особый чувствующий абсорбальный орган.



Во внешнем строении сочетается 4- или 8-лучевая симметрия с 2-лучевой. Так, число меридиональных каналов с гребными пластинкам равно восьми, а щупалец лишь два.

Двигутся гребневики почти исключительно за счет взмахов гребных пластинок, а сокращение мышечных волокон позволяет лишь изменять направленность движения в воде. Мышечные клетки наиболее развиты в щупальцах, которые могут сильно вытягиваться, сокращаться. Имеются особые влагалища, в которые могут втягиваться щупальца. На щупальцах множество клейких клеток, при помощи которых отлавливаются мелкие планктонные организмы. Клейкие клетки выпуклые, наполнены вакуолями с клейким секретом, а на внутренней стороне снабжены спиральной нитью, крепящейся к мускульным тягам щупалец (рис. 109). Это обеспечивает механизм удержания добычи.

Аборальный орган гребневику — уникальное образование среди животных (рис. ПО). Он состоит из эктодермального утолщения, на котором находятся четыре дужки из слившихся длинных жгутиков, отходящих от чувствующих клеток. Между дужками расположен статолит в виде конкреции фосфорнокислого кальция. Сверху аборальный орган покрыт куполом из длинных склеенных ресничек. Аборальный орган выполняет не только функцию органа равновесия, но и регулирует движение гребных пластинок. От восьми рядов гребных пластинок к аборальному полюсу отходят жгутиковые бороздки, которые попарно сливаются и подходят к четырем дужкам. Таким образом, гребные ряды вместе с аборальным

ральным органом образуют единую особую двигательную систему, обладающую чувствительностью и двигательной активностью.

Нервная система гребневиков диффузная. Она представлена отдельными нервными клетками эктодермального происхождения, залегающими под эпителием. Скопления нервных клеток наблюдаются под рядами гребных пластинок, около рта и под аборальным органом.

У гребневиков сильно развита мезоглея, как у медуз. Иногда гребневики имеют розоватую окраску, а гребные пластинки переливаются цветами радуги. Для многих гребневиков характерно свечение в темноте, что помогает особям одного вида находить друг друга в морских пространствах.

Гастроваскулярная система гребневиков сложная и состоит из эктодермальной глотки и энтодермального желудка с отходящими от него каналами. Рот у гребневиков всегда расположен на оральном полюсе и ведет в глотку. Глотка сплюснута в одной плоскости, называемой глоточной. Она переходит в желудок, который также сплюснут, но в перпендикулярном к глотке направлении. Плоскость сплющивания желудка называется щупальцевой, так как она пересекает основания щупалец. От желудка отходят каналы. Один канал направлен к аборальному полюсу и на конце разветвляется на четыре коротких веточки, две из которых слепозамкнутые, а две открываются порами наружу по бокам от аборального полюса. Появление дополнительных отверстий в гастроваскулярной системе кроме рта можно рассматривать как первую эволюционную попытку низших многоклеточных образовать анальное отверстие. Два слепых канала гастроваскулярной системы направлены от желудка к оральному полюсу и располагаются по бокам глотки. Еще два канала отходят от желудка в экваториальной плоскости и дважды дихотомически делятся. Образовавшиеся при этом восемь радиальных каналов впадают в восемь меридиональных каналов, слепо заканчивающихся у полюсов.

Меридиональные каналы залегают под гребными рядами и обеспечивают движение гребных пластинок питательными веществами. Среди клеток меридиональных каналов находятся особые светящиеся клетки — фотоциты. При раздражении они излучают свет за счет окислительных реакций. Свечение гребневиков может иметь значение как сигнал тревоги для особей своего вида, так и привлечения в период размножения. В строении гастроваскулярной системы также проявляется сочетание 8-лучевой и 2-лучевой симметрии.

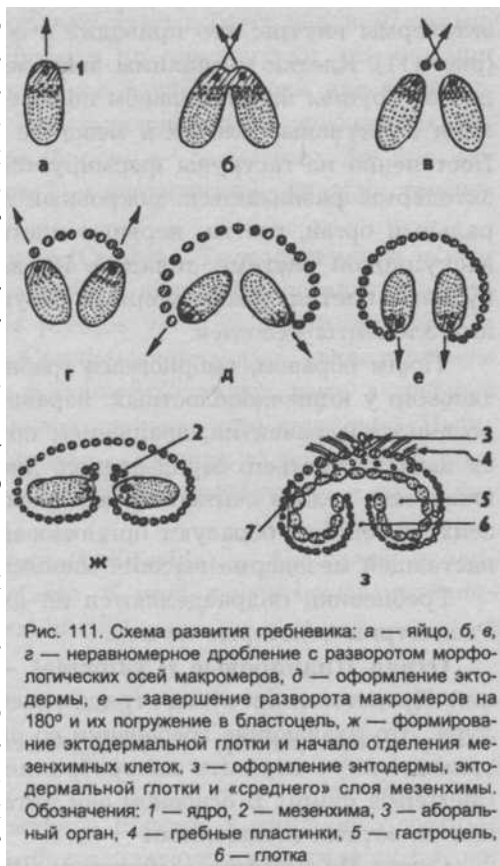
Пища захватывается щупальцами и передается в рот. Переваривание пищи происходит в обширной глотке и желудке под действием пищеварительных ферментов, выделяемых железистыми клетками энтодермы,

затем пища транспортируется по каналам гастроваскулярной системы, где и усваивается пищеварительными клетками энтодермы. Кроме пищеварительной и транспортной функции, гастроваскулярная система выполняет функции внутренней полости, где происходит газообмен, выделение продуктов обмена, осуществляется половая функция.

Гонады образуются в энтодерме меридиональных каналов. Гребневники — гермафродиты, и у них формируются одновременно семенники и яичники. В стенках каждого меридионального канала по бокам располагаются один семенник и один яичник. При созревании гонад через разрывы тканей половые клетки поступают в гастроваскулярную систему и через рот выходят наружу. У одних видов гребневников оплодотворение яйцеклеток и последующее развитие зигот происходит в воде, а у других — в гастроваскулярной системе. Развитие прямое, без личинок.

Развитие гребневников. Дробление яйца полное, но неравномерное. Крупные макромеры, находящиеся на вегетативном полюсе, отделяют мелкие микромеры на анимальном полюсе (рис. 111). Развитие детерминированное. Из микромеров в дальнейшем образуется эктодерма, а из макромеров — энтодерма. В процессе дробления по мере разрастания шапки микромеров на анимальном полюсе происходит впячивание клеток энтодермы внутрь бластоцеля, на вегетативном полюсе — с образованием гастролы с бластопором. При этом ось энтодермальных макромеров переворачивается на 180°. Затем макромеры энтодермы отделяют клетки будущей мезенхимы, которые располагаются в бластоцеле вокруг бластопора.

Вместе с тем макромеры продолжают отделять мелкие клетки эктодермы и при этом еще раз переворачиваются на 180°, затягивая клетки



эктодермы внутрь, что приводит к образованию эктодермальной глотки (рис. 111). Клетки мезенхимы вначале располагаются в форме крестообразной группы на анимальном полюсе, а в дальнейшем из них формируются мускульные клетки в мезоглее и мускульные тяжи в щупальцах. Постепенно из гастролы формируется молодой гребневик. При этом из эктодермы развиваются: покровный эпителий, гребные пластинки, аборальный орган, глотка, нервные клетки. Энтодерма дает начало гастроваскулярной системе, гонадам. Из клеток мезенхимы возникают мускульные клетки, фибриллярные структуры и некоторые другие клеточные элементы мезоглеи.

Таким образом, эмбриогенез гребневиков существенно отличается от такового у кишечнополостных: неравномерностью дробления, детерминированностью развития, вращением полюсов у макромеров и образованием зачатка третьего зародышевого листка — мезенхимы. Однако гребневиков еще нельзя считать трехслойными животными, так как клетки мезенхимы еще не образуют организованной ткани, что свойственно только настоящей мезодерме высших многоклеточных.

Гребневики подразделяются на два подкласса и несколько отрядов. Рассмотрим некоторые из них.

Отряд Цидиппые (Cydippida) — наиболее примитивный и древний. Представители этого отряда известны в ископаемом состоянии с силура. Это плавающие гребневики со щупальцами. Типичными представителями могут служить плевробрахия (*Pleurobrachia pileus*), мертензия (*Mertensia ovum*). В основном они питаются планктоном, отлавливая мелких животных щупальцами.

Отряд Ползающие гребневики (Platyctenida). Их тело уплощено по вертикальной оси. Они ползают на оральной поверхности. При питании выворачивают глотку и облегают ею добычу. Некоторые виды сворачиваются в трубку и при помощи щупалец профильтровывают воду, через нее улавливая планктон. Ползающие гребневики (*Coeloplana*) впервые были описаны И. И. Мечниковым и А. О. Ковалевским в XIX в. Ползающим гребневикам придавалось значение переходных форм к плоским червям — турбелляриям. В дальнейшем было доказано, что их сходство — результат конвергенции. Среди отряда встречаются и неподвижные сидячие формы с двумя сифонами, напоминающими полипов. Однако это лишь внешнее сходство. В отличие от полипов, у гребневиков рот всегда обращен к субстрату, а сифоны — это адаптационные структуры к фильтрации.

Отряд Морские огурцы (Beroidea) — плавающие гребневики без щупалец. Это активные хищники, заглатывающие других гребневиков или

медуз. У них огромный рот, и они заглатывают добычу целиком, сильно растягивая глотку. Двигутся в основном по горизонтали при помощи гребных пластинок. В свою очередь, берое служат пищей для рыб. Существует пищевая цепь: планктон — планктоноядные гребневики (болинописы) — хищные гребневики (берое) — рыбы (сельдь, треска). Это свидетельствует о существенном биоценотическом значении гребневиков в морских биоценозах.

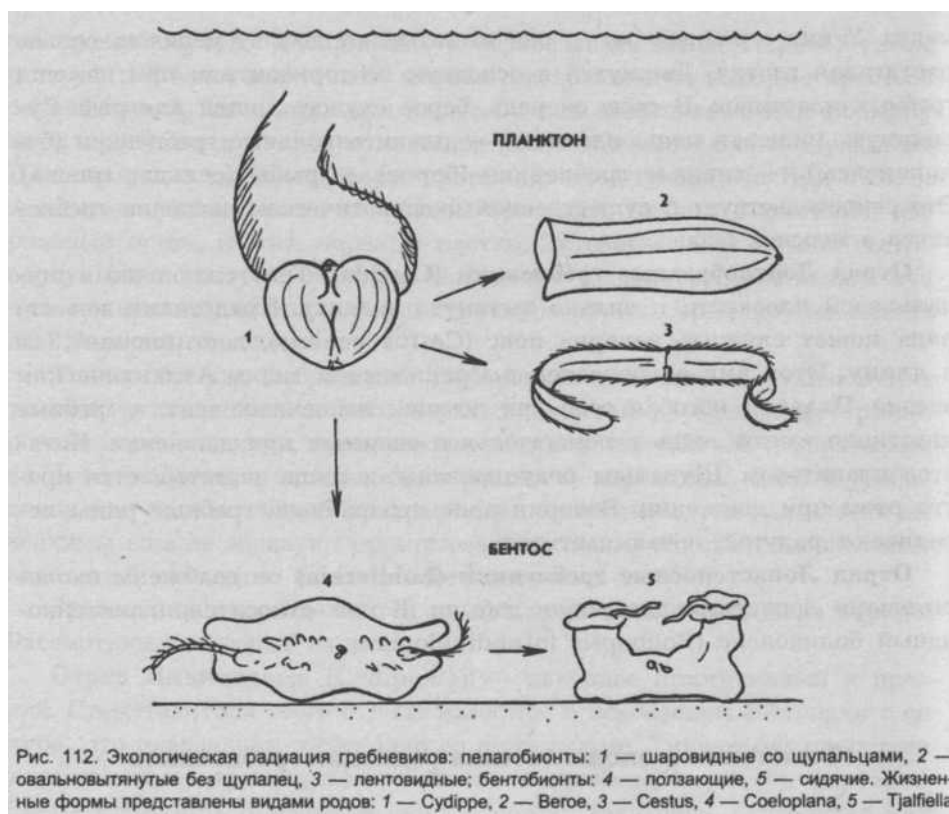
Отряд Лентообразные гребневики (Cestida). Тело сплющено в щупальной плоскости и сильно вытянуто в ленту. Представителем отряда может служить венерин пояс (*Cestus veneris*), достигающий 3 м в длину. Этот вид встречается в Средиземном море, Атлантическом океане. Плавает, изгибая тело при помощи мышечных лент, а гребные пластинки имеют лишь вспомогательное значение при движении. Питается планктоном. Щупальца редуцированы, и пища заглатывается просто ртом при движении. Венерин пояс прозрачный, гребные ряды переливаются радужой, ночью светится.

Отряд Лопастеносные гребневики (Lobiferida) — снабжены околотротовыми лопастями для ловли добычи. К ним относится планктонно-ядный болинопис (*Bolinopsis infundibuloni*).

Филогения и экологическая радиация гребневиков

Гребневики, несомненно, находятся в родстве с кишечнополостными, но обособились очень рано от общих плавающих планулоподобных предков. Они сохранили некоторые древние признаки предков, как движение при помощи видоизмененных ресничек. Часть особенностей у гребневиков возникла параллельно или конвергентно с кишечнополостными: ветвистость гастроваскулярной системы, эктодермальная глотка, мышечные клетки, гонады энтодермального происхождения. Уникальными особенностями гребневиков являются: гребные ряды, аборальный орган, закладка мезенхимы, клейкие клетки, своеобразие эмбриогенеза.

В экологической радиации гребневиков наблюдается переход от плавающих пелагобионтов со щупальцами к специализированным пелагобионтам, лентовидным и бесщупальцевым, а также к ползающим и сидячим бентобионтам (рис. 112). Таким образом, у гребневиков направленность эволюции жизненных форм полностью противоположна кишечнополостным. У кишечнополостных наблюдается переход от сидячих к плавающим формам, а у гребневиков — от плавающих к сидячим.



Темы для обсуждения

1. Общие особенности организации кишечнopolостных и гребневиков.
2. Соотношение плезиоморфных и апоморфных признаков у кишечнopolостных и гребневиков.
3. Особенности радиальной симметрии у гидроидных, сцифоидных, коралловых полипов и гребневиков.
4. Приспособления к сидячему образу жизни у кишечнopolостных и гребневиков. Примеры параллелизма и конвергенции в разных таксонах.
5. Приспособления к плавающему образу жизни у кишечнopolостных и гребневиков.
6. Типы жизненных циклов у кишечнopolостных и гребневиков.
7. Отличия в развитии гребневиков по сравнению с кишечнopolостными.
8. Происхождение и филогения кишечнopolостных и гребневиков. Экологическая радиация.
9. Значение кишечнopolостных и гребневиков в природе.

Раздел 2. Билатеральные (Bilateria)

Как уже отмечалось ранее, все высшие многоклеточные животные (Eumetazoa) подразделяются на два раздела: радиальных (Radiata) и билатерально-симметричных (Bilateria). Билатеральные животные в отличие от радиальных обладают двусторонней симметрией и трехслойностью строения, т. е. их тело развивается не из двух, а из трех зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы. Отсюда второе название раздела Трехслойные (Triblastica).

Двусторонняя симметрия появилась тогда, когда помимо переднего и заднего концов тела у животных стали различаться спинная и брюшная стороны. Это произошло в связи с переходом первичных планктонных предков к жизни на дне, что привело к перемещению ротового отверстия на брюшную сторону.

У наиболее примитивных билатеральных животных рот расположен ближе к заднему концу тела, а у более прогрессивных групп смещен на передний конец, что дает несомненное преимущество в захвате добычи при движении головным концом вперед.

У билатеральных животных различают спинную, брюшную и боковые поверхности тела. Через их тело можно провести лишь одну (сагитальную) плоскость симметрии.

Билатеральные животные образуют два крупных подраздела: подраздел Бесполостные (Acoelomata) и подраздел Полостные животные (Coelomata). Бесполостные, или низшие черви, включают несколько типов и характеризуются паренхиматозностью и отсутствием вторичной полости тела (целома), выстланной мезодермальным эпителием. Промежутки между органами у бесполох заняты рыхлыми соединительнотканными клетками — паренхимой, или, в случае разрушения паренхимы, у них формируется первичная полость тела без эпителиальной выстилки. Ко вторичнополостным животным относится множество типов животных, в том числе высшие черви — кольчатые. Для них характерно наличие вторичной полости тела — целома.

Подраздел Бесполостные (Acoelomata)

Это билатеральные животные без вторичной полости тела. Промежутки между органами заполнены паренхимой, или имеется первичная полость без эпителиальной выстилки. К подразделу относятся следующие типы червей: тип Плоские черви (Plathelminthes), тип Первичнополостные, или Круглые черви (Nemathelminthes) и тип Немертины (Nemertini).

Тип Плоские черви (Plathelminthes)

Большинство представителей этого типа имеют червеобразное тело, уплощенное в спинно-брюшном (дорсовентральном) направлении. Чаще всего по форме они напоминают пластинку, ленту. Всего известно около 15 тыс. видов плоских червей. Часть видов плоских червей — свободноживущие, но большинство — паразиты животных.

Плоские черви характеризуются следующими чертами организации.

1. Кожа и подстилающие ее слои мускулатуры образуют кожно-мускульный мешок. Кожа представлена однослойным эпителием, или клеточным синцитием. У свободноживущих видов кожный эпителий ресничный. Под кожей залегает несколько слоев мышц: кольцевые, продольные, между которыми может находиться еще слой диагональной мускулатуры. Между спинной и брюшной стенками тела нередко располагаются пучки дорсовентральных мышц, обеспечивающих сплющивание тела. Сложная мускулатура плательминтов определяет разнообразные типы движения: вытягивание и сокращение, сужение и расширение тела, скручивание, волнообразное изгибание.

2. Плоские черви — паренхиматозные бесполостные, т. е. промежутки между стенкой тела и внутренними органами заполнены рыхлыми клетками — паренхимой мезодермального происхождения.

3. Пищеварительная система состоит из двух отделов: переднего (эктодермального) и среднего (энтодермального). Кишечник слепо замкнут, часто разветвленный. Задней кишки и анального отверстия нет. У некоторых примитивных форм и у эндопаразитических видов кишечник отсутствует.

4. Нервная система типа ортогон, которая состоит из парного мозгового ганглия и отходящих от него нескольких пар нервных тяжей, соединенных между собой кольцевыми тяжами — комиссурами. В целом нервная система напоминает решетку.

5. Органы чувств наиболее развиты у свободноживущих видов. У многих из них имеются глазки, органы равновесия — статоцисты и многочисленные сенсиллы: осязательные клетки и органы химического чувства.

6. Выделительная система плоских червей представлена отдельными клетками паренхимы (атроцитами), в которых накапливаются экскреты, и протонефридиями — ветвящимися каналами, выводящими из организма избыток жидкости с растворенными в ней продуктами обмена. Прото-

нефридии эктодермального происхождения. На внутренних концах выделительные каналы заканчиваются звездчатыми клетками с «мерцающим пламенем» (циртоцитами), отсасывающими из паренхимы избыточную жидкость. В стенках этих клеток имеются продольные щели, затянутые мембраной, через которые происходит фильтрация жидкости. Пучок жгутиков звездчатых клеток направлен в выделительный канал и обеспечивает отток жидкости из паренхимы. Протонефридиальные каналы соединяются в один или два выводящих канала, открывающиеся наружу выделительными порами.

7. Органов дыхания нет. Свободноживущие плоские черви дышат через кожу. Эндопаразитические виды обладают анаэробным дыханием.

8. Плоские черви — гермафродиты, т. е. в каждой особи имеются мужские и женские половые железы. Раздельнополость плоских червей — исключение. Половые протоки сложные. Для женской половой системы у большинства плоских червей характерно наличие желточников — желез, продуцирующих желточные клетки. Их энергетический материал используется развивающимися яйцеклетками. Оплодотворение внутреннее.

9. Развитие может быть прямым или с метаморфозом. Для эндопаразитов характерны сложные жизненные циклы с чередованием обоеполого и нескольких партеногенетических поколений.

К типу Плоские черви относится девять классов, из которых три включают свободноживущих червей, а шесть — исключительно паразитических. Наиболее многочисленными являются класс Ресничные черви (*Turbellaria*), класс Сосальщики (*Trematoda*), класс Моногенеи (*Monogenea*) и класс Ленточные черви, или Цестоды (*Cestoda*).

Класс Ресничные черви, или Планарии (*Turbellaria*)

Ресничные черви — это преимущественно свободноживущие плоские черви, реже паразитические. Их тело покрыто ресничным эпителием. У большинства видов имеются разнообразные органы чувств. В отличие от паразитических классов плоских червей, у турбеллярий отсутствуют специализированные органы прикрепления, нет сложного жизненного цикла.

Всего известно более 3500 видов ресничных червей. Большинство видов ресничных встречается в морях и пресных водах, меньшее число — во влажных местах на поверхности суши, в почве, и совсем немногие

виды являются эктопаразитическими. Представители ресничных червей представлены на рисунке 113.

Тело планарий уплощенное, овальное или удлинненное. На переднем конце тела обычно располагаются органы чувств: глазки,статоцист, обонятельные ямки. Рот — на брюшной стороне тела. Размеры сильно варьируют — от микроскопических до 30—40 см. Мелкие планарии плавают при помощи ресничного эпителия, а крупные — в основном за счет волнообразных сокращений тела. Ползают планарии по субстрату путем сокращения мускулатуры тела или передвигаются «шагающим» движением, поочередно прикрепляясь то передним, то задним концом тела.

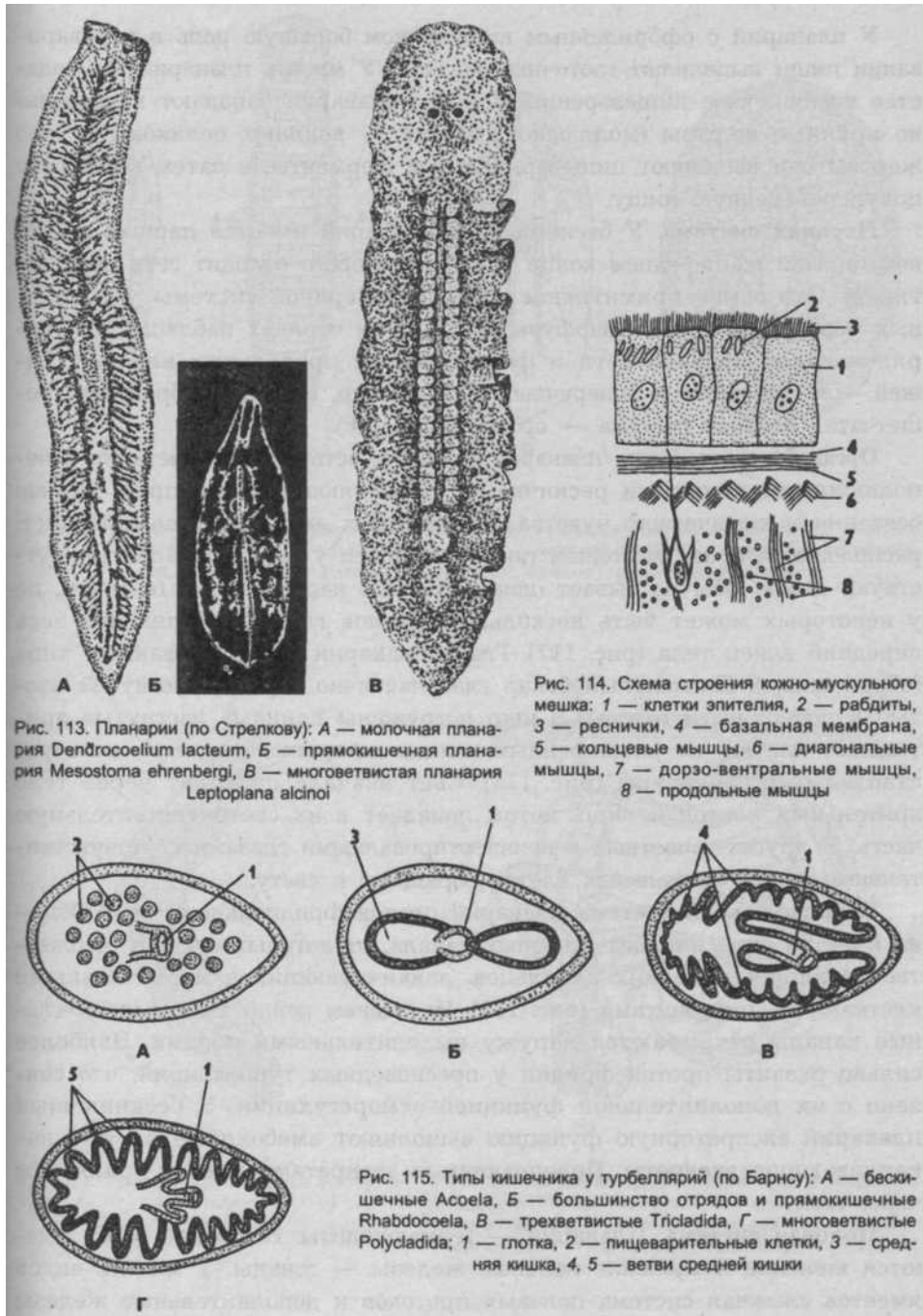
Кожно-мускульный мешок ресничных червей характеризуется наличием ресничного эпителия и нескольких слоев мышц: кольцевых, продольных, диагональных (рис. 114). У некоторых видов эпителий погруженного типа. В эпителии много различных чувствующих и железистых клеток. Обильное выделение слизи помогает скольжению планарий по субстрату. Специфической особенностью эпителиальных клеток планарий является наличие особых палочковидных структур — рабдитов. Рабдиты способны «выстреливать» из клеток наружу, разбухать, превращаясь в ядовитую слизь. Это имеет защитное значение для планарий, а также служит средством поражения добычи.

Пищеварительная система планарий очень разнообразна в пределах класса и варьирует от примитивной — без оформленного кишечника до самой сложной — с ветвистым кишечником. Основные отряды планарий отличаются прежде всего формой кишечника. Рассмотрим типы кишечника некоторых основных отрядов планарий (рис. 115).

У отряда бескишечных планарий (*Acoela*) имеется рот на брюшной стороне примерно посередине тела. Проглоченная пища попадает в энтодермальную паренхиму, прилегающую к периферическому слою мезодермальной паренхимы (рис. 115, А). Вокруг проглоченного комочка пищи образуется временная пищевая полость, окруженная пищеварительными клетками. В основном они питаются диатомовыми водорослями.

Оформленный и довольно сложный кишечник у многоветвистых планарий (отряд *Polycladida*). Ротовое отверстие у них, как правило, ближе к заднему концу тела и ведет в складчатую глотку, от которой радиально расходятся множество слепых ветвей энтодермального кишечника (рис. 115, Г).

В отряде трехветвистых планарий (*Tricladida*) от глотки, расположенной посередине тела, отходят три ветви кишечника. Одна ветвь направлена к переднему концу тела, а две — назад. У отряда прямокишечных (*Rhabdocoela*) глотка расположена на переднем конце тела и кишечник прямой неветвистый (рис. 115, В).



У планарий с оформленным кишечником большую роль в переваривании пищи выполняют глоточные железы. У многих планарий наблюдается внекишечное пищеварение. Нередко планарий нападают на довольно крупные жертвы (моллюсков, рачков — водяных осликов). В тело жертвы они выделяют пищеварительные ферменты, а затем всасывают полупереваренную пищу.

Нервная система. У бескишечных планарий имеется парный мозговой ганглий на переднем конце тела, от которого отходит сеть нервных тяжей. Это самое примитивное состояние нервной системы у ресничных червей, близкое к диффузной. В других отрядах наблюдается упорядочивание нервной сети и формирование продольных нервных тяжей — коннективов и поперечных — комиссур, при этом образуется решетчатая нервная система — ортогон (рис. 116).

Органы чувств. Кожа планарий усеяна чувствующими клетками с неподвижными длинными ресничками, выполняющими функцию органов осязания и химического чувства. У некоторых видов имеется статоцист, расположенный над мозговым ганглием. Почти у всех планарий присутствуют глаза. Обычно бывает одна пара глаз над мозговым ганглием, но у некоторых может быть несколько десятков глаз, окаймляющих весь передний конец тела (рис. 117). Глаза планарий инвертированного типа (обращенные). Пигментный бокал глаз частично обращен вогнутой частью к поверхности головы. В него погружены длинные изогнутые зрительные клетки, на расширенных концах которых находятся светочувствительные структуры (рис. 118). Свет вначале проходит через тело зрительных клеток и лишь потом попадает в их светочувствительную часть. У других животных с неинвертированными глазами светочувствительные концы зрительных клеток обращены к свету.

Выделительная система планарий протонефридального типа. Обычно имеется один или два основных канала, от которых отходит множество ветвящихся мелких канальцев, заканчивающихся мерцательными клетками — циртоцитами (рис. 119). На заднем конце тела выделительные каналы открываются наружу выделительными порами. Наиболее сильно развиты протонефридии у пресноводных турбеллярий, что связано с их дополнительной функцией осморегуляции. У бескишечных планарий экскреторную функцию выполняют амебоидные клетки, накапливающие экскреты. Переполненные экскретами клетки удаляются через кожу.

Половая система. Планарии — гермафродиты. В каждой особи имеются женские и мужские половые железы — гонады. У многих видов имеется сложная система половых протоков и дополнительные железы

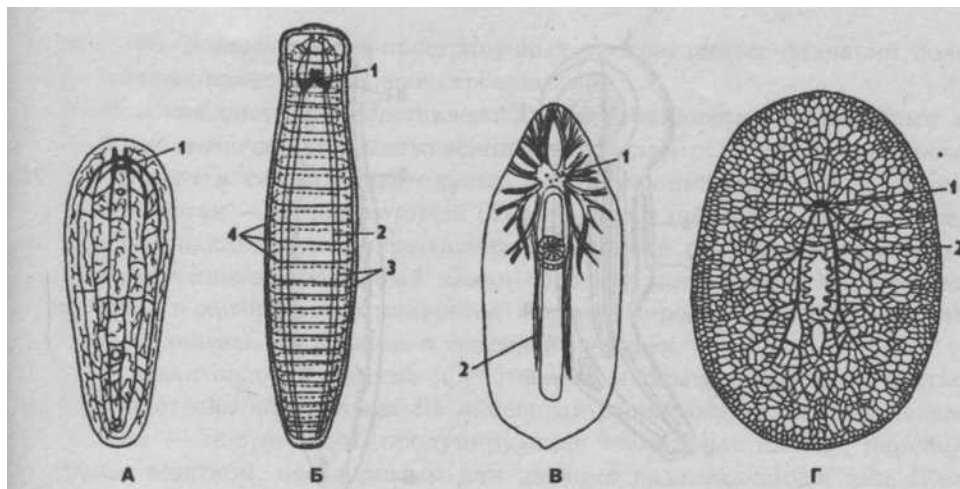


Рис. 116. Нервная система турбеллярий (по Беклемишеву) из разных отрядов: А — Acoela, Б — отряд, близкий к Tricladida, В — Rhabdocoela, Г — Polycladida; 1 — мозговой ганглий, 2 — брюшные продольные стволы, 3 — боковые и спинные продольные нервные стволы, 4 — комиссуры



Рис. 117. Планария-многоглазка *Polycelis cornuta*

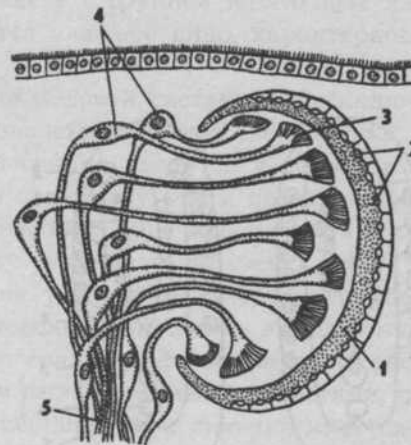


Рис. 118. Схема инвертированного глаза планарий (по Гессе): 1 — пигментный бокал, 2 — ядра клеток пигментного бокала, 3 — светочувствительная часть рецепторных клеток, 4 — ядра рецепторных клеток, 5 — нервные волокна, образующие зрительный нерв

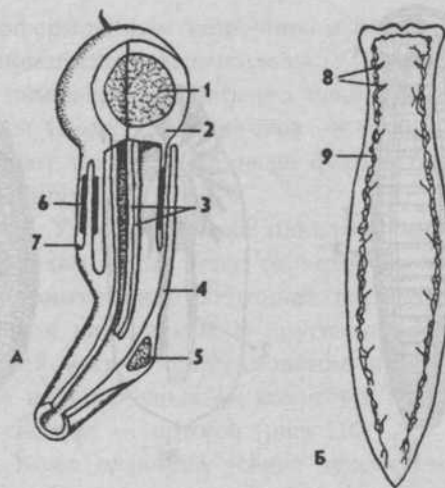


Рис. 119. Протонефридии турбеллярий (по Барнсу): А — клетка с ресничным пламенем, Б — система протонефридиев; 1 — ядро, 2 — терминальная клетка, 3 — жгутики, 4 — трубчатая клетка, 5 — ядро трубчатой клетки, 6 — соединение двух клеток, 7 — отверстия, 8 — нефридиальные поры, 9 — нефридиальные каналы

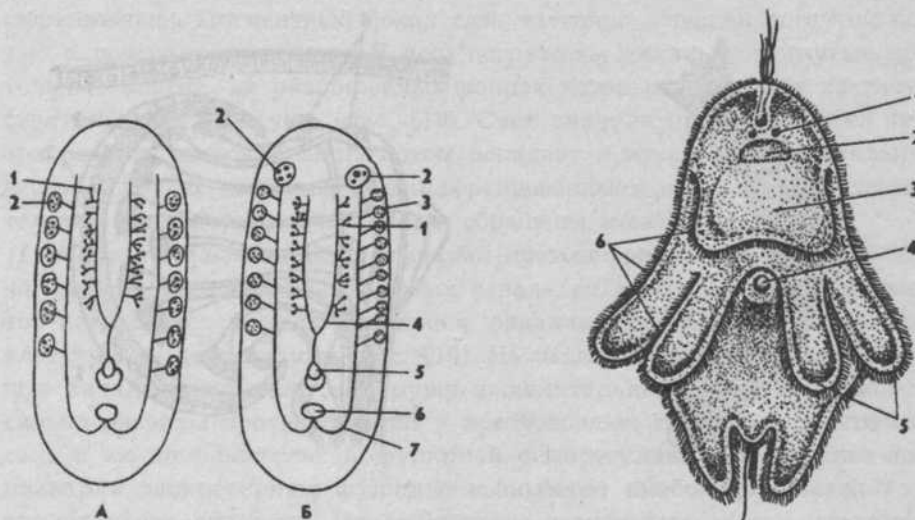


Рис. 120. Схема половой системы турбеллярий (по Барнсу): А — археофоры, Б — неофоры; 1 — семенники, 2 — яичники, 3 — желточники, 4 — семяпроводы, 5 — совокупительный орган, 6 — женское половое отверстие, 7 — яйцеводы

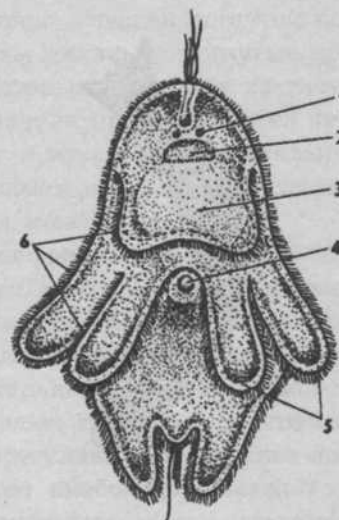


Рис. 121. Мюллеровская личинка (из Байера): 1 — глаза, 2 — ганглий, 3 — кишечник, 4 — рот, 5 — лопасти, 6 — мерцательный венчик

(рис. 120). У наиболее распространенных трехветвистых планарий половая система имеет следующее строение.

Мужская система представлена двумя семенниками, состоящими из семенных мешочков с семявыносящими канальцами. Парные семяпроводы впадают в семяизвергательный канал, пронизывающий совокупительный орган — пенис, который открывается в половую клоаку — кожное впячивание, куда открываются и женские протоки. В некоторых случаях семяизвергательный канал образует расширение — семенной пузырек, в котором накапливается сперма. Нередко имеются предстательные железы, впадающие в семенной пузырек.

Женская половая система представлена парными яичниками и отходящими от них яйцеводами. На яйцеводах расположены многочисленные железки — желточники, продуцирующие желточные клетки, переполненные желтком, необходимым для питания развивающихся яиц. Желт очники представляют собой видоизмененные части яичника, а желточные клетки гомологичны ооцитам. Яйцеводы впадают во влагалище, открывающееся половым отверстием в клоаку. У некоторых видов в половую клоаку впадает еще и копулятивная сумка с семяприемником, куда после спаривания попадает сперма партнера. Оплодотворение яиц происходит позднее, после спаривания.

Оплодотворенная яйцеклетка вместе с группой желточных клеток покрывается скорлупой, и образуется сложное яйцо, характерное для большинства плоских червей.

Наиболее примитивное состояние половой системы у бескишечных турбеллярий. У них отсутствуют половые протоки, желточники. При спаривании бескишечных планарий сперма вводится в тело партнера при помощи копулятивного органа в паренхиму, где и происходит оплодотворение яиц, созревающих в паренхиме. Яйца простые (без желточных клеток), выпадают из тела в воду через разрывы стенки тела.

Размножение, развитие. Развитие у некоторых морских турбеллярий (Polycladida) происходит с метаморфозом, и из яйца выходит мюллеровская личинка (рис. 121). Она имеет овальную форму, покрыта ресничками и снабжена восемью радиально расположенными лопастями, помогающими парить в толще воды. На вершине тела личинки имеется рот, ведущий в мешковидный кишечник.

У большинства видов развитие прямое. Встречаются виды планарий, способные размножаться бесполом путем. При этом особь делится поперечными перегородками на несколько дочерних особей.

В настоящее время выделяются два подкласса турбеллярий: подкласс Архоофоры (Archoophora) и подкласс Неоофоры (Neophora), включающие 12 отрядов. Рассмотрим некоторые из них.

Подкласс Архоофоры (Archoophora)

Это наиболее примитивные планарии, у которых нет желточников, яйца простые, развитие нередко с метаморфозом. Имеется статоцист.

Отряд Бескишечные (Acoela). У них отсутствуют кишечник, протонефридии, половые протоки, желточники. Имеется мезодермальная и энтодермальная паренхима. Пища заглатывается ртом и переваривается в энтодермальной паренхиме. Половые клетки созревают в мезодермальной паренхиме. Нервная система — примитивный ортогон с диффузной сетью нервных тяжей. Это мелкие морские обитатели дна литоральной зоны.

Отряд Многоветвистые (Polycladida). Кишечник многоветвистый, множественность половых желез, отсутствие желточников. Развитие с метаморфозом. Это крупные морские формы (до 15 см).

Подкласс Неоофоры (Neophora)

Эволюционно продвинутая группа планарий, перешедших к обитанию в пресных водах и даже на суше. У них имеются желточники. Яйца сложные. Развитие прямое.

Отряд Трехветвистые (Tricladida) — самый многочисленный по числу видов. Преимущественно пресноводные формы, реже морские. Некоторые тропические виды планарий — наземные обитатели. В наших пресных водоемах часто встречаются такие крупные планарии, как молочно-белая (*Dendrocoelum lacteum*) длиной 2—3 см и многоглазка (*Polycelis*, рис. 117). У них трехветвистый кишечник, хорошо развиты желточники, сложная половая система. Яйца сложные. Развитие прямое.

Отряд Прямокишечные (Rhabdocoela) — мелкие формы, встречающиеся в морях, пресных водах и во влажном мху на суше. Среди них имеются и паразитические виды. У них рот на переднем конце тела, прямой кишечник, хорошо развиты продольные стволы нервной системы, имеется сложная половая система с желточниками. Развитие прямое.

Происхождение турбеллярий. Турбеллярии — наиболее примитивная группа плоских червей, поэтому проблема их филогенетического происхождения связана и с эволюцией всего типа Plathelminthes. Имеется несколько гипотез происхождения плоских червей, которые отличаются тем, что в качестве плезиоморфных групп среди ныне живущих турбеллярий рассматривались разные отряды.

По гипотезе Ланга, к самым примитивным турбелляриям относятся многоветвистые (*Polycladida*), которые якобы сохранили элементы ради-

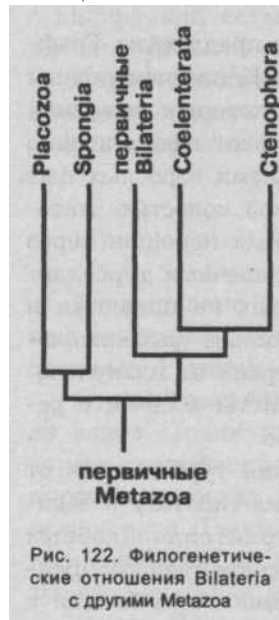
альной симметрии от предковой группы Radiata. Среди Radiata выделяли ползающих гребневиков, которые сочетали черты радиальной симметрии с признаками билатеральных животных. Обращалось внимание на такие черты сходства между гребневиками и многоветвистыми планариями: ресничный покров, строение пищеварительной системы с радиальными ветвями средней кишки, наличие статоциста над мозговым ганглием. Однако сравнительное изучение эмбрионального развития турбеллярий и гребневиков доказало несостоятельность этой гипотезы. Выяснилось, что поликлаиды — весьма продвинутая группа турбеллярий, а наиболее примитивны бескишечные турбеллярии.

Вторая гипотеза происхождения турбеллярий была предложена Граффом, а позднее поддерживалась В. Н. Беклемишевым. К плезиоморфным турбелляриям были отнесены бескишечные (Acoela), которых выводили от планулообразных предков Radiata. Но Acoela не имеют оформленного кишечника, и поэтому их нельзя было считать потомками взрослых фаз кишечнополостных и гребневиков со сложной кишечной полостью. Авторы гипотезы допускали, что личинки предковых Radiata перешли через неотению (укорочение онтогенеза) к образованию бескишечных турбеллярий. Однако личинки современных кишечнополостных не питаются и представляют упрощенные формы в связи с образованием расселительной фазы. Если допустить происхождение плоских червей от планулоподобных, то нужно признать регресс от Radiata к Bilateria в связи с редукцией кишечника и радиально-симметричных органов.

Наиболее аргументирована гипотеза происхождения турбеллярий от фагоцителлоподобных предков. А. В. Иванов предложил гипотезу независимого происхождения Radiata и Bilateria от фагоцителлоподобных предков. Описание трихоплакса как единственного современного представителя Phagocytellozoa показывает, что такие формы очень близки к предкам бескишечных турбеллярий: ресничный покров, паренхиматозность. Ароморфоз в происхождении турбеллярий заключался в том, что паренхима фагоцителлоподобных предков расслоилась на два функциональных пласта: внутренний — фагоцитобласт, в котором осуществлялось внутриклеточное пищеварение, и промежуточный — мезодермальную паренхиму, имеющую опорное значение. У высших планарий в мезодерме формируется и мускулатура. Погружение фагоцитобласта внутрь тела привело к образованию рта, расположенного на нижней поверхности тела. А это, в свою очередь, повлекло образование билатеральной симметрии. Эта гипотеза без натяжек объясняет простоту организации Acoela и прогресс по сравнению с фагоцителлообразными. Из гипотезы вытекает вывод о разных путях специализации Radiata и Bilateria. Согласно этой системе взглядов, гребневики и поликлаиды —

одни из самых специализированных групп в разных ветвях эволюции (Radiata и Bilateria) и потому не могут быть связаны непосредственным родством. От бескишечных турбеллярий эволюция шла по пути усложнения организации: пищеварительной, нервной, выделительной и половой систем органов.

Особняком стоит гипотеза Хаджи о происхождении турбеллярий от инфузорий, о которой уже упомянуто в связи с изложением состояния проблемы о происхождении многоклеточных. По Хаджи, в процессе эволюции от полиэнергидных инфузорий путем целлюляризации могли



возникнуть первичные бескишечные турбеллярии с наружным ресничным эпителием и внутренней паренхимой. Если принять эту концепцию, то следует признать, что первичными многоклеточными были трехслойные животные — планарии, от которых в дальнейшем произошли такие более примитивные типы, как губки и кишечнополостные, что не соответствует постулатам учения о зародышевых листках и принципах онтофилогенеза.

Поэтому наиболее аргументированной гипотезой происхождения турбеллярий в настоящее время следует считать концепцию Иванова о фагоцителлоподобном предке первых билатеральных животных и ацеллоподобном предке плоских червей. Согласно этой концепции можно следующим образом представить происхождение низших многоклеточных и первичных билатеральных животных (рис. 122).

Класс Сосальщики (Trematoda)

Сосальщики — класс эндопаразитических плоских червей, насчитывающий около 4000 видов. Они паразитируют во внутренних органах позвоночных животных.

По своему строению сосальщики близки к турбелляриям, что свидетельствует об их родственных связях. Но, в отличие от свободноживущих ресничных червей, у взрослых сосальщиков нет ресничного эпителия, органов зрения. Только у личинок сосальщиков выражен ресничный эпителий и имеются глаза. У сосальщиков органы прикрепления представлены двумя присосками: ротовой и брюшной. Ранее ошибочно счита-

ли, что у них два рта, и потому сосальщики получили название — двуусток, которое широко используется и в настоящее время. На самом деле только на дне передней присоски расположен рот, а брюшная присоска — лишь орган прикрепления.

Для сосальщиков характерен сложный жизненный цикл по типу **гетерогонии**, с чередованием полового размножения и партеногенетического (без оплодотворения). В составе жизненного цикла сменяются несколько поколений: одно — половое, гермафродитное, паразитирующее у окончательного хозяина, и 2—3 партеногенетических, развивающихся в промежуточном хозяине.

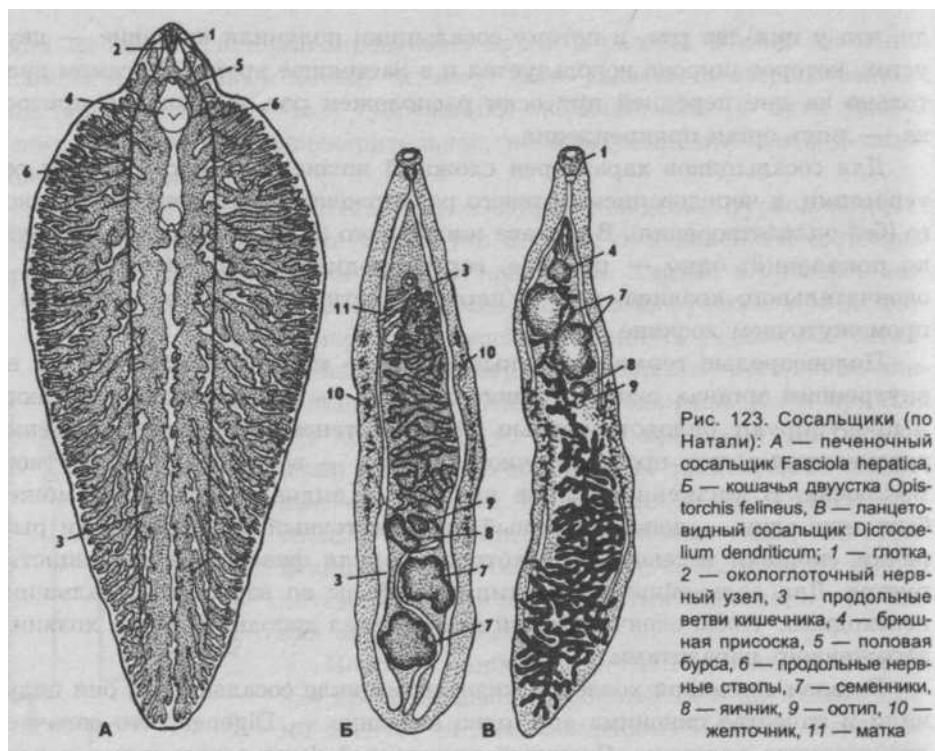
Половозрелые гермафродитные особи — мариты паразитируют во внутренних органах окончательного хозяина — позвоночного животного и продуцируют оплодотворенные яйца. Партеногенетические поколения развиваются в теле промежуточного хозяина — водного или сухопутного моллюска. В жизненном цикле некоторых видов сосальщиков может быть еще один — дополнительный промежуточный хозяин (мальки рыб, рачки, личинки насекомых), в котором ранняя фаза двуустки инцистируется. Для дальнейшего развития этой фазы во взрослого сосальщика необходимо, чтобы окончательный хозяин съел дополнительного хозяина, зараженного паразитами.

В связи со сменой хозяев в жизненном цикле сосальщиков, они получили в качестве синонима еще одно название — Digenea, что означает двойственное развитие. Сложный жизненный цикл сосальщиков с разными типами размножения обеспечивает высокую плодовитость паразитов и надежность попадания их в тело основного и промежуточного хозяина.

Общая морфофункциональная характеристика сосальщиков. Тело сосальщиков листовидное с двумя присосками. Размеры обычно колеблются от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Например, длина тела печеночного сосальщика достигает 5 см. Самые крупные сосальщики, паразитирующие в рыбах, могут достигать 1,5 м в длину. К числу наиболее распространенных сосальщиков относятся: печеночный, ланцетовидный и кошачья двуустка (рис. 123).

Присоски сосальщиков варьируют по форме и размерам. Они снабжены мощными кольцевыми и радиальными мышцами.

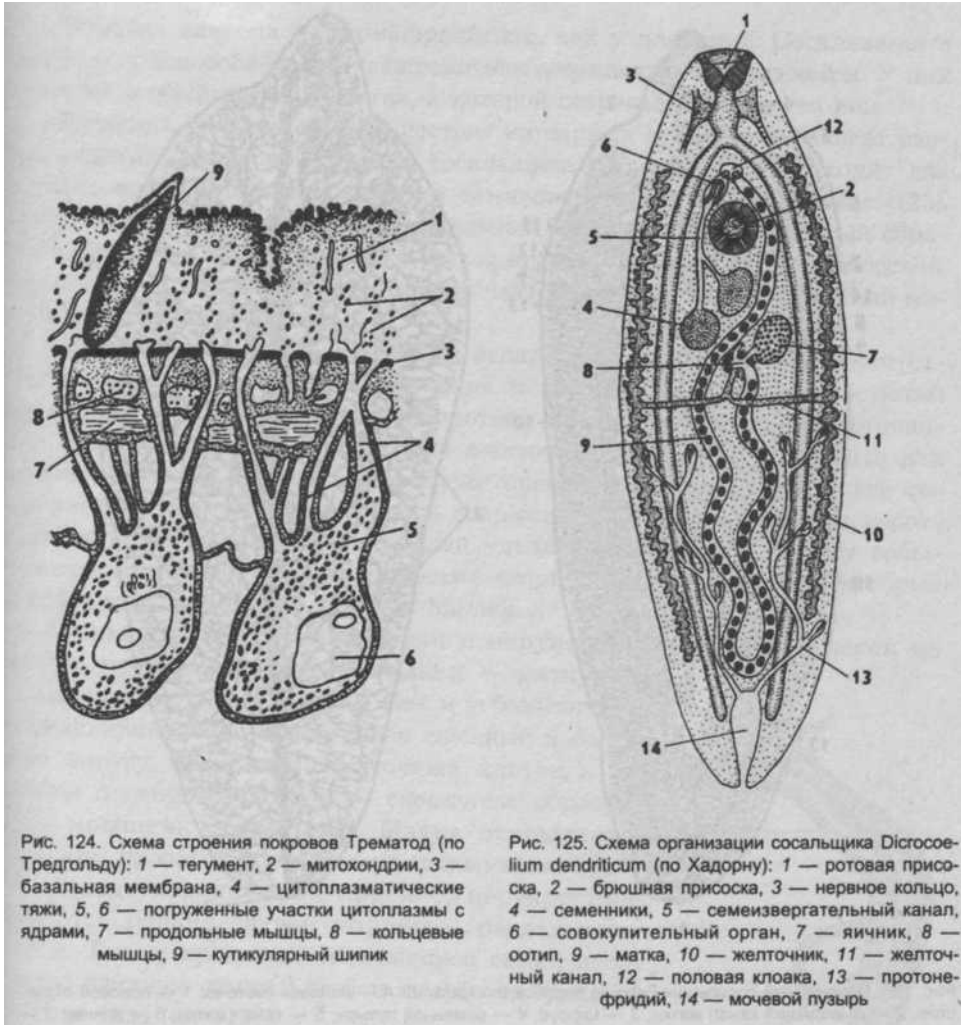
Кожно-мускульный мешок. Покровы сосальщиков представлены тегументом — эпителием погруженного типа с цитоплазматическим поверхностным слоем без ресничек (рис. 124). Поверхность тегумента имеет складчатую, ребристую структуру. Сосальщики способны всасывать через покровы питательные вещества из тела хозяина. Тела эпителиальных клеток глубоко погружены в паренхиму и связаны с поверхностным



цитоплазматическим слоем тяжами. Слои кольцевых и продольных мышц развиты хорошо и обеспечивают сложные сокращения тела. Особенности внутреннего строения трематод удобно рассмотреть на рисунках 125, 126.

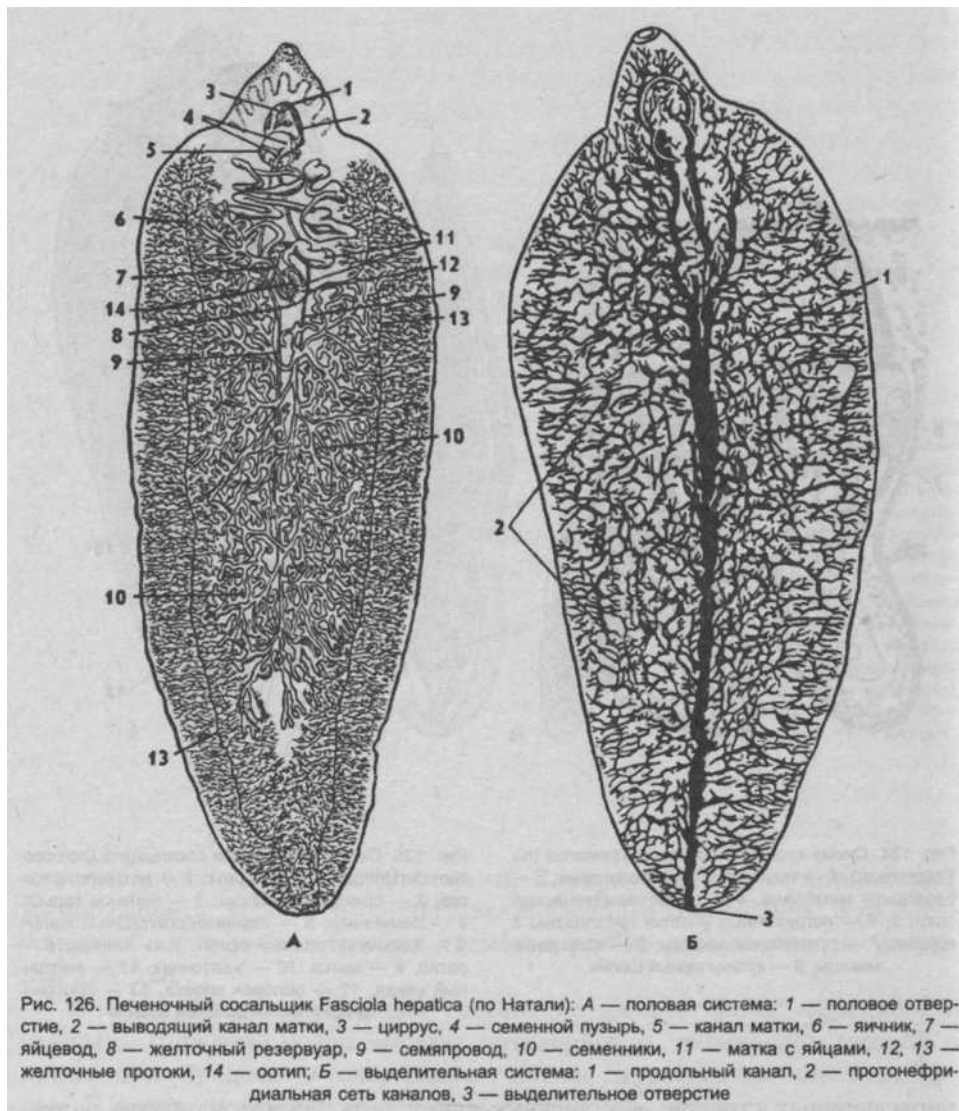
Пищеварительная система состоит из двух отделов: переднего и среднего. Передний отдел выстлан эктодермой и представлен глоткой и пищеводом. Средняя энтодермальная кишка двуветвистая, слепозамкнутая. У одних сосальщиков ветви средней кишки ветвятся и имеют множество слепых отростков (печеночный сосальщик), а у других наблюдается тенденция к их редукции. У видов с развитым кишечником преобладает внутрикишечное переваривание пищи, а у сосальщиков с рудиментарным кишечником главенствует другой тип питания — всасывание переваренной пищи хозяина через покровы тела — тегумент.

Нервная система сосальщиков — ортогон и представлена парным мозговым ганглием, от которого отходят нервы к ротовой присоске и три



пары нервных стволов — к заднему концу тела. Из них наиболее развиты два брюшных нервных ствола. Между продольными стволами имеются комиссуры.

Органы чувств у сосальщиков слабо развиты. Однако на фазе свободноплавающей личинки — мирацидия имеются инвертированные глазки, как у планарий, а также многочисленные кожные сенсиллы. Наличие планариеобразной личинки свидетельствует о родстве трематод с планариями.



Выделительная система сосальщиков, как у всех плоских червей, протонефридиального типа. Обычно имеются два выделительных канала, в которые впадают многочисленные тонкие каналы от клеток с мерцательным пламенем, разбросанных в паренхиме. В задней части тела основные каналы выделительной системы впадают в мочевой пузырь, открывающийся выделительной порой наружу (рис. 126).

Половая система — гермафродитная, как у планарий. Сосальщики в связи с приспособлениями к паразитизму чрезвычайно плодовиты. У них имеется особый орган — матка, в которой созревает множество яиц.

Мужская половая система состоит из парных семенников, иногда разветвленных, как у печеночного сосальщика. От семенников отходят два семяпровода, которые впадают в семяизвергательный канал (рис. 125). Последний пронизывает совокупительный орган — циррус, который обращен в ямку — половую клоаку, находящуюся перед брюшной присоской. Семяизвергательный канал и циррус часто заключены в мускулистый мешок — половую бурсу.

Женская система представлена непарным яичником, от которого отходит короткий яйцевод, впадающий в небольшой резервуар — оотип (рис. 125). В оотип открываются протоки от сильно развитых желточников, продуцирующих питательные желточные клетки, необходимые для развития яиц. В оотип впадает также проток от семяприемника, где сохраняется сперма партнера после спаривания. От оотипа отходит короткий лауреров канал, через который удаляется из оотипа наружу избыток спермы. Оотип окружен мелкими скорлуповыми железами, которые в совокупности образуют тельце Мелиса.

Оплодотворенные яйцеклетки в окружении желточных клеток из оотипа поступают в извитой канал — матку, где формируются сложные яйца. Как и у большинства турбеллярий, яйца сосальщиков сложные и содержат зиготу, несколько желточных клеток и покрыты плотной оболочкой — скорлупой, образующей крышечку (рис. 126). Матка открывается женским половым отверстием в половую клоаку.

Оплодотворение, как правило, перекрестное. Имеются редкие случаи вторичной раздельнополости. Так, у кровяных сосальщиков самец носит узкую длинную самку в особом желобе на брюшной стороне тела (рис. 127).

Сосальщики паразитируют во внутренних органах хозяина с разной степенью парциального давления кислорода, и потому у них может наблюдаться как аэробный, так и анаэробный (бескислородный) тип обмена. Сосальщики, паразитирующие в легких у позвоночных животных, дышат кислородом. Но большинство видов паразитируют в печени, кишечнике животных, где возможно лишь анаэробное дыхание. При этом сосальщики получают необходимую для жизнедеятельности

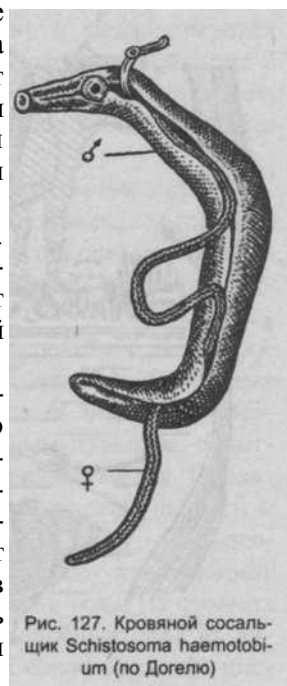


Рис. 127. Кровяной сосальщик *Schistosoma haematobium* (по Дорелю)

энергию за счет расщепления гликогена, содержащегося в паренхиме. Главным продуктом анаэробного обмена у сосальщиков является моче-вая кислота. У животных при сильном заражении сосальщиками наблю-дается интоксикация за счет выделяемых паразитами ядовитых продук-тов анаэробного обмена.

Ознакомление с организацией сосальщиков показывает, что они близки по строению всех систем органов к свободноживущим ресничным червям — турбелляриям, особенно к прямокишечным (*Rhabdocoela*). Но в процессе эволюции они приобрели ряд черт специализации к эндопара-зитизму. С одной стороны, у них произошла редукция ресничного эпите-лия, органов чувств, наметились тенденция к редукции кишечника и переход к питанию органическими веществами через кожу. С другой стороны, у сосальщиков появились органы прикрепления — присоски, а тегумент специализировался к всасыванию пищи; развилась способность к анаэробному дыханию. Дальнейшее усложнение в процессе эволюции получила половая система, обеспечивающая высокую плодовитость па-разитов.

Жизненный цикл сосальщиков. Для всех сосальщиков характерен жизненный цикл типа гетерогонии с чередованием полового и партеноге-нетического размножения, со сменой поколений и хозяев.

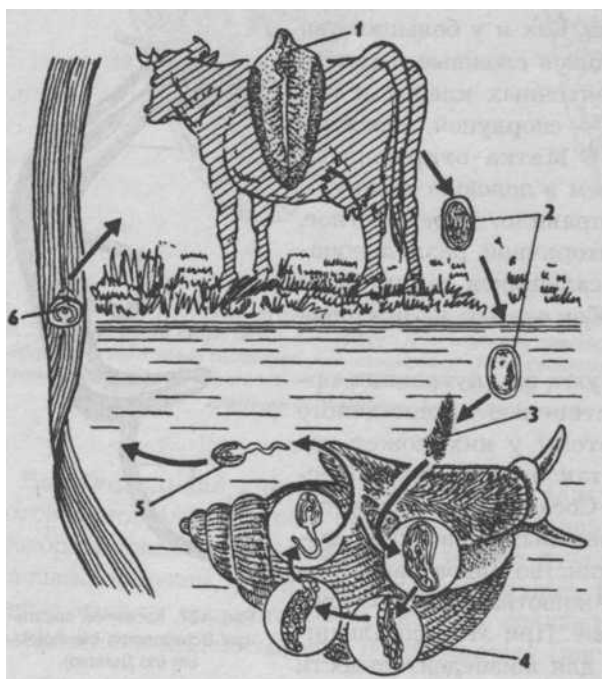


Рис. 128. Жизненный цикл печеноч-ного сосальщика *Fasciola hepatica* (из Чендлера): 1 — марита в пече-ни рогатого скота. 2 — яйцо, 3 — мирацидий, 4 — развитие sporo-цисты, редий и церкарий в проме-жуточном хозяине — малом прудо-вике, 5 — свободноплавающий цер-карий, 6 — адолескарий на траве

Печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*), наиболее распространенный паразит рогатого скота, развивается с одним промежуточным хозяином — малым прудовиком (*Lymnaea truncatula*). Печеночный сосальщик паразитирует в печени коров и редко встречается у других животных и человека. Длина тела сосальщиков 4—5 см. Жизненный цикл и стадии развития печеночного сосальщика изображены на рисунках 128 и 129. Гермафродитные особи — мариты продуцируют огромное количество яиц, которые попадают из протоков печени хозяина в кишечник, а затем вместе с фекалиями выделяются в наружную среду. Для развития яиц сосальщика необходимо, чтобы они попали в воду. В воде крышечка яйца открывается, и из него выходит личинка — мирацидий (рис. 129). Личинка похожа на планарию: покрыта ресничным эпителием, имеет инвертированные глазки, протонефридии. Это поисковая фаза развития сосальщика. Мирацидий благодаря хеморецепции разыскивает в воде промежуточного хозяина — малого прудовика и при помощи хоботка и выделений особой железы внедряется в его тело. Происходит метаморфоз: мирацидий сбрасывает ресничный покров и превращается в мешковидную половозрелую фазу — материнскую спороцисту. В спороцисте из неоплодотворенных диплоидных яйцеклеток развиваются зародыши нового поколения паразитов — редий. Стенка спороцисты разрывается, и из нее выходят редии. Форма тела редий овальная или удлинённая, иногда с короткими опорными отростками (рис. 129). У редий имеется ротовая присоска. Рот ведет в мускулистую глотку, которая переходит в мешковидный кишечник. Кроме кишечника в теле редий имеются два протонефридия, зачатки ортогональной нервной системы и генеративные клетки в паренхиме.

Редии активно питаются, поглощая ткани хозяина, а затем приступают к партеногенетическому размножению. Из генеративных клеток (яйцеклеток) в их теле формируются зародыши нового поколения паразитов. Это может быть новое поколение редий, или личинки гермафродитного поколения — церкарии.

Отродившиеся церкарии покидают тело малого прудовика и некоторое время свободно плавают в воде при помощи хвоста (рис. 129). По своему строению церкарии похожи на взрослых сосальщиков. У них две присоски, двуветвистый кишечник, протонефридии с мочевым пузырем, зачатки половой системы. В коже церкариев много цистогенных желез. Церкарии печеночного сосальщика оседают на прибрежную растительность и выделяют вокруг себя цисту, превращаясь в покоящуюся фазу — адолескарию. Коровы вместе с травой на заливных лугах поедают адолескарий. Человек также может проглотить адолескарий при питье воды из стоячих водоемов и луж, а также при поедании некоторых съедобных трав на заливном лугу (щавель и др.). Под действием кишечных соков оболочка цис-

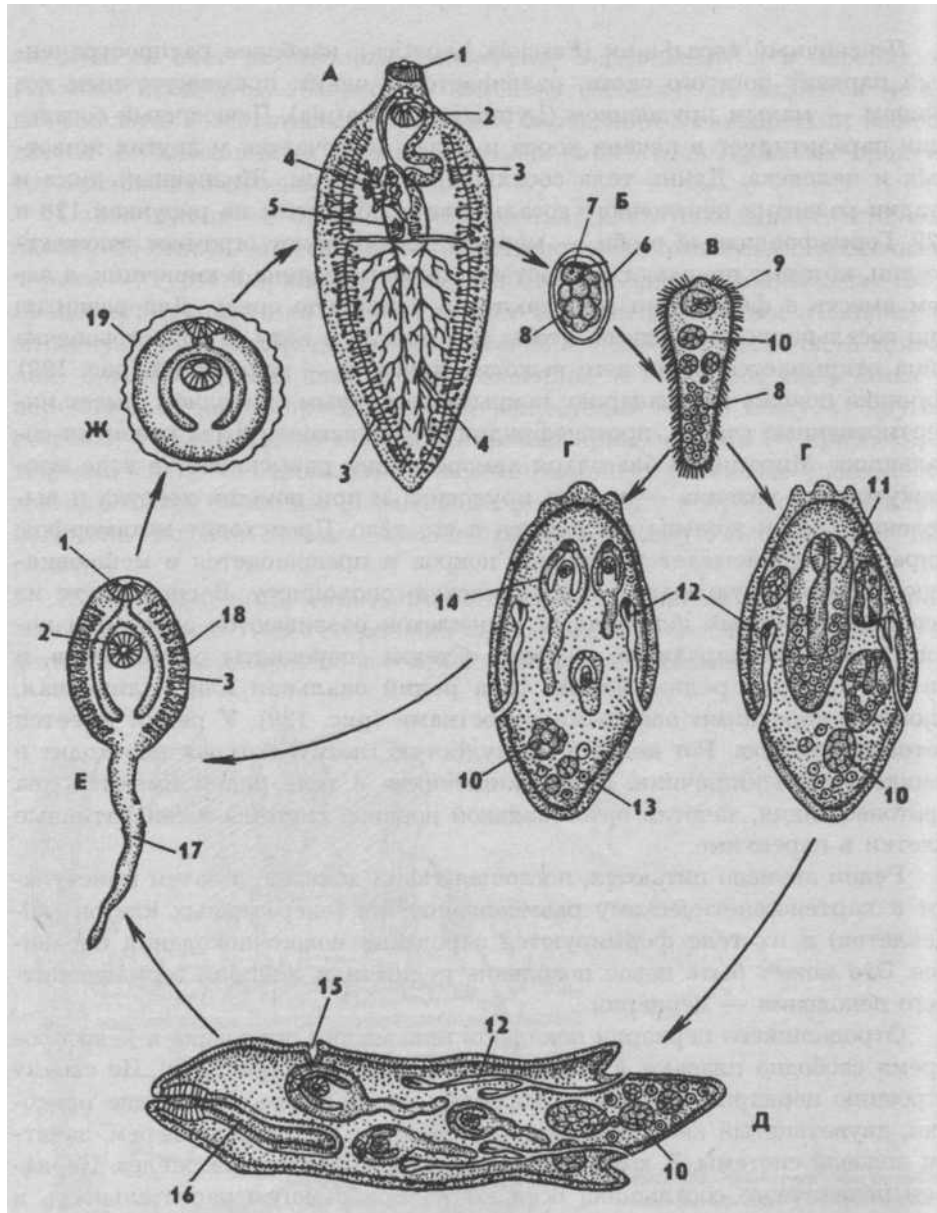


Рис. 129. Стадии жизненного цикла печеночного сосальщика *Fasciola hepatica* (по Хадорну): А — марида, Б — яйцо, В — марицидий, Г — спороцисты, Д — редия, Е — церкарий, Ж — подросток; 1 — ротовая присоска, 2 — брюшная присоска, 3 — желточники, 4 — гонады, 5 — оотип, 6 — оболочка яйца, 7 — яйцеклетка, 8 — желточные клетки, 9 — глазки, 10 — зародышевые шары, 11 — редии, 12 — протонефридии, 13 — покровы, 14 — церкарий, 15 — пора, 16 — пищевод, 17 — хвост церкария, 18 — паренхима, 19 — оболочка подростка

ты адолескарий растворяется, и молодые двуустки приступают к паразитизму в теле окончательного хозяина.

Таким образом, в жизненном цикле печеночного сосальщика сменяется 3—4 поколения, выполняющие разные функции вида. Первое поколение (яйцо — мирацидий — спороциста) обеспечивает переход паразита от окончательного хозяина (корова) к промежуточному (прудовик) и размножается партеногенетически. Второе и третье поколения (редия) — представляют собой фазы паразитического питания в промежуточном хозяине и партеногенетического размножения. Четвертое поколение (церкария — адолескария — двуустка) осуществляет переход от промежуточного хозяина к окончательному, и представляет фазу паразитирования и полового размножения.

Предполагается, что партеногенез у трематод возник в связи с паразитизмом, а партеногенетические поколения представляют собой личинок сосальщиков, перешедших к раннему половому размножению, не достигнув взрослого состояния. Такое размножение на ранних фазах развития получило название педогенеза.

Фасциолез — заболевание, вызываемое печеночным сосальщиком, протекает тяжело и опасно. Но система профилактических мероприятий помогает снижать возможность заражения животных фасциолезом (изоляция и лечение больных животных, осушение болот, борьба с малым прудовиком). Человеку же надо строго соблюдать запрет на питье воды из временных водоемов, где могут быть адолескарий.

Наиболее опасным для человека паразитом является *кошачья двуустка* (*Opisthorchis felineus*). Вызываемое ею заболевание называется описторхозом. Жизненный цикл кошачьей двуустки похож на цикл печеночного сосальщика, но отличается наличием дополнительного хозяина (рис. 130). Размеры его меньше (8—13 мм). Окончательным хозяином кошачьей двуустки могут служить собаки, кошки, а также человек. Этот паразит поражает печень и вызывает серьезное расстройство функций пищеварительной системы. Яйца паразита для дальнейшего развития должны попасть в воду. Но из них мирацидий не вылупляются. В дальнейшем яйца должны быть проглочены промежуточным хозяином — пресноводным моллюском (*Bithinia leachi*). В кишечнике моллюска яйца открываются, и из них выходят мирацидий, которые внедряются в ткани внутренних органов и превращаются в спороцисту. В результате партеногенеза спороциста порождает поколение редий, а затем церкарий. Последние покидают тело промежуточного хозяина, выходят в воду и плавают при помощи хвоста, разыскивая дополнительного хозяина — рыбу (язь, плотва и др.). Церкарий оседают на рыбу, внедряются в ее кожу или мышцы, покрываются плотной оболочкой, превращаясь в покоящуюся фазу — метацеркарию. Заражение человека и животных кошачьей двуусткой происходит при поедании вяленой, мороженой или сырой рыбы, инцистированной мета-

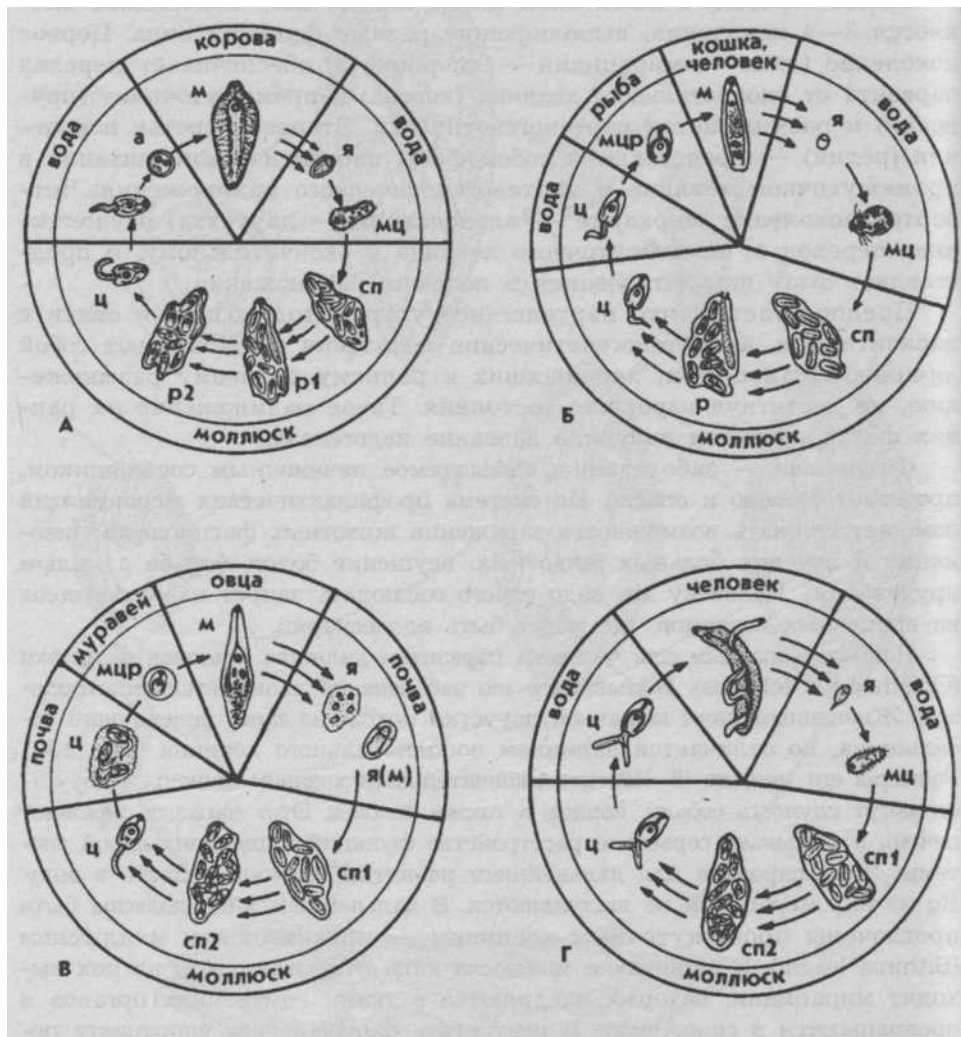


Рис. 130. Схемы жизненных циклов трематод: А — печеночный сосальщик, Б — кошачья двуустка, В — ланцетовидный сосальщик, Г — кровавый сосальщик; м — марита, я — яйцо, мц — мирацидий, ел — спороциста, р — редия, ц — церкарий, мир — метацеркарий

церкариями. Кошачья двуустка наиболее распространена в Сибири, особенно в бассейнах рек Оби, Иртыша. Профилактикой заражения описторхозом является тщательная термическая обработка рыбы перед ее употреблением в пищу.

К самым опасным паразитам человека среди трематод относятся несколько видов кровяных двуусток рода *Schistosoma*, вызывающих заболевание шистосоматоз, распространенное в тропических районах Азии, Африки, Южной Америки. Кровяные двуустки раздельнополые. Самец 12—14 мм, а самка до 20 мм в длину. Самка находится в брюшном желобе на теле самца. Паразиты живут в крупных венах. *Schistosoma haematobium*, например, обитает в венах, окружающих почки, мочевого пузыря. Самка откладывает яйца без крышечки, но с острым шипом сбоку. Яйца могут внедряться в стенки сосудов и в окружающие ткани. Они вызывают абсцессы, изъязвления в стенке мочевого пузыря или в почках. Затем через разрывы тканей яйца выпадают в протоки мочевой системы и с мочой выводятся в наружную среду. Если яйца попадают в воду, то из них выходят мирацидии, разыскивающие пресноводных моллюсков, могущих быть их промежуточными хозяевами. После внедрения в тело моллюска мирацидии превращается в спороцисту, которая партеногенетически воспроизводит поколение дочерних спороцист, а последние таким же путем — церкарий. Церкарии шистосом с длинным раздвоенным концом — очень мелкие (до 0,2 мм) и быстро плавающие. Они собираются у поверхности пленки воды и находятся в ожидании человека. Если человек входит в воду, то церкарии шистосом на него нападают и вбуравливаются в кожу. Затем они попадают в капилляры, разносятся по кровеносному руслу и, попав в крупные вены около мочеполовой системы, достигают половозрелости и приступают к размножению.

По последним данным мировой статистики, около 900 млн. человек в тропических странах заражены шистосоматозом. В борьбе с шистосоматозом применяют современные методы лечения больных, охраняют водоемы от загрязнения, ведется борьба с моллюсками — промежуточными хозяевами кровяных двуусток.

В заключение рассмотрим жизненный цикл *ланцетовидного сосальщика* (*Dicrocoelium lanceatum*), паразитирующего в печени овец, вызывая дикроцелиоз (рис. 130, В). Развитие этого вида представляет большой интерес в связи с тем, что его промежуточным хозяином являются не водные, а сухопутные моллюски, что способствовало выработке ряда особых приспособлений к переходу от одного хозяина к другому в условиях суши.

Яйца ланцетовидного сосальщика из кишечника овец попадают в почву. Они окружены очень плотной оболочкой и легко переносят высыхание и даже промерзание. Дальнейшее развитие яиц ланцетовидного сосальщика возможно лишь в том случае, если их проглотят промежу-

точные хозяева — сухопутные улитки (*Zebrina*, *Fruticula* и др.). В кишечнике моллюсков крышечки яиц сосальщика открываются, и вышедшие из яиц мирации внедряются в ткани хозяина и превращаются в спороцисты. Спороцисты порождают еще одно поколение спороцист, а затем церкариев. Церкарии выходят в полость легкого моллюска, где накапливаются. Вместе со слизью комочки с церкариями выдавливаются через дыхательное отверстие наружу. У ланцетовидного сосальщика имеются еще дополнительные хозяева — муравьи, которые поедают выделения моллюсков и заражаются церкариями. В теле муравьев церкарии инцистируются, образуя метацеркарии. Один из церкариев проникает в головной ганглий муравья. Зараженные муравьи отличаются от здоровых вялостью движений. Как правило, они повисают на траве и поедаются овцами, у которых из метацеркарии развиваются сосальщики. Так сложно осуществляется процесс заражения окончательного хозяина паразитом.

Число трематод, заражающих домашних животных, велико. От трематод страдают млекопитающие, птицы, рептилии, рыбы. Сущность борьбы с трематодозами заключается в комплексе мероприятий, направленных на уничтожение паразита на разных фазах жизненного цикла. Взрослых паразитов уничтожают противоглистными средствами — антигельминтиками и изгоняют их из организма человека или животных. Личинок трематод уничтожают в процессе борьбы с промежуточными хозяевами — моллюсками. Наиболее важное значение имеют профилактические меры борьбы с трематодозами. Так, например, в борьбе с фасциолезом существенно ограждение пойм, где встречается малый прудовик, и установление мест для водопоя животных в строго определенных местах.

В борьбе с описторхозом человеку важно избегать использовать в пищу непроваренную или непрожаренную рыбу. В зависимости от особенностей жизненных циклов трематод профилактика каждого вида заболевания у человека и животных существенно различается. На таблице 5 представлены сравнительные характеристики патогенных трематод и методы профилактики вызываемых ими заболеваний.

Класс Моногенеи (*Monogenea*)

Моногенеи, или моногенетические сосальщики — эктопаразитические плоские черви. Известно около 2500 видов моногеней. Они паразитируют преимущественно на жабрах и коже рыб, реже в мочевом пузыре амфибий и рептилий. На основе поверхностного сходства ранее их объединяли с сосальщиками в один класс. Однако особенности их организации свидетельствуют о существенных различиях этих групп сосальщиков, эволюция которых шла самостоятельными путями.

Таблица 5. Сосальщики — паразиты человека и животных в Европе и Азии

Виды сосальщиков	Окончательный хозяин	Заболевание	Поражаемые органы	Промежуточный и дополнительный хозяева	Пути заражения животного хозяина
Печеночный сосальщик (<i>Fasciola hepatica</i>)	Корова, человек	Фасциоз	Печень	Пресноводные моллюски	Проглатывание адолескариев при питье воды из водоемов
Ланцетовидный сосальщик (<i>Dictoelium dendriticum</i>)	Овцы	Дикроцелиоз	Печень	Наземные моллюски, муравьи	Поедание с травой муравьев с метатеркариями
Кошачья двуустка (<i>Opisthorchis felinus</i>)	Кошка, собака, лисица, человек	Описторхоз	Печень	Пресноводные моллюски, рыбы	Поедание рыбы с метатеркариями
Кровяная двуустка (<i>Schistosoma haematobium</i>)	Человек	Шистосоматоз	Вены брюшной полости	Пресноводные моллюски	Внедрение церкариев в кожу человека при купании в водоемах
Легочная двуустка (<i>Paragonimus nestermani</i>)	Человек	Парагонимоз	Легкие	Пресноводные моллюски и ракообразные	Поедание раков с метатеркариями

Моногенеи характеризуются следующими отличительными особенностями в сравнении с трематодами:

1. Органами прикрепления у моногенеи служат присоски и крючья, или только крючья, расположенные на обособленном заднем отделе тела — церкмере, а также особые лопасти и мелкие присоски около рта, на которых выделяется липкий секрет (рис. 131). Ротовой и брюшной присосок у них нет;

2. Нередко имеются 1—2 пары глазков на переднем конце тела и многочисленные сенсиллы на коже;

3. Имеются два основных канала протонефридиев, открывающихся на переднем конце тела парными отверстиями;

4. В гермафродитной половой системе отсутствует лауреров канал, характерный для трематод, но зато имеется особый проток — влагалище, по которому сперма вводится в оотип, а матка открывается самостоятельным отверстием в половую клоаку;

5. Размножение половое, редко партеногенетическое. Смены хозяев в жизненном цикле нет. Развитие моногенеи происходит у одного хозяина;

6. Свободноплавающая личинка моногенеи с поясами ресничек, с двумя парами глаз и с церкмером на заднем конце тела (рис. 131), похожа на планарий.

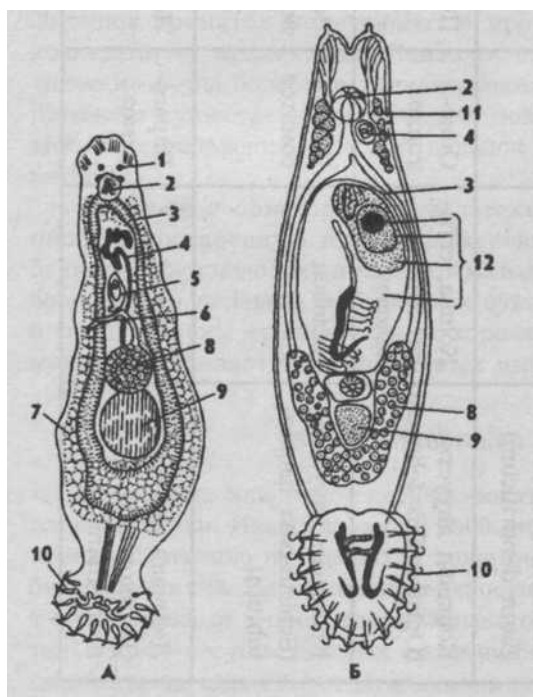


Рис. 131. Моногенеи — паразиты карповых рыб: А — *Dactylogyrus vastator* (по Быховскому и Гусеву), Б — *Cyrodactylus elegans* (по Фурману); 1 — глаза, 2 — глотка, 3 — кишечник, 4 — копулятивный орган, 5 — матка, 6 — влагалище, 7 — желточник, 8 — яичник, 9 — семенник, 10 — прикрепительный диск с крючьями, 11 — железы, 12 — зародыши 4 поколений

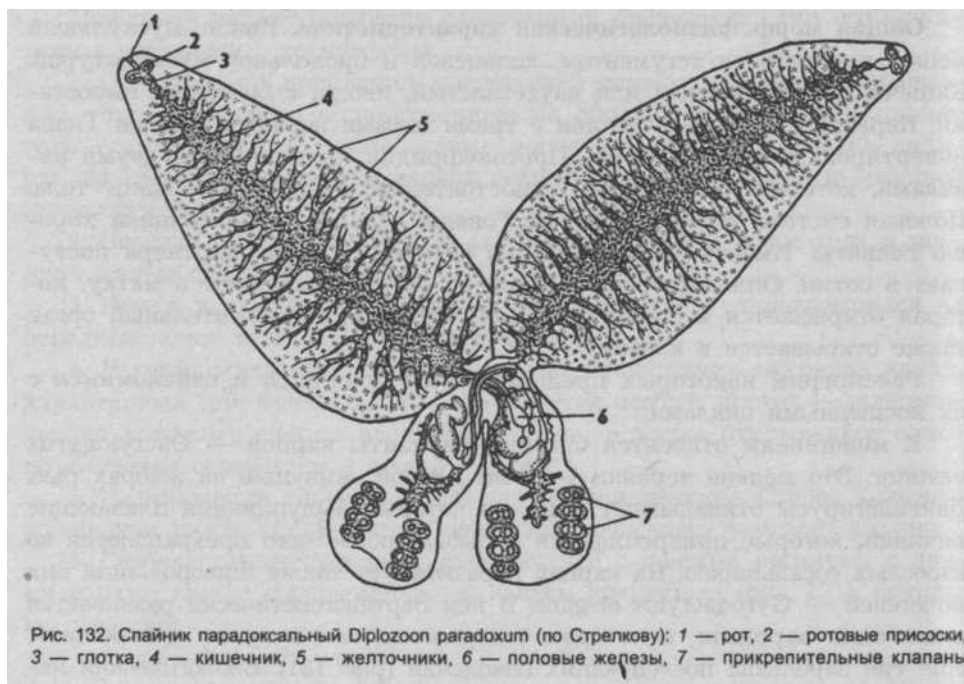
Общая морфофизиологическая характеристика. Кожно-мускульный мешок представлен тегументом, кольцевой и продольной мускулатурой. Кишечник мешковидный или двуветвистый, иногда с боковыми выростами. Нервная система — ортогон с тремя парами нервных стволов. Глаза инвертированные, 1—2 пары. Протонефридии представлены двумя каналами, которые открываются самостоятельно на переднем конце тела. Половая система гермафродитная. Гонады непарные. Желточники хорошо развиты. Имеется влагалище, по которому сперма партнера поступает в оотип. Оплодотворенные яйца из оотипа поступают в матку, которая открывается в половую клоаку. Мужской совокупительный орган также открывается в клоаку.

Рассмотрим некоторых представителей моногеней и ознакомимся с их жизненными циклами.

К моногеней относятся опасные паразиты карпов — *Dactylogyrus vastator*. Это мелкие червяки 1—3 мм длиной, живущие на жабрах рыб. Дактилогирусы откладывают яйца, из которых вылупляются плавающие личинки, которые прикрепляются к рыбам, после чего превращаются во взрослых сосальщиков. На карпах паразитирует также живородящий вид моногеней — *Gyrodactylus elegans*. В нем партеногенетически развивается лишь один зародыш, в котором содержатся, как в кукле «матрешке», еще три зародыша последующих поколений (рис. 131). Биологический интерес представляет еще один паразит карповых рыб — спайник парадоксальный (*Diplozoon paradoxum*), для которого характерно попарное срастание двух гермафродитных особей для надежности перекрестного оплодотворения (рис. 132). Соединяются они таким образом, что мужской проток одной особи открывается в женский проток другой. Моногеней, паразитирующие на рыбах, являются причиной их заболеваний и даже гибели, что наносит большой ущерб рыбному хозяйству.

Часто встречается паразит лягушек — лягушачья многоустка, или полистома (*Polystoma integerrimum*, рис. 133). Ее жизненный цикл несколько сложнее, чем у моногеней, паразитирующих на рыбах, и тесно связан с развитием хозяев — лягушек (рис. 134).

Полистомы — относительно крупные паразиты (9—10 мм), обитающие в мочевом пузыре лягушки. Полистомы во время икрометания у лягушек также откладывают яйца, которые попадают в воду. Из них выходят личинки, прикрепляющиеся к жабрам головастика. Здесь происходит их метаморфоз, и из личинок развивается первое поколение полистом — эктопаразитов. Они откладывают¹ яйца, из которых выходят личинки, снова прикрепляющиеся к жабрам головастика. После зарастания жабер у головастика, превращающихся в лягушку, личинки полистом мигрируют по поверхности тела хозяина в клоаку, а из нее в мочевой пузырь и там развиваются во взрослых паразитов. Полистомы, оби-



тающие как эндопаразиты в мочевом пузыре лягушки, достигают половой зрелости только на третий год, как и их хозяин — лягушка.

Таким образом, жизненный цикл полистом сопряжен с развитием их хозяев — лягушек. Первое поколение полистом развивается в период от рождения головастика, а второе поколение — при метаморфозе головастика в лягушек. Размножение полистом происходит одновременно с хозяином.

Ознакомление с организацией и жизненными циклами моногеней показывает, что их главными приспособлениями к эктопаразитизму явились сложные органы прикрепления, сопряженность жизненного цикла с развитием хозяина, переход к эндопаразитизму.

Класс Ленточные черви (Cestoda)

Ленточные черви, или цестоды, — группа специализированных эндопаразитических плоских червей, развивающихся со сменой хозяев. Их окончательными хозяевами являются позвоночные животные, а промежуточными могут быть беспозвоночные и позвоночные животные. Взрослые паразиты обитают в кишечнике окончательного хозяина, а их личи-

ночные фазы развиваются в тканях внутренних органов промежуточных хозяев.

Внешне ленточные черви хорошо отличаются от других плоских червей. У них лентовидное длинное тело, обычно подразделенное на членики, а на переднем конце тела имеется «головка» — сколекс с органами прикрепления. Реже встречаются цестоды с нерасчлененным телом. В связи с паразитизмом у ленточных червей редуцирована пищеварительная система, слабо развиты нервная система и органы чувств. С другой стороны, у них сильно развита половая система, метамерно повторяющаяся в члениках, что обеспечивает их высокую плодовитость как паразитов. Это повышает возможность выживания ленточных червей, развивающихся со сменой хозяев.

Всего известно более 3 тыс. видов цестод, среди которых немало опасных паразитов человека и домашних животных.

Внешнее строение. Длина тела цестод колеблется от 1 мм до 12 м. Для большинства видов характерно подразделение тела на сколекс, шейку и членистое туловище — стробилу, состоящую из члеников — проглоттид. Лишь у немногих видов, как, например, у ремнеца, гвоздичника, тело цельное, не подразделенное на членики.

Сколекс имеет различное строение у разных видов (рис. 135). Так, например, у бычьего солитера на сколексе четыре присоски; у свиного солитера кроме четырех присосок имеется венчик хитиновых крючьев на вершине, а у широкого лентеца по бокам вытянутого сколекса расположены щелевидные присоски — ботрии. Наиболее сложные органы прикрепления — ботридии у гвоздичника.

За сколексом расположена шейка. Это зона роста ленточного червя. От шейки постоянно отшнуровываются новые членики. На заднем конце тела цестод зрелые членики с яйцами отрываются и выносятся с фекалиями хозяина во внешнюю среду, а за счет образования новых члеников в области шейки тело паразита восстанавливается.

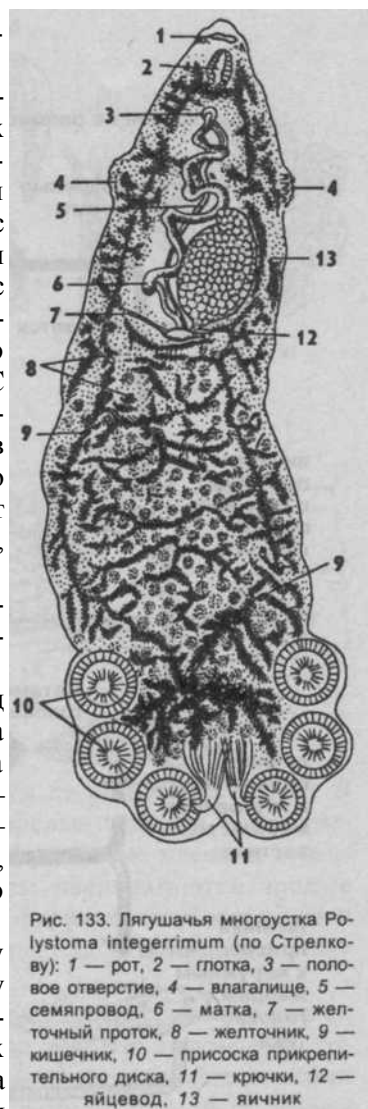


Рис. 133. Лягушачья многоустка *Polystoma integerrimum* (по Стрелкову): 1 — рот, 2 — глотка, 3 — половое отверстие, 4 — влагалище, 5 — семяпровод, 6 — матка, 7 — желточный проток, 8 — желточник, 9 — кишечник, 10 — присоска прикрепительного диска, 11 — крючки, 12 — яйцевод, 13 — яичник

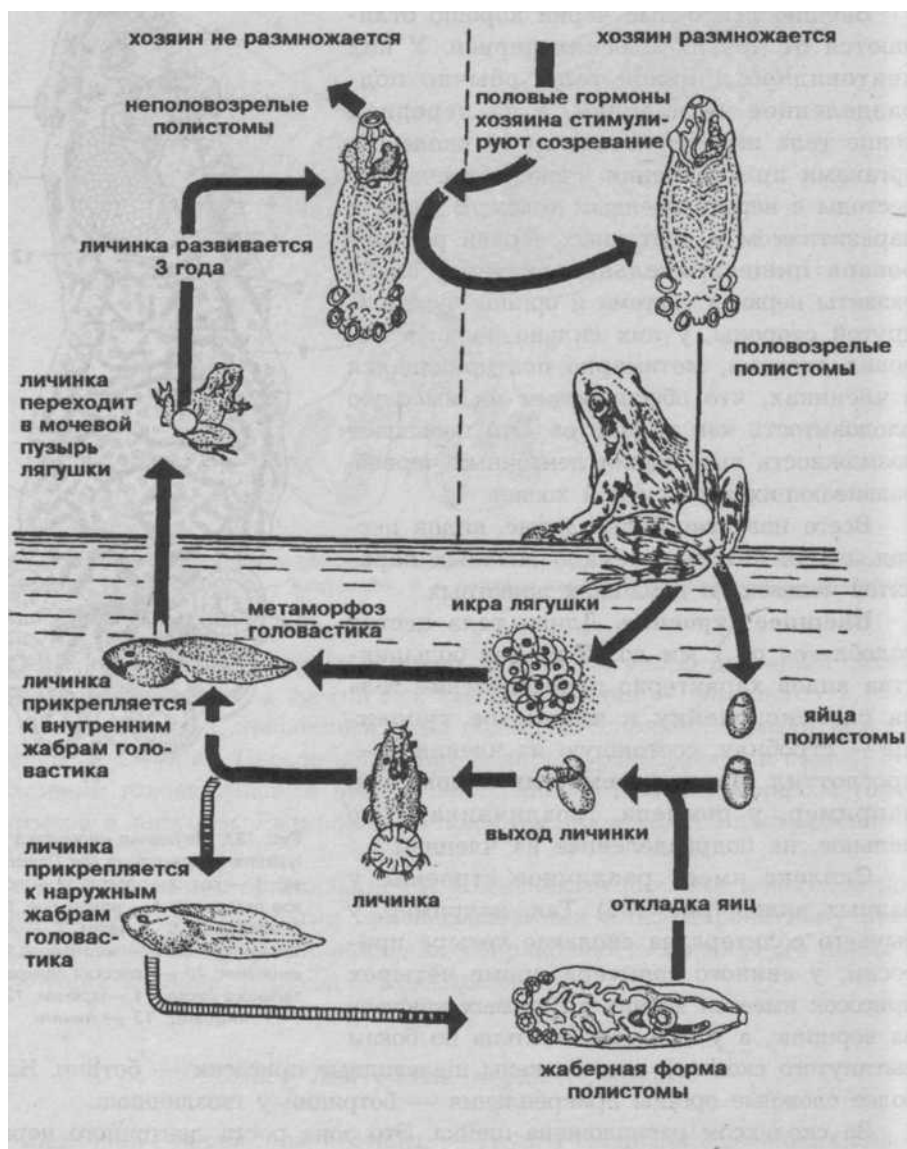
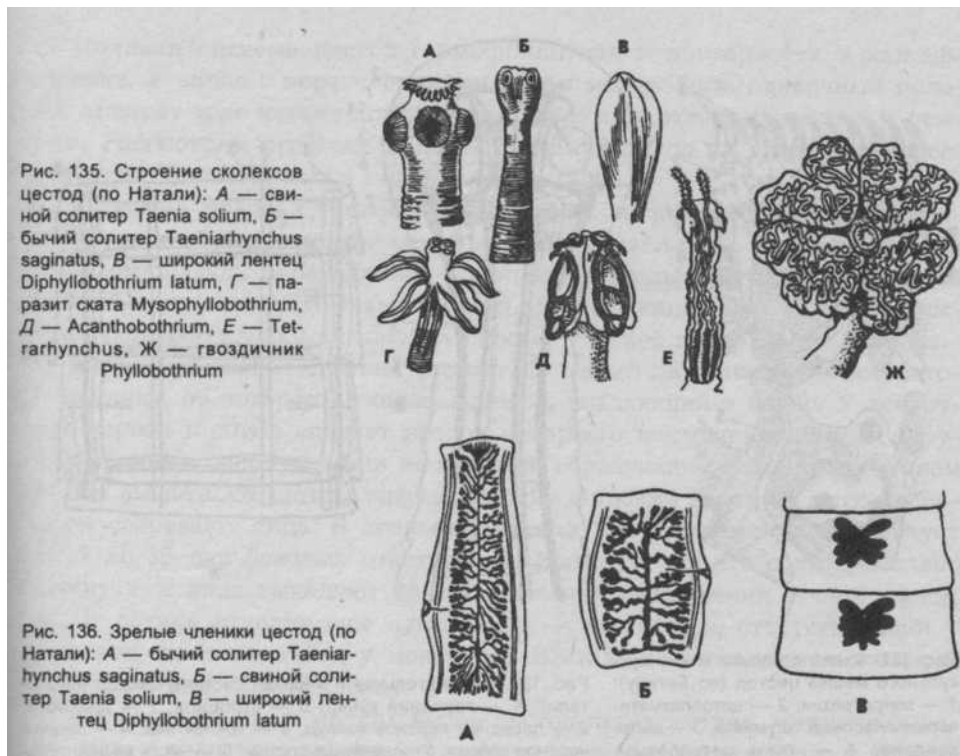
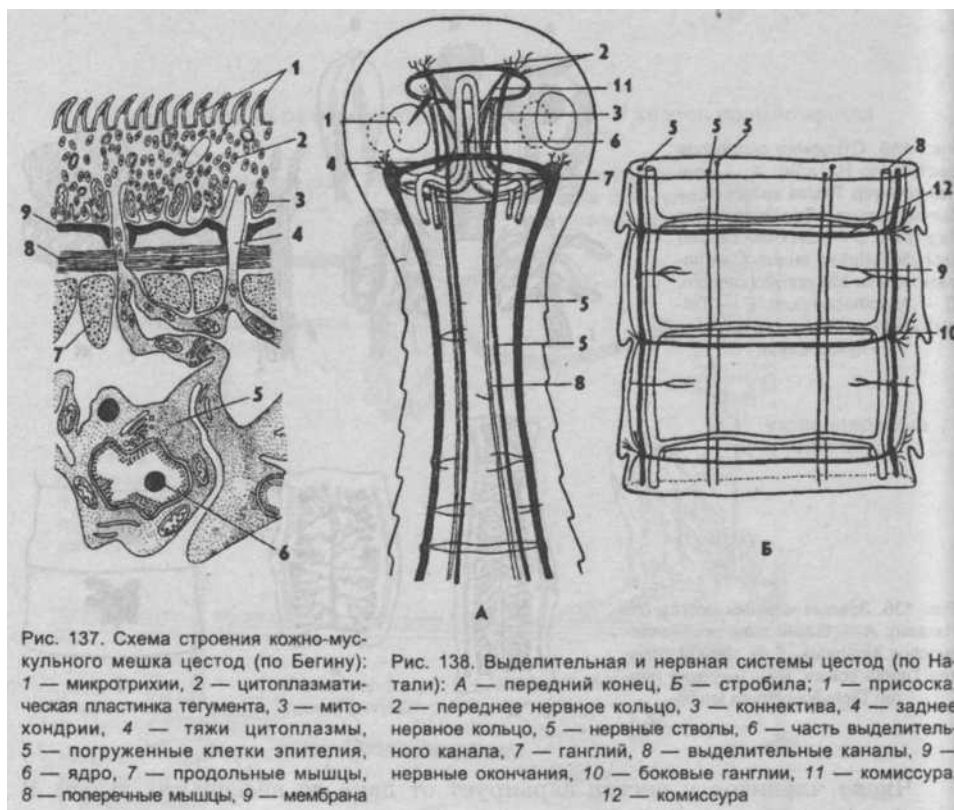


Рис. 134. Жизненный цикл лягушачьей многоустки *Polystoma integerrimum* (по Догелю)



Число члеников у цестод варьирует от двух до нескольких тысяч. В передней половине стробилы расположены незрелые членики с неразвитой половой системой; за ними следуют гермафродитные членики с развитым половым аппаратом. В конце стробилы располагаются зрелые членики с маткой, переполненной яйцами. По форме зрелых члеников и матки можно легко различать основные виды цестод, паразитирующих у человека (рис. 136).

Внутреннее строение. Строение кожно-мускульного мешка цестод сходно с таковым у трематод и моногеней. Тело покрыто тегументом, состоящим из наружного цитоплазматического слоя, соединенного тонкими тяжами с погруженным слоем цитоплазмы с ядрами. В отличие от трематод поверхность тегумента у цестод образует микротрихии (рис. 137), имеющие значение при всасывании пищи из кишечника хозяина. Наружный слой тегумента подстилает мембрана, под которой располагаются кольцевые и продольные мышцы. Нередко в паренхиме цестод располагается еще один слой кольцевых мышц. Как и у других плоских червей, у цестод имеются пучки дорсовентральных мышц. В паренхиме у цестод содержится много гликогена, расходуемого при анаэробном дыхании.



Выделительная система представлена протонефридиями. Имеются два боковых выделительных канала, в которые впадают тонкие канальцы от клеток с мерцательным пламенем. Боковые каналы начинаются слепо у заднего конца тела, доходят до сколекса, а затем поворачивают к заднему концу тела, где впадают в мочевой пузырь, открывающийся выделительной порой наружу. После отпадения первого зрелого членика мочевой пузырь не восстанавливается, а выделительная система открывается сзади четырьмя отверстиями за счет двух петлевидно изогнутых каналов, имеющих восходящее и нисходящее колено (рис. 138). Более широкие нисходящие части каналов соединены между собой поперечными каналами, расположенными вдоль задней стенки члеников.

Нервная система — ортогон. В сколексе имеется парный ганглий, от которого отходит несколько пар нервных тяжей. Наиболее развиты два боковых ствола, между которыми располагаются комиссуры вдоль задней стенки каждого членика. В коже цестод располагаются осязательные и хеморецепторные клетки.

Половая система цестод гермафродитная и повторяется в каждом членике. У видов с нерасчлененным телом может быть одиночный половой аппарат или метамерный ряд половых аппаратов, например у ремнеца. Рассмотрим строение половой системы цестод на примере бычьего солитера (*Taenia saginata*, рис. 139).

Мужская половая система представлена многочисленными семенниками, от которых отходят семявыносящие каналы, сливающиеся в один семяпровод, переходящий в семяизвергательный канал. Последний пронизывает совокупительный орган, открывающийся в глубокую ямку — половую клоаку, расположенную на боковой поверхности членика.

Женская половая система состоит из одного двулопастного ветвистого яичника, от которого отходит яйцевод, впадающий в оотип. У ленточных червей в оотип впадает проток непарного желточника. Оотип окружен мелкими скорлуповыми железами, образующими вместе с оотипом тельце Мелиса. От оотипа вперед отходит широкий канал — матка, в которой созревают яйца. В зрелых члениках матка ветвистая и образует от 17 до 35 пар боковых ответвлений. Матка у бычьего солитера слепо замкнута, и яйца выпадают из нее лишь при разрушении стенок членика. От оотипа отходит еще один канал — влагалище, отсутствующий у трематод, но имеющийся у моногеней. Влагалище открывается женским половым отверстием в клоаку.

Оплодотворение у мелких видов цестод перекрестное, у крупных видов, как у солитеров, широкого лентеца, которые встречаются в кишечнике хозяина поодиночке, происходит перекрестное оплодотворение между члениками, соединяющимися половыми клоаками. Реже бывает самооплодотворение.

Плодовитость цестод чрезвычайно велика. Так, обычный солитер в год продуцирует около 600 млн. яиц, а за всю жизнь (18—20 лет) он может производить около 11 млрд. яиц.

Жизненный цикл цестод в схеме складывается из 3—4 этапов. На первом этапе взрослые черви (мариты) обитают в кишечнике окончательного хозяина, размножаются и продуцируют яйца. На втором этапе яйца попадают во внешнюю среду: в почву или в воду. На суше в яйцах цестод формируется личинка — онкосфера, или шестикрючный зародыш, представляющий фазу внедрения в промежуточного хозяина. У лентецов, яйца которых развиваются в воде, из яйца выходит свободноплавающая личинка — корацидий, покрытая ресничками, а в ней формируется вторая личиночная фаза — онкосфера.

На третьем этапе происходит развитие личинок цестод в промежуточном хозяине, который проглатывает яйца или корацидий паразита. Онкосферы выходят из яиц или корацидия и внедряются в стенку кишечника, затем мигрируют по кровяному руслу и оседают в каких-ни-

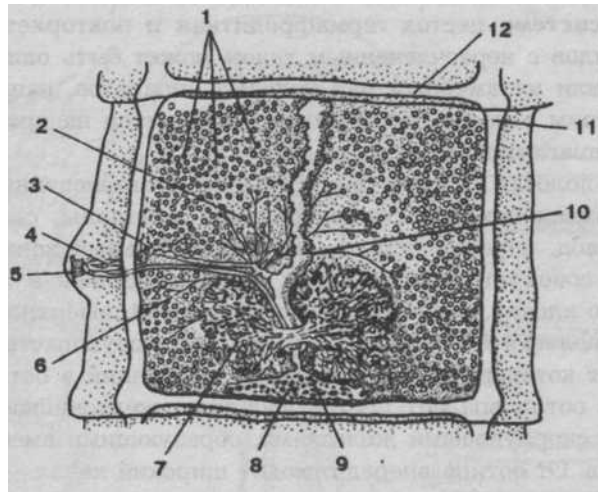


Рис. 139. Строение гермафродитного членика бычьего солитера *Taeniarhynchus saginatus* (по Полянскому):
 1 — семенники, 2 — семенные протоки, 3 — семяпровод, 4 — совокупительный орган, 5 — половая клоака, 6 — влагалище, 7 — яичник, 8 — желточник, 9 — оотип, 10 — матка. 11 — продольный выделительный канал, 12 — поперечный выделительный канал

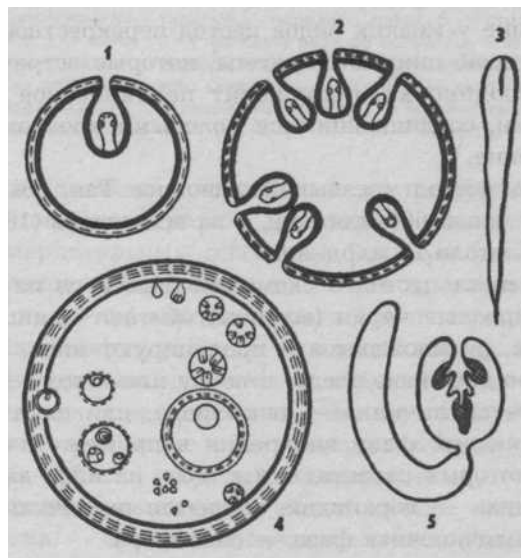


Рис. 140. Типы финн у цестод (по Натали): 1 — цистицерк, 2 — ценур, 3 — плероцеркоид, 4 — эхинококк, 5 — цистицеркоид

будь внутренних органах, где развиваются в пузырчатую глисту — финну. Финна представляет собой округлый пузырь с свернутыми внутрь одной или несколькими головками — сколексами цестод (рис. 140). Финна для дальнейшего развития должна попасть в кишечник основного хозяина. Там, под влиянием пищеварительных соков, головка из финны выворачивается, присасывается к стенке кишечника и начинается процесс стробилиации — отшнуровывания члеников в зоне шейки.

Финны цепней бывают нескольких типов (рис. 140): с одной свернутой головкой — цистицерк и похожая на цистицерк, но с хвостовым отделом — цистицеркоид, с несколькими свернутыми головками (целлур) и с дочерними пузырями внутри, каждый из которых имеет несколько головок (эхинококк). У лентецов может быть более примитивная финна — плероцеркоид лентовидной формы с одной свернутой головкой с ботриями.

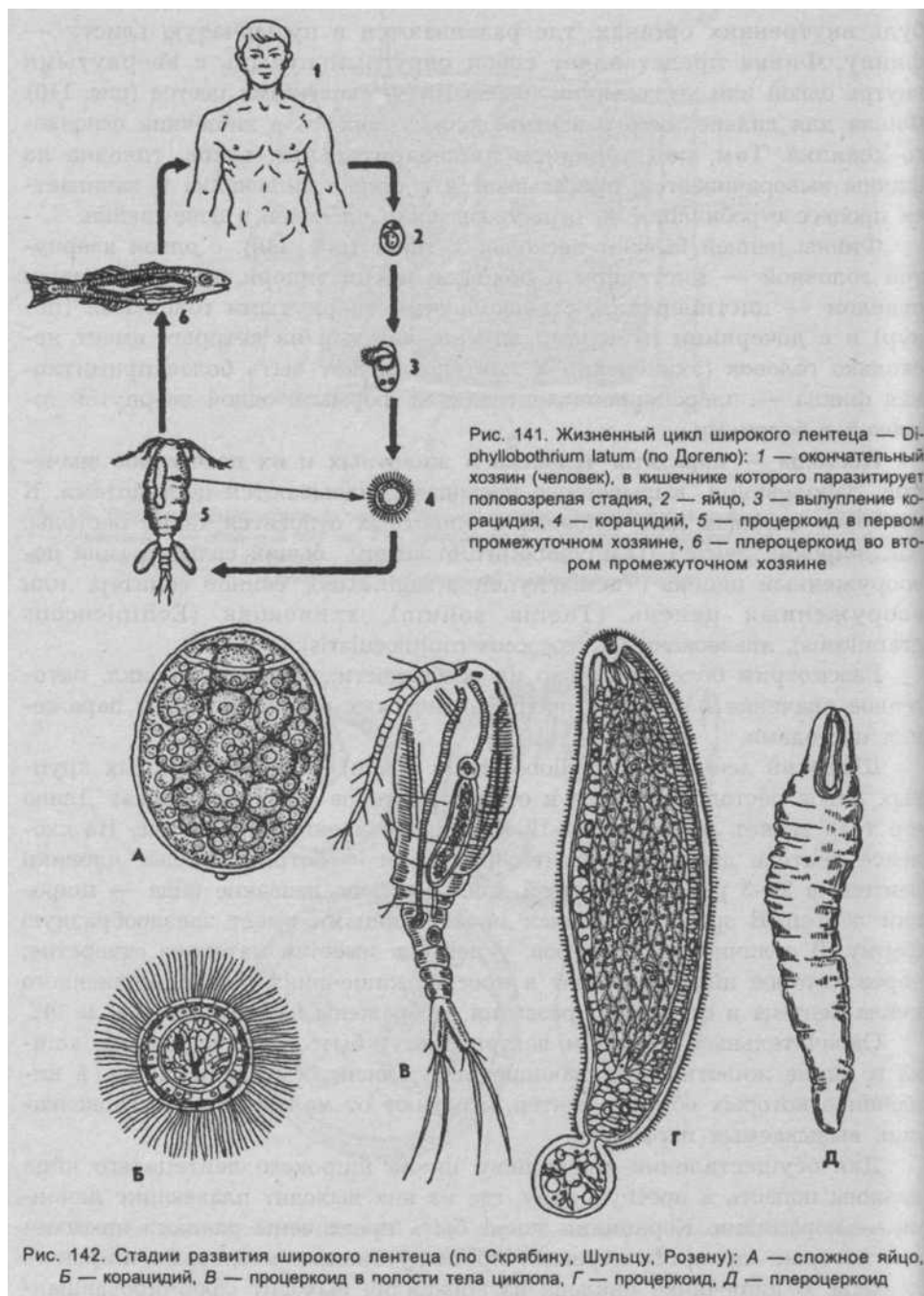
Цестоды — паразиты человека и животных и их патогенное значение. Заболевания, вызываемые цестодами, называются цестодозами. К наиболее опасным для человека и животных относятся такие цестоды, как широкий лентец (*Diphyllobothrium latum*), бычий солитер, или невооруженный цепень (*Taeniarhynchus saginatus*), свиной солитер, или вооруженный цепень (*Taenia solium*), эхинококк (*Echinococcus granulosus*), альвеококк (*Alveococcus multilocularis*).

Рассмотрим более детально их особенности, жизненный цикл, патогенное значение и систему профилактических мероприятий от заражения цестодами.

Широкий лентец (*Diphyllobothrium latum*) — один из самых крупных видов цестод, относится к отряду лентецов (*Pseudophyllidea*). Длина его тела может достигать 9—12 м, а число члеников 3—4 тыс. На сколексе лентеца две присасывательные щели — ботрии. Зрелые членики лентеца в 2—3 раза шире своей длины, отсюда название вида — широкий лентец. В зрелых члениках матка с яйцами имеет звездообразную форму. В отличие от солитеров, у лентеца имеется маточное отверстие, через которое яйца попадают в просвет кишечника. Схема жизненного цикла лентеца и стадии его развития изображены на рисунках 141 и 142.

Окончательным хозяином лентеца могут быть человек, собака, кошка и дикие животные, поедающие рыбу: лисица, медведь. Люди, в кишечнике которых обитает лентец, страдают от малокровия и интоксикации, вызываемых паразитом.

Для осуществления жизненного цикла широкого лентеца его яйца должны попасть в пресную воду, где из них выходят плавающие личинки — корацидии. Корацидии могут быть проглочены рачками-циклопами, которые являются первыми промежуточными хозяевами широкого лентеца. В кишечнике циклопа из корацидия выходит сформировавшаяся



ся в нем личинка — онкосфера с шестью крючками. Онкосфера внедряется в полость тела циклопа и там превращается в покоящуюся фазу — процеркоид удлиненной формы с диском на заднем конце тела, несущим крючья. Эта личинка похожа на моногенетических сосальщиков, имеющих задний церкомер с крючками.

Циклопы с процеркоидами могут быть съедены пресноводными рыбами, являющимися вторым промежуточным хозяином лентеца. Из кишечника рыбы процеркоид проникает во внутренние органы и мышцы и развивается в финнозную фазу — плероцеркоид. Плероцеркоид имеет червеобразное тело с одной ввернутой головкой на переднем конце тела.

Основной хозяин заражается лентецом при поедании сырой, замороженной или слабо засоленной, непрожаренной рыбы, в которой содержатся плероцеркоиды. В кишечнике человека у плероцеркоида головка с ботриями выворачивается, присасывается к стенке кишки, и начинается процесс формирования ленточной фазы паразита.

Лентец распространен в Прибалтике и в северных районах России, где принято питаться рыбой, в том числе сырой и замороженной, в которой остаются жизнеспособными плероцеркоиды (*Cyclophyllidea*).

Большинство ленточных червей — паразитов человека и домашних животных относятся к отряду цепней.

Бычий солитер, или *Невооруженный цепень* (*Taeniarhynchus saginatus*), морфологически характеризуется тем, что на сколексе у этого вида имеются четыре присоски (рис. 135), но нет крючков, как у вооруженного цепня, или свиного солитера. Длина тела цепня может достигать 8—12 м, а число члеников может быть более 1000. Зрелые членики продолговатые, а матка с 17—35 парами боковых ответвлений. Окончательный хозяин бычьего солитера — человек, в кишечнике которого обитает одна особь паразита (название паразита от латинского слова *soliter* — единственный). Зрелые членики солитера вместе с экскрементами человека попадают в почву. Яйца солитера встречаются как в почве, так и на растениях и потому могут быть проглочены промежуточным хозяином — рогатым скотом. В кишечнике коровы из яиц выходят личинки — онкосферы, которые вбуравливаются в стенку кишечника и попадают в кровь. Онкосферы оседают в мышцах внутренних органов, где образуются финны — типа цистицерк (рис. 140). Человек заражается бычьим солитером, используя в пищу непрожаренное или недоваренное говяжье мясо. Бычьего солитера изгоняют из кишечника человека специальными медицинскими препаратами. Однако надежнее всего меры профилактики: употребление в пищу мяса с надежной термической обработкой, соблюдение санитарных норм в сельских поселках.

Свиной солитер, или *Вооруженный цепень* (*Taenia solium*), отличается от бычьего солитера длиной тела (2—3 м) и строением сколекса, на

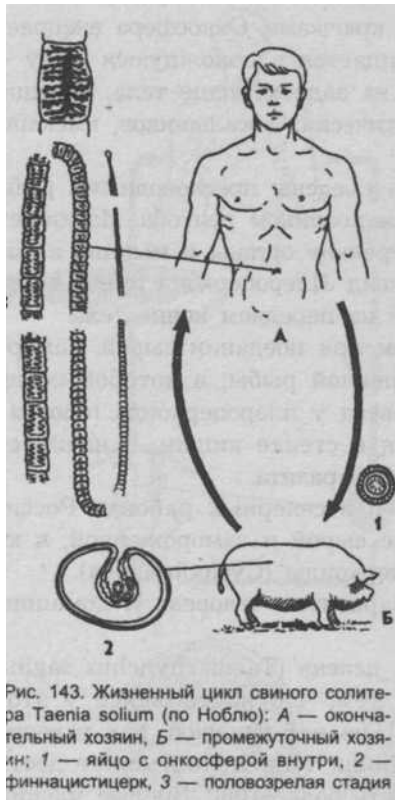
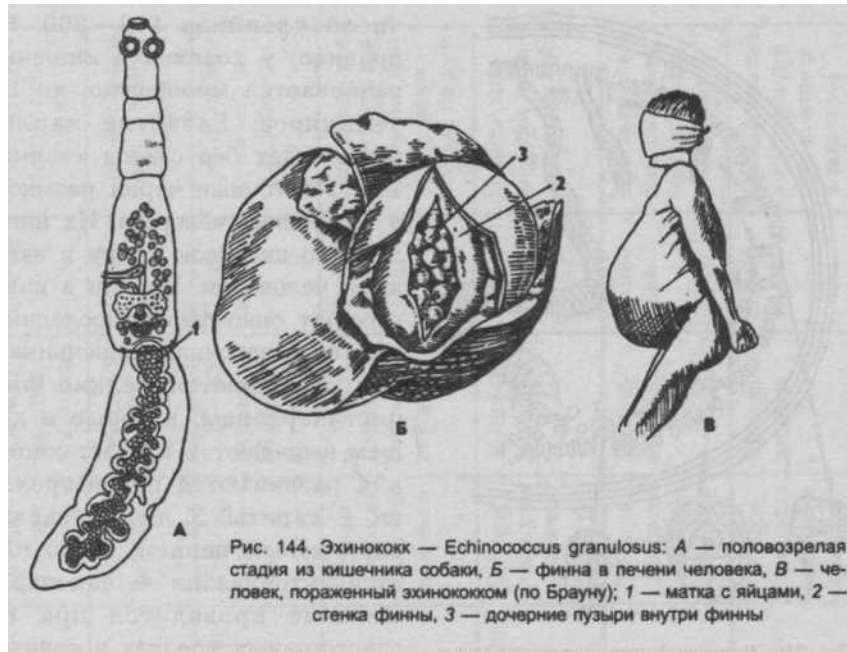


Рис. 143. Жизненный цикл свиного солитера *Taenia solium* (по Ноблю): А — окончательный хозяин, Б — промежуточный хозяин; 1 — яйцо с онкосферой внутри, 2 — финнацистицерк, 3 — половозрелая стадия

котором имеются четыре присоски и венчик крючьев. Зрелые членики свиного солитера легко распознаются по числу ветвей матки, которых обычно 7—12, в то время как у бычьего солитера их больше. Окончательным хозяином свиного солитера является человек, а промежуточным — свинья (рис. 143). Цикл развития сходен с таковым у бычьего солитера. Однако свиной солитер для человека опаснее. Его труднее изгонять из кишечника, так как он прочнее прикреплен к стенке кишечника, обладая наряду с присосками венчиком крючьев. А главная опасность в том, что человек может быть не только окончательным, но и промежуточным хозяином свиного солитера. В этом случае финны солитера развиваются в различных внутренних органах человека, в том числе и в печени, сердце, мозге, что может привести к тяжелым заболеваниям и даже смерти. Таким образом, если человек поедает финнозное свиное мясо, он заражается ленточной фазой свиного солитера, а в

случае поедания яиц солитера, например с непромытыми овощами, в его теле образуются финны.

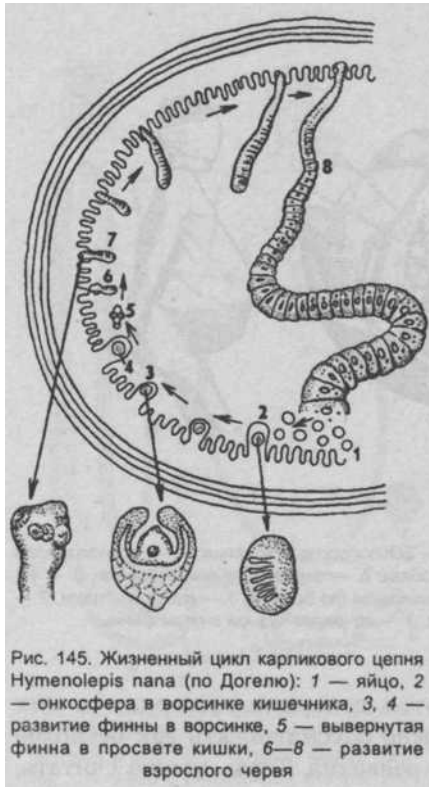
К числу наиболее опасных паразитов среди цестод относится *эхинококк* (*Echinococcus granulosus*, рис. 144). Его окончательным хозяином обычно бывают собаки, а также волки, лисицы, у которых в кишечнике живут ленточные цепни длиной 5—6 мм, состоящие всего из 3—4 члеников. Яйца паразитов оказываются в почве, на траве. Их поедают вместе с травой коровы, лошади, овцы, и в их теле развиваются финны. Промежуточным хозяином может быть и человек. В сельской местности эхинококком могут быть заражены пастушьи собаки, и тогда вероятность попадания яиц эхинококка в кишечник скота, а также людей наиболее высока. Собаки же заражаются эхинококком при поедании внутренностей зараженного скота. Эхинококк обычно распространен в местностях с развитым животноводством. Общение человека с собаками должно быть осторожным, так как есть опасность заражения яйцами эхинококка. Финны эхинококка могут быть крупными и достигать величины с голову ребенка. Для коров известны финны эхинококка массой до 60 кг.



Внутри финны эхинококка образуются дочерние пузыри, а в них формируется множество головок. Это можно рассматривать как бесполое размножение паразита на ранних фазах развития. Тогда можно считать, что у эхинококка наблюдается чередование полового размножения на фазе взрослого паразита в кишечнике окончательного хозяина и бесполого на фазе финны в теле промежуточного хозяина.

В последнее время участились случаи заражения человека *альвеококком* (*Alveosoccus multilocularis*) в Северной и Центральной Европе. Окончательным хозяином этого мелкого ленточного червя, похожего на эхинококка, обычно являются в природе лисицы, а из домашних животных — собаки и кошки. Промежуточным хозяином альвеококка могут быть мышевидные грызуны. Мышевидные грызуны заражаются яйцами альвеококка, подбывая остатки пищи около нор лисиц или жилищ человека, где могут быть зараженные альвеококком собаки, кошки, а хищники заражаются этим паразитом, поедая грызунов. Человек может стать промежуточным хозяином альвеококка, заражаясь при контактах с собакой или кошкой, на шерсти которых могут быть яйца альвеококка. Чаще всего финны альвеококка у человека развиваются в дыхательных путях, что может вызывать удушье.

Широкое распространение у детей имеют мелкие ленточные черви — *карликовые цепни* (*Hymenolepis nana*). Длина их тела 1—1,5 см,



число члеников 100—200. Но, как правило, у хозяина в кишечнике их развивается множество, до 1000 экземпляров. Развитие карликового цепня идет без смены хозяина (рис. 145). Ленточные черви размножаются в кишечнике человека. Их яйца попадают во внешнюю среду и заглатываются человеком. Из яиц в кишечнике выходят онкосферы. Последние внедряются в ворсинки кишечника, где из них развиваются мелкие финны — цистицеркоиды, которые в дальнейшем выпадают в просвет кишки и из них развиваются половозрелые черви — мариты. У людей, зараженных карликовым цепнем, часто наблюдается аутоинвазия — самозаражение. Лечение проводится при помощи глистогонных средств в сочетании со строгой профилактикой, исключающей аутоинвазию.

К числу паразитов домашних животных относится еще *Овечий мозговик*

(*Multiceps multiceps*), финна которого развивается в мозге овец — промежуточных хозяев паразита. Мозговиком овцы заражаются от окончательных хозяев паразита — собак, распространяющих яйца этих цестод.

Для домашних животных представляют опасность цестоды рода *Moniezia*. Это крупные ленточные черви длиной до 6 м, окончательным хозяином которых являются крупный рогатый скот и овцы. Промежуточными хозяевами мониезий служат почвенные клещи — орибатида, в которых образуются мелкие финны типа цистицеркоид. Вместе с травой домашние животные поедают зараженных финнами орибатид и заражаются мониезией. Зараженных животных лечат специальными препаратами и изгоняют ленточных червей. Однако в борьбе с мониезией важен пастбищный режим для скота с целью запрета использования пастбищ с зараженными орибатидами.

В заключение к разделу приведена таблица 6 с характеристикой наиболее опасных для человека цестод. Необходимо обратить внимание на то, что в борьбе с цестодами, для которых человек служит окончатель-

Т а б л и ц а 6. Цестоды — паразиты человека

Виды	Окончательный хозяин	Промежуточный хозяин	Длина тела	Число члеников	Органы прикрепления	Форма матки в зрелых члениках	Тип финны	Пути заражения человека цестодами
Широкий лентец (<i>Diphyllobothrium latum</i>)	Кошка, лисица, человек	Циклоп, рыба	9—12 м	3—4 тыс.	Две боугрии	Звездообразная	Плероцеркоид	При поедании рыбы с плероцеркоидами
Бычий солитер (<i>Taenia hyacinthina</i>)	Человек	Корова	8—12 м	От 1 до 2 тыс.	Четыре присоски	С 17—35 парами боковых ветвей	Цистицерк	При поедании говяжьего мяса с финнами
Свиной солитер (<i>Taenia solium</i>)	Человек	Свинья или человек	2—3 м	До 1 тыс.	Четыре присоски и венчик крючьев	С 7—12 парами боковых ветвей	Цистицерк	При поедании финнозного мяса свиньи или яиц с загрязненной пищей
Карликовый цепень (<i>Hymenolepis nana</i>)	Человек	—	1,0—1,5 см	100—200	Четыре присоски и венчик крючьев	Мешковидная	Цистицеркоид	Проглатывание яиц паразита с пищей
Эхинококк (<i>Echinococcus granulosus</i>)	Собака, волк	Лошадь, корова или человек	2,7—6,0 мм	3—4	Четыре присоски и венчик крючьев	Мешковидная	Эхинококк	Проглатывание яиц паразита при контакте с собаками
Альвеококк (<i>Alveococcus multilocularis</i>)	Лисица, кошка	Грызуны или человек	1,3—2,2 мм	2—4	Четыре присоски и венчик крючьев	Мешковидная	Эхинококк	Проглатывание яиц паразита при контакте с кошками

ным хозяином, важно принимать профилактические меры: не использовать в пищу непроваренное говяжье и свиное мясо, а также непрожаренную пресноводную рыбу. В борьбе с цестодами, для которых человек служит промежуточным хозяином, важно соблюдать гигиену питания, чтобы не проглотить с загрязненной пищей или водой яйца цестод.

Филогения плоских червей и происхождение паразитизма

Среди плоских червей только класс Turbellaria — свободноживущих ресничных червей представляет плезиоморфную группу, а все остальные классы являются специализированными паразитами. Поэтому проблема происхождения плоских червей сводится к выявлению происхождения турбеллярий. Обзор таких гипотез нами уже рассмотрен ранее. В настоящее время наиболее аргументированной считается гипотеза А. В. Иванова о происхождении турбеллярий от фагоцителлоподобных предков. В качестве первичных форм принимаются ацелопоподобные турбеллярий.

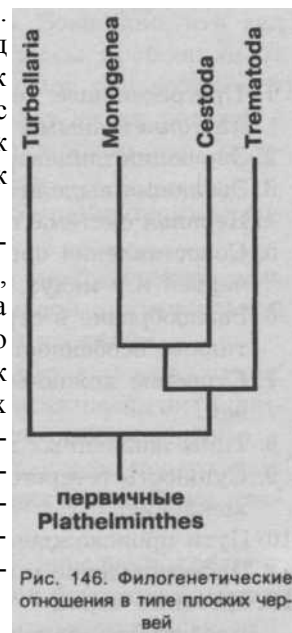
По-видимому, от древних ацелопоподобных предков произошли другие турбеллярий. Наибольшее эволюционное значение среди турбеллярий придается прямокишечным (Rhabdocoela), от предков которых предполагается происхождение других классов плоских червей. У паразитических классов плоских червей организация весьма близка к прямокишечным турбелляриям. У них исходно прямая кишка со ртом на переднем конце тела, имеется пара протонефридиев, парные гонады, ортогон с 2—6 нервными стволами. Имеются и онтогенетические доказательства. Так, личинки моногеней и трематод покрыты ресничным эпителием, обладают инвертированными глазками и прямым кишечником, что указывает на большое сходство с прямокишечными турбелляриями. Переход плоских червей к паразитизму, по-видимому, осуществлялся через симбиоз. Такие тенденции проявляются и у современных турбеллярий.

Предполагается, что моногеней (Monogenea) произошли от турбелляриеобразных предков через квартиранство на жабрах и плавниках рыб. В дальнейшем они перешли к эктопаразитизму. Главные морфологические адаптации моногеней к эктопаразитизму выразились в образовании органа прикрепления — церкомера и в утрате ресничного эпителия в связи с малоподвижным образом жизни. Ресничный покров сохранился лишь у личинок моногеней, выполняющих расселительную функцию. Среди некоторых современных моногеней наблюдается переход к эндопаразитизму, как, например, у лягушачьей многоустки. Это дает основа-

ние предполагать, что такие эндопаразиты, как цестоды (Cestoda), близкие по ряду существенных особенностей к моногеней, могли произойти от последних. Родственные связи моногеней и цестод были доказаны русским ученым Б. Е. Быховским. Личинки некоторых цестод — процеркоиды имеют церкомер, как у моногеней. Сходство цестод и моногеней проявляется и в строении половой системы (наличие влагалища), прото-нефридиев. Между этими классами имеются переходные формы, как, например, класс Амфилины (Amphilinoidea). Цестоды прошли путь глубоких преобразований в связи с эндопаразитизмом в кишечнике позвоночных животных. Они претерпели редукцию пищеварительной и нервной системы, а также органов чувств. У них возник новый орган прикрепления — сколекс, появилась метамерность строения с повторностью полового аппарата. На поздних этапах эволюции у цестод появились промежуточные хозяева, играющие роль передаточного звена, более надежно обеспечивающего заражение основного хозяина.

Эволюция трематод происходила, по-видимому, независимо от моногеней и цестод. Обращает на себя внимание, что мариты трематод, будучи эндопаразитами, мало изменились по сравнению с предковыми прямокишечными турбелляриями. С другой стороны, наибольшие эволюционные преобразования у трематод произошли на личиночных фазах развития, паразитирующих в теле моллюсков. Существует гипотеза, объясняющая этот эволюционный парадокс. Вероятно, на первом этапе эволюции трематод взрослые особи вели свободный образ жизни, а к паразитизму перешли их личинки через симбиоз с моллюсками. Специализация личинок трематод к паразитизму в теле моллюсков привела к партеногенезу на личиночных фазах.

В дальнейшем мариты трематод также перешли к эндопаразитизму у позвоночных животных, что привело к формированию жизненного цикла по типу гетерогонии со сменой хозяев. Только допущение позднего этапа в переходе к паразитизму взрослых трематод объясняет их меньшую специализацию как эндопаразитов. Филогенетические связи классов плоских червей отражены на схеме (рис. 146). Экологическая радиация плоских червей от свободноживущих водных форм к специализированным экто- и эндопаразитам отражена на рисунке 147.



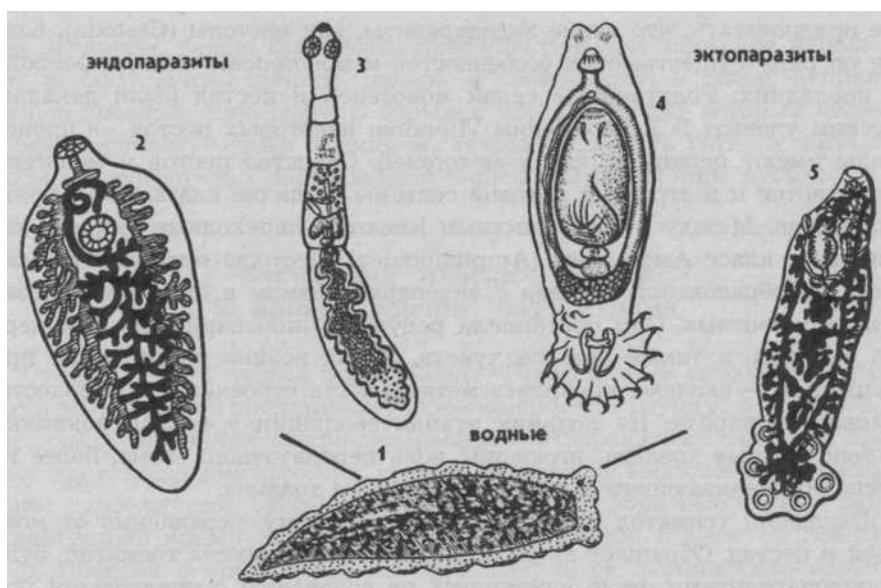


Рис. 147. Экологическая радиация плоских червей: 1 — планария, 2 — сосальщик, 3 — ленточный червь, 4, 5 — моногенеи

Темы для обсуждения

1. Прогрессивные черты типа Plathelminthes по сравнению с низшими многоклеточными.
2. Эволюция пищеварительной системы плоских червей.
3. Эволюция выделительной системы у плоских червей.
4. Нервная система типа ортогон и ее модификации у плоских червей.
5. Сопоставление организации органов чувств и самозащиты у плоских червей и у медуз, гребневиков.
6. Разнообразие в строении половой системы плоских червей и ее адаптивные особенности.
7. Строение кожно-мускульного мешка у разных классов плоских червей.
8. Типы жизненных циклов у плоских червей.
9. Сущность гетерогонии у трематод, ее адаптивное значение и происхождение.
10. Пути происхождения паразитизма у плоских червей.
11. Происхождение и филогения плоских червей.
12. Плоские черви — паразиты человека и животных. Меры борьбы и профилактики гельминтозов.

Тип Круглые, или Первичнополостные черви (Nemathelminthes)

Тип Круглые, или Первичнополостные, черви — обширная группа беспозвоночных, относящихся вместе с плоскими червями к низшим билатеральным животным. Всего известно более 100 тыс. видов круглых червей. Среди немательминтов большое число как паразитических, так и свободноживущих видов, которые заселяют моря, пресные воды и почву. Паразитические немательминты встречаются почти у всех многоклеточных животных, а также у многих растений.

В отличие от плоских, круглые обладают первичной полостью тела — схизоцелем, который образуется за счет разрушения паренхимы, заполняющей промежутки между стенкой тела и внутренними органами. Схизоцель соответствует первичной полости зародыша — бластоцелю.

Появление первичной полости тела в эволюции беспозвоночных животных представляет прогрессивное событие. Главная функция схизоцеля — транспортная. По полости тела значительно быстрее осуществляется транспорт питательных веществ и продуктов обмена, чем по паренхиме, что ускоряет обмен веществ. В полости тела поддерживается гомеостаз внутренней среды организма.

Классификация типа Nemathelminthes недостаточно устоявшаяся. В настоящее время к круглым червям относят 6—7 классов, которые группируют в несколько подтипов или даже типов. Возможно, что тип Nemathelminthes политипичен и его отдельные классы произошли от разных предковых групп. Низшие представители типа обнаруживают сходство в строении с турбелляриями, что указывает на их родство с плоскими червями. Классы круглых червей имеют ряд общих черт организации, на основе чего пока их относят к одному типу.

Тип Круглые, или Первичнополостные, черви (Nemathelminthes) характеризуется общими особенностями:

1. Наличие первичной полости тела — схизоцеля между стенкой тела и внутренними органами. Полость лишена специальной эпителиальной выстилки и у многих частично занята паренхимными клетками.

2. Форма тела круглая в поперечнике, что отразилось в названии типа.

3. Покровы, как правило, кутикулизованы. Остатки ресничного эпителия встречаются только у низших групп первичнополостных червей.

4. Мускулатура представлена чаще всего лишь слоем продольных мышц или отдельными мышечными пучками у мелких форм. Реже имеются кольцевые мышцы.

5. Кишечник сквозной и состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Ротовое отверстие расположено на брюшной поверхности переднего конца тела. Глотка обладает характерным трехгранным просветом.

6. Выделительная система представлена протонефридиями или особыми кожными — гиподермальными железами.

7. Большинство видов раздельнополые, редко встречаются гермафродиты. Размножение только половое.

8. Развитие прямое, реже с метаморфозом.

9. Для круглых червей характерно постоянство клеточного состава тела и отсутствует способность к регенерации.

В состав типа входят: класс Брюхоресничные (Gastrotricha), класс Нематоды (Nematoda), класс Коловратки (Rotatoria), класс Киноринхи (Kinorhyncha), класс Волосатиковые (Nematomorpha), класс Приапулиды (Priapulida), класс Скребни (Acanthocephala).

Последние сравнительные данные по эмбриональному развитию круглых червей (В.В.Малахов, 1989) и другим особенностям дают основание сгруппировать перечисленные классы в несколько типов.

Тип Немательминты (Nemathelminthes)

Тип объединяет класс Брюхоресничные (Gastrotricha) и класс Нематоды, или Круглые черви (Nematoda). В эмбриогенезе у них из бластопора образуется рот и анус. Имеется настоящая кутикула, выделяемая кожей. Схизоцель включает паренхиматозные клетки. Мускулатура продольная, гладкая. Органы выделения: протонефридии или шейные железы.

Тип Коловратки (Rotifera)

Тип включает только один класс Коловратки (Rotatoria). Имеется ресничный коловращательный аппарат для движения. В эмбриогенезе у коловраток из бластопора образуется только рот, а анус возникает независимо. Кутикула у коловраток ложная, представляющая внутриклеточное уплотнение покровов. Мускулатура представлена отдельными поперечными и продольными мышечными пучками. Схизоцель обширный. Имеются протонефридии. Развитие с чередованием полового и бесполого размножения.

Тип Головохоботные (Cephalorhyncha)

Тип состоит из класса Киноринхи (Kinorhyncha), класса Приапулиды (Priapulida) и класса Волосатики (Nematomorpha). Передний конец тела превращен во втягивающийся хоботок. В эмбриогенезе из бластопора образуется анус, а рот формируется вторично. Имеется кутикула. У некоторых присутствуют протонефридии. Развитие прямое и с метаморфозом.

Тип Скребни (*Acanthocephala*)

Подтип включает один класс с одноименным названием. Эмбриональное развитие скребней своеобразно. Пищеварительной системы у скребней нет и она в эмбриогенезе не закладывается. У них ложная кутикула, мышцы кольцевые и продольные. Развитие с метаморфозом.

В связи с тем, что выделение типов первичнополостных червей по Малахову еще не является общепринятым, ниже следует обзор только классов первичнополостных.

Класс Брюхоресничные, или Гастротрихи (*Gastrotricha*)

Брюхоресничные — микроскопические черви с ресничным эпителием на брюшной стороне тела, обитающие в морях и пресных водах. Всего известно несколько сотен видов гастротрих. Это наиболее примитивная группа круглых червей, проливающая свет на их происхождение от форм, близких к турбелляриям.

Тело гастротрих бутылковидное или вытянутое, с ресничным эпителием на вентральной поверхности (рис. 148). Размеры не превышают 1,0—1,5 мм. Двигутся при помощи ресничек, которые нередко образуют пучки. На заднем конце тела обычно имеется пара трубочек, при помощи которых они могут временно прикрепляться к субстрату.

Кожный эпителий выделяет тонкую эластичную кутикулу, покрывающую все тело, даже реснички. На спинной поверхности кутикула образует чешуйчатый покров. Под кожей залегают пучки продольной мускулатуры и отдельные кольцевые мышечные клетки. (рис. 148).

Первичная полость тела слабо выражена и частично заполнена крупными опорными клетками. Кишечник состоит из трех отделов: переднего, представленного глоткой, железистого — среднего и короткого заднего отдела, заканчивающегося анусом. У некоторых видов задний отдел кишечника отсутствует и средняя кишка непосредственно открывается анусом наружу.

Выделительная система представлена парными протонефридиями, выполняющими в значительной степени функцию осморегуляции.

Нервная система типа ортогон и состоит из ганглиозного скопления окологлоточного кольца, от которого отходят два развитых боковых нервных тяжа. Органами чувств служат боковые обонятельные ямки и отдельные осязательные сенсиллы.

Половая система может быть раздельнополой или гермафродитной. Гонады преимущественно парные, половое отверстие непарное. Оплодотворение внутреннее. Откладывают яйца. Развитие прямое.

Таким образом, в организации гастротрих сочетаются особенности, характерные для первичнополостных червей (схизоцель, три отдела ки-

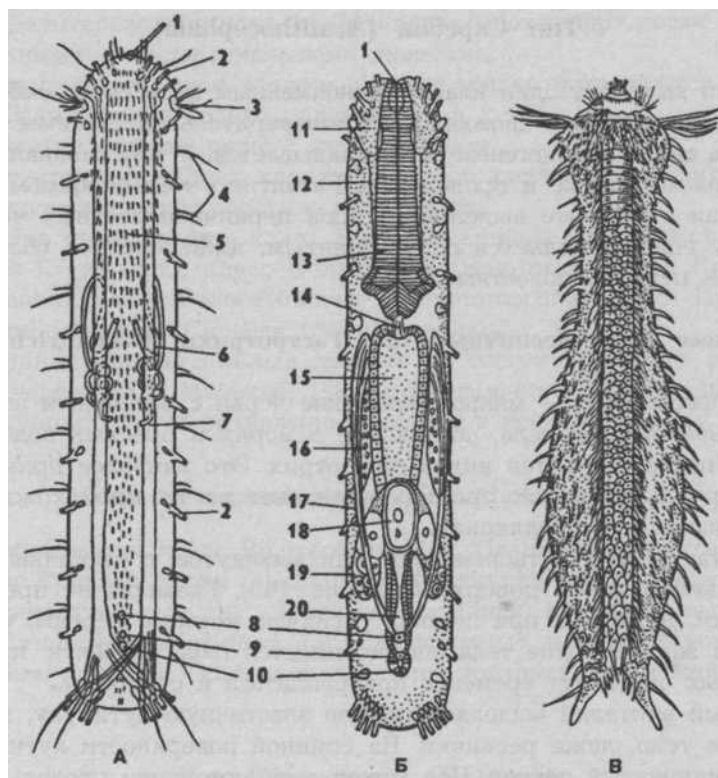
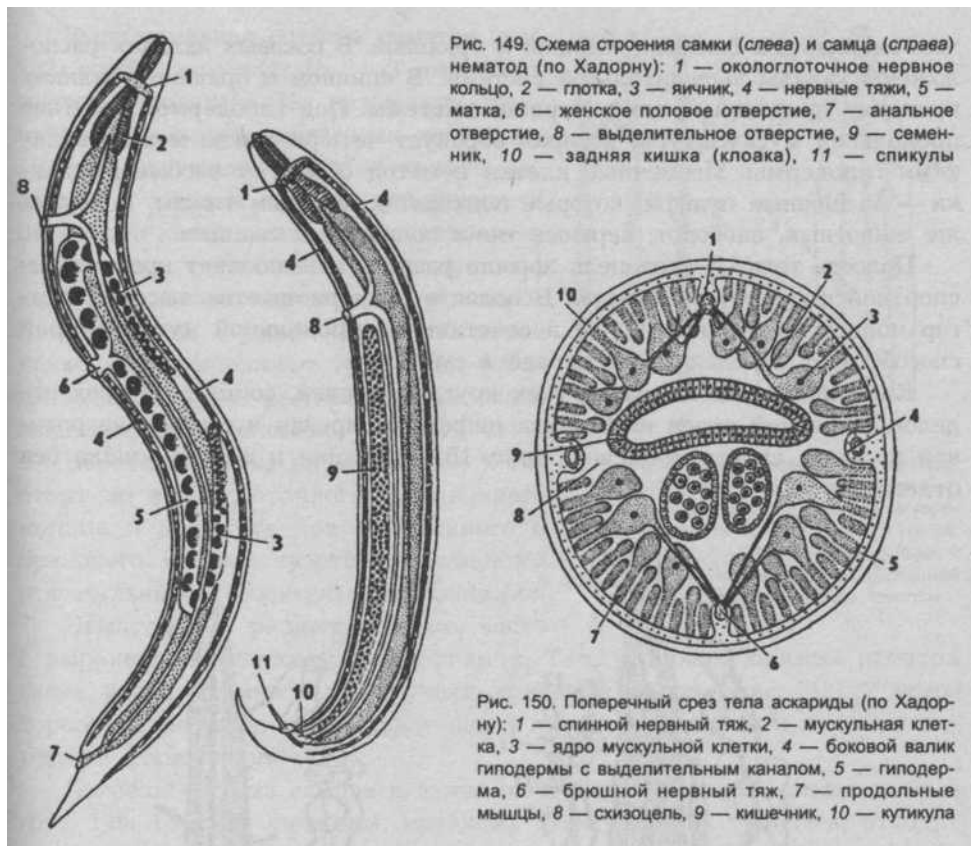


Рис. 148. Брюхоресничные Gastrotricha: А — внешний вид с брюшной стороны, 5 — внутреннее строение, В — пресноводная форма *Chaetonotus maximus* (по Ремане); 1 — рот, 2 — трубки с клеевыми железами, 3 — боковая чувствительная ямка, 4 — чувствительные волоски, 5 — брюшное ресничное поле, 6 — протонефридии, 7 — выделительная пора, 8 — мужское половое отверстие, 9 — женское половое отверстие, 10 — анальное отверстие, 11 — окологлоточные ганглии, 12 — продольный нервный ствол, 13 — глотка, 14 — пищевод, 15 — средняя кишка, 16 — семенник, 17 — семяпровод, 18 — яйцо в матке, 19 — яичник, 20 — яйцевод

шечника, глотка с трехгранным просветом, наличие кутикулы, продольных мышц, постоянство клеточного состава) с примитивными признаками, общими с ресничными червями (кожа с участками ресничного эпителия, элементы кольцевых мышц, наличие крупных паренхиматозных клеток в полости тела, случаи гермафродитизма, протонефридии).

Класс Нематоды (Nematoda)

Это самый обширный класс, включающий десятки тысяч видов. Нематоды занимают разнообразные экологические ниши в водной среде, на суше и в организмах животных и растений. Несмотря на огромное эколо-



гическое многообразие, нематоды однообразны морфологически. Большинство нематод имеют удлиненное веретенообразное тело (рис. 149). Этот парадокс объясняется тем, что у них наблюдается некоторое экологическое сходство: они обитают как бы в питательном субстрате. Так, свободноживущие нематоды живут в илистом грунте водоемов, в гумусовом горизонте почвы, питаются органикой. Паразитические нематоды обитают в теле животных, тканях растений, поглощая органические вещества в теле хозяина.

Размеры нематод колеблются от микроскопических до 1 м и более. К числу гигантских видов относится паразитическая нематода кашалотов, достигающая 8 м в длину.

Нематоды отличаются от брюхохоресничных червей тем, что у них отсутствует ресничный эпителий. Их тело покрыто толстой многослойной кутикулой, выделяемой кожей (рис. 150). Кожа представлена клеточным синцитием — гиподермой. Гиподерма образует изнутри четыре продоль-

ных валика: два боковых, спинной и брюшной. В боковых валиках расположены каналы выделительной системы. В спинном и брюшном валиках проходят продольные тяжи нервной системы. Под гиподермой залегает продольная мускулатура, которая образует четыре ленты между валиками гиподермы. Мышечные клетки нематод образуют особые придатки — мышечные пузыри, которые подходят к нервным тяжам. У других же животных, наоборот, нервные тяжи подходят к мышцам.

Полость тела — схизоцель хорошо развита и выполняет кроме транспортной функции и опорную. В полости поддерживается высокий тургор полостной жидкости, что в сочетании с продольной мускулатурой способствует передвижению червей в субстрате.

Кишечник нематод, как у всех круглых червей, состоит из трех отделов. Передний отдел кишечника дифференцирован и состоит из ротовой полости, глотки, пищевода (рис. 151). Средняя и задняя кишка без отделов.

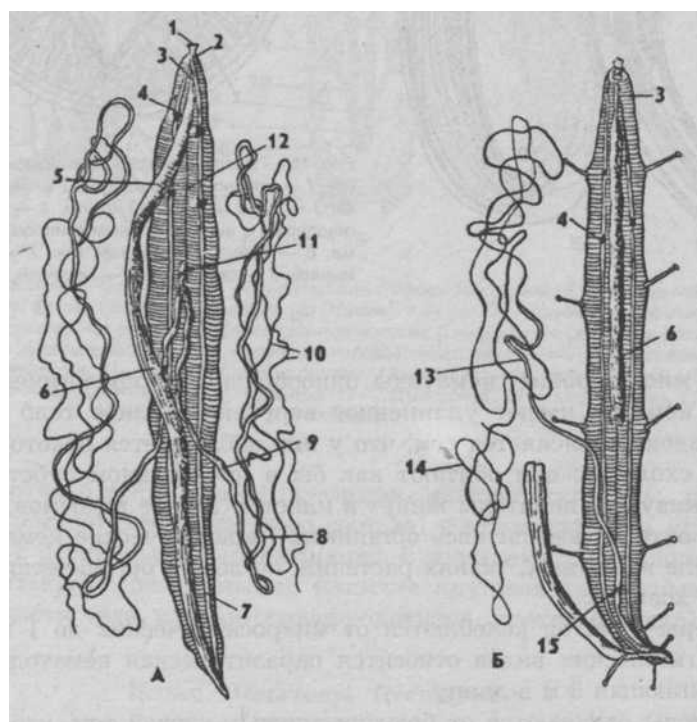


Рис. 151. Вскрытая аскарида (по Стрелкову): А — самка, Б — самец; 1 — губы, 2 — нервное кольцо, 3 — глотка, 4 — фагоцитарные клетки, 5 — пищевод, 6 — средняя кишка, 7 — выделительный канал, 8 — яйцевод, 9 — матка, 10 — яичник, 11 — влагалище, 12 — брюшной валик гиподермы, 13 — семяпровод, 14 — семенник, 15 — семяизвергательный канал

Выделительная система нематод (рис. 152) особая и состоит из 1—2 гигантских клеток гиподермы. Их называют «шейными» или гиподермальными железами. Продольные выделительные каналы закладываются в боковых валиках гиподермы. У переднего конца тела имеется поперечный канал, соединяющий продольные выделительные каналы и открывающийся порой наружу. Функцию почек накопления выполняют 1—2 пары фагоцитарных клеток, расположенных около выделительных каналов.

Нервная система ортогональная и состоит из окологлоточного ганглиозного кольца и двух стволов — спинного и брюшного. Органы чувств представлены осязательными, обонятельными клетками.

Нематоды — раздельнополые, часто с выраженным половым диморфизмом. Так, у паразитических нематод самец меньше самки и с закрученным задним концом (рис. 149). У некоторых фитонематод самки раздуваются при созревании яиц и имеют округлую форму тела.

Половая система самцов и самок отличается. У самок гонады парные (рис. 149, 152). От яичников, имеющих форму тонких трубочек, отходят яйцеводы, переходящие в толстые каналы — матки, от которых отходит непарное влагалище, открывающееся половым отверстием на брюшной стороне в передней трети тела на особом перехвате — пояске. У самцов, как правило, половая система непарная: один семенник в виде тонкой нити переходит в семяпровод, который впадает в толстый семяизвергательный канал. В отличие от самок у самцов нематод нет специального полового отверстия, так как семяизвергательный канал впадает в задний отдел кишечника. Анус у самцов выполняет функцию клоаки, так как совмещает роль ануса и полового отверстия. Около клоаки у самцов расположены совокупительные спиккулы. Спермин нематод без жгутиков и передвигаются амeboидными движениями.

Размножение только половое или партеногенетическое. Оплодотворение внутреннее. Самки откладывают яйца или рожают личинок. Личинки во время роста линяют, сбрасывая кутикулу, препятствующую увеличению размеров. После последней линьки они развиваются в молодых самцов и самок.

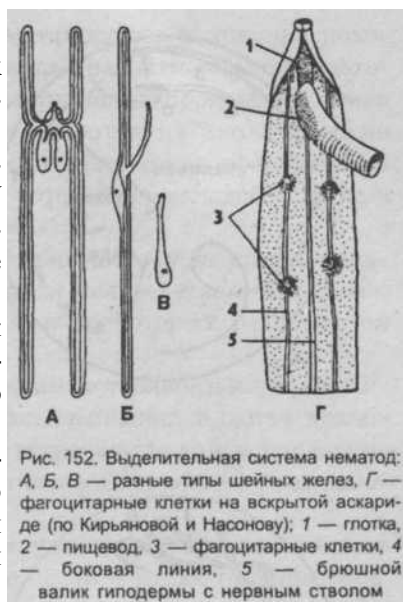
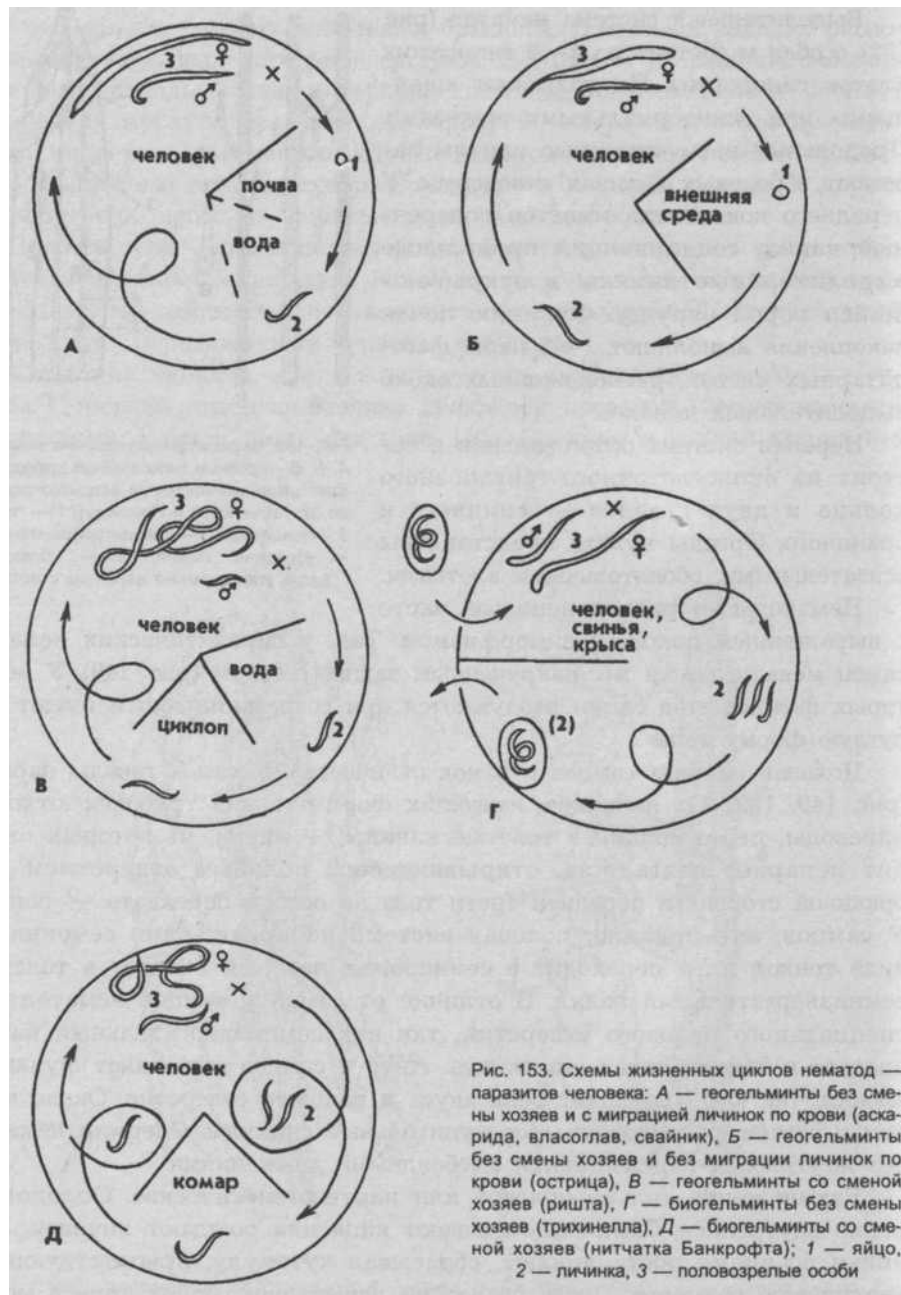


Рис. 152. Выделительная система нематод: А, Б, В — разные типы шейных желез, Г — фагоцитарные клетки на вскрытой аскариде (по Кирьяновой и Насонову); 1 — глотка, 2 — пищевод, 3 — фагоцитарные клетки, 4 — боковая линия, 5 — брюшной валик гиподермы с нервным стволом



Как правило, развитие происходит без метаморфоза и личинки похожи на взрослых особей. У паразитических видов развитие обычно протекает без смены хозяев, хотя есть и исключения, когда происходит смена хозяев. Паразитические нематоды подразделяются на экологические группы: геогельминты, у которых часть жизненного цикла происходит в наружной среде, и биогельминты, развитие которых происходит только в организме одного или нескольких хозяев (рис. 153).

Нематоды — паразиты человека. Наиболее часто у человека паразитируют нематоды — геогельминты: аскарида человеческая, власоглав, свайник, или кривоголовка, острица детская, яйца которых развиваются в наружной среде.

Большую опасность для человека представляет биогельминт трихинелла спиральная, проходящая полный жизненный цикл в одном хозяине. В тропических областях Азии, Африки встречаются такие паразитические нематоды человека, как ришта, нитчатка Банкрофта, развивающиеся со сменой хозяев.

Рассмотрим биологические особенности указанных паразитических видов, пути заражения ими человека и меры профилактики гельминтозов.

Аскарида человеческая (*Ascaris lumbricoides*) вызывает заболевание аскаридоз. Взрослые паразиты паразитируют в тонких кишках человека. Самки достигают 40 см в длину, а самцы 25 см. У самки тело прямое, а у самца с закрученным задним концом. Половое отверстие самки на пояске в передней половине тела, а у самца анальное отверстие у заднего конца тела выполняет дополнительно роль полового отверстия, так как семяизвергательный канал впадает в заднюю кишку. Самки продуцируют огромное количество яиц (200 тыс. яиц в сутки продуцирует одна самка), которые выходят с фекалиями в наружную среду. Вред, наносимый аскаридами человеку, состоит не только в том, что они поедают часть полупереваренной пищи, сколько в интоксикации организма хозяина. Аскаридам свойственно анаэробное дыхание, при котором запасные питательные вещества (гликоген) расщепляются в результате обменных процессов с выделением энергии и образованием ряда вредных веществ, как, например, валериановая, масляная и другие органические кислоты. Продукты анаэробного обмена паразитов всасываются стенками кишечника и попадают в кровь, вызывая малокровие и глубокую интоксикацию. Особенно опасен аскаридоз для детей, которые плохо развиваются, страдают утомляемостью, подвержены другим заболеваниям. Перенаселенность кишечника человека аскаридами может представлять опасность для его жизни. Аскаридоз опасен еще и тем, что в процессе жизненного цикла аскарид осуществляется миграция личинок по кровяному руслу хозяина. Рассмотрим основные этапы жизненного цикла аскариды (рис. 153).

Яйца аскариды покрыты плотной оболочкой, защищающей зародыши от высыхания, химических воздействий. Они обладают большой живучестью и могут много лет сохранять жизнеспособность. Известны случаи, когда яйца аскарид оставались живыми при хранении паразитов в формалине. Яйца аскарид развиваются в кислородной среде в течение 9—30 дней, после чего в них формируются личинки. Такие яйца с личинками называются инвазийными, способными к заражению хозяина.

Заражение человека происходит путем заглатывания яиц аскарид с пищей. Недостаточно промытые овощи, фрукты или пища, на которую садились мухи, могут стать источником аскаридоза.

В кишечнике человека из яиц аскарид выходят микроскопические личинки, проникающие в слизистую кишки, а затем в кровеносные сосуды. Происходит миграция личинок аскарид по большому и малому кругу кровообращения, а затем они концентрируются в капиллярах альвеол легких. При этом может наблюдаться воспалительный процесс в легких и даже кровотечения. Из альвеол личинки проникают в бронхи, трахеи и глотку. При откашливании вместе со слизью личинки заглатываются. При вторичном заглатывании паразитов в личиночном состоянии (первичное заглатывание происходило на фазе яиц) из них вырастают взрослые нематоды, приступающие к размножению.

Для профилактики аскаридоза требуется строгое соблюдение личной гигиены, мытье рук перед едой, употребление в пищу обмытых горячей водой овощей и фруктов. Большое значение для предупреждения гельминтозов имеет поддержание санитарных норм в населенных пунктах: недопущение загрязнения водоемов и почв человеческими фекалиями, организация закрытых туалетов, мусорных ям, постоянная их дезинфекция, борьба с мухами — переносчиками яиц гельминтов.

Лечение аскаридоза проводится путем применения специальных препаратов, убивающих гельминтов как в кишечнике, так и в крови человека. Кроме того, в борьбе с аскаридами проводится кислородное лечение. Принудительное поступление кислорода в кишечник приводит к гибели аскарид, не переносящих кислородных условий.

Власоглав (*Trichocephalus trichiurus*) — опасный паразит человека. Название этого гельминта связано с морфологической особенностью — утонченным головным отделом, которым власоглав внедряется в стенку кишечника (рис. 154, А).

Власоглавы паразитируют в слепой кишке и являются причиной расстройств пищеварения, анемии, а иногда и аппендицита. Длина тела самцов достигает 30—40 мм, а самок 35—50 см. Яйца власоглавов развиваются во влажной почве и в воде.

Развитие яиц во внешней среде происходит в течение 1—1,5 месяцев, после чего они становятся инвазийными. Заражение власоглавом

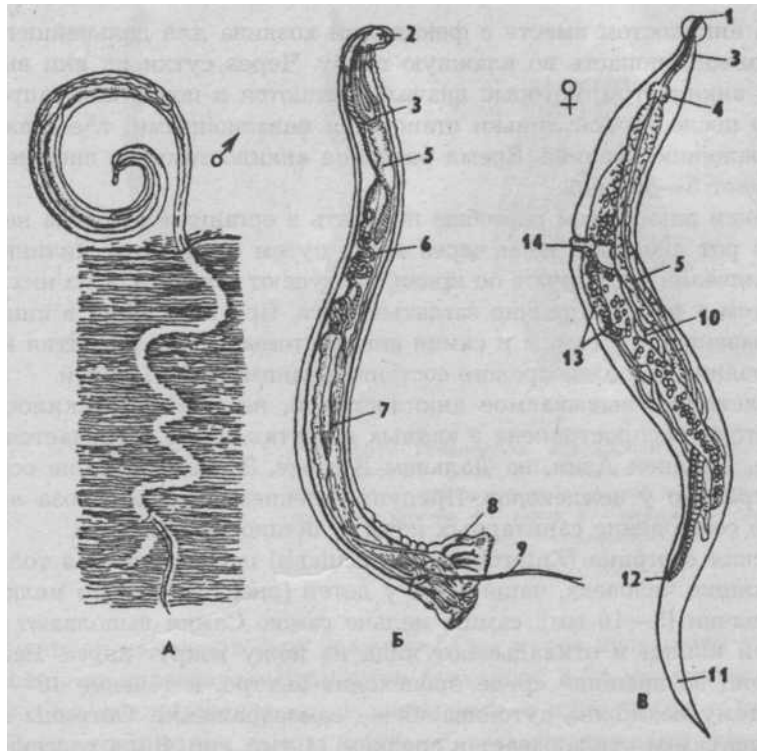


Рис. 154. Нематоды — паразиты кишечника человека: А — власоглав *Trichocephalus trichiurus* (по Клаусу). Б — свайник *Ancylostoma duodenale* (по Брауну), В — детская острица *Enterobius vermicularis* (по Брауну); 1 — рот, 2 — ротовая полость с зубами. 3 — пищевод. 4 — зуб, 5 — средняя кишка. 6 — семенник. 7 — семяизвергательный канал, 8 — половая бурса, 9 — спиккулы, 10 — яичник, 11 — хвост, 12 — анус, 13 — матка, 14 — половое отверстие

чаще всего происходит при питье некипяченой воды, содержащей яйца власоглава. Заболевание трихоцефалезом чаще всего наблюдается у людей, занятых земляными работами. Развитие власоглава сходно с таковым у аскариды.

Изгнание власоглавов более затруднительно, так как они как бы «прошивают» стенку кишки. Однако такие сильные препараты, как «осарсол», помогают уничтожить любых гельминтов.

Свайник двенадцатиперстной кишки, или *анкилостома* (*Ancylostoma duodenale*), относится к особому отряду нематод, у которых в ротовой полости имеются кутикулярные зубцы (рис. 154, Б). Ротовое отверстие крупное, смещено на брюшную сторону, отсюда еще одно название паразита — *кривоголовка*. Анкилостома паразитирует в тонких кишках человека, особенно часто в двенадцатиперстной кишке. Благодаря «зубам» внедряется в стенку кишечника, вызывая изъязвления слизистой.

Яйца анкилостом вместе с фекалиями хозяина для дальнейшего развития должны попасть во влажную почву. Через сутки из яиц выходят личинки анкилостом, которые вначале питаются в почве как сапрофаги, и только после второй линьки становятся инвазионными, т. е. способными к заражению хозяина. Время развития анкилостомы во внешней среде занимает 5—69 дней.

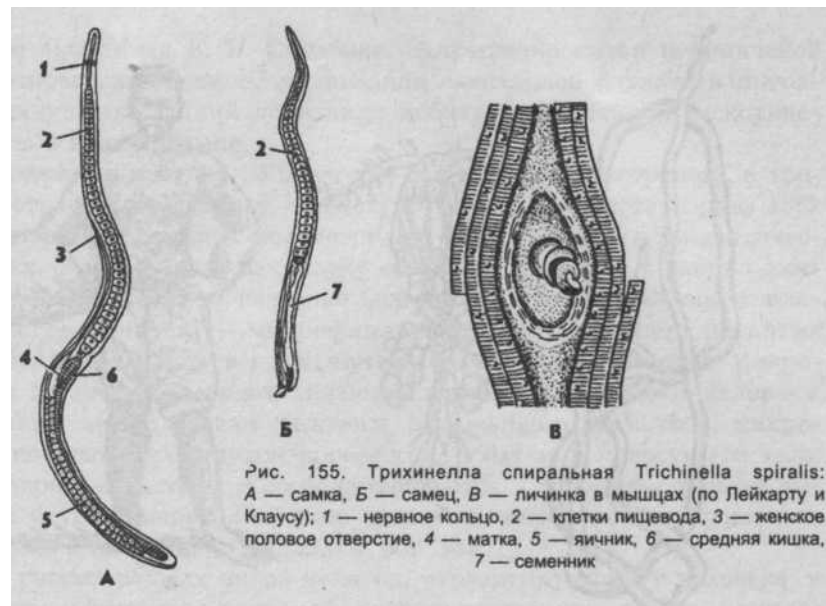
Личинки анкилостом способны попадать в организм человека не только через рот с пищей, но и через кожу путем внедрения. Личинки при кожной инвазии мигрируют по крови, поступают в легкие, а из них в гортань, затем в рот и вторично заглатываются. При попадании в кишечник из них развиваются самцы и самки анкилостомы. Сроки развития в организме хозяина до половозрелого состояния занимает 7—10 дней.

Заболевание, вызываемое анкилостомой, называется анкилостомоз. Анкилостома распространена в южных широтах, часто встречается в Закавказье, Средней Азии, на Дальнем Востоке. Это заболевание особенно распространено у землекопов. Предупреждением анкилостомоза является также соблюдение санитарных норм и личной гигиены.

Детская острица (*Enterobius vermicularis*) паразитирует в толстой и задней кишке человека, чаще всего у детей (рис. 154, В). Это мелкие белые червячки (5—10 мм), самцы мельче самок. Самки выползают ночью из задней кишки и откладывают яйца на кожу вокруг ануса. Развитие яиц остриц во внешней среде происходит быстро, в течение 10—12 часов. Поэтому возможна аутоинвазия — самозаражение. Острицы плодовиты; одна самка откладывает в среднем 11 тыс. яиц. Яйца рассеиваются и могут находиться в белье, на полу, на мебели. Избавление от острицы возможно лишь в сочетании дегельминтизации (изгнания гельминтов) со строгим соблюдением личной гигиены.

В жизненном цикле остриц нет миграции личинок в крови, поэтому личинки, вылупившиеся из проглоченных яиц, в кишечнике сразу развиваются во взрослых червей. Кипячение, проглаживание утюгом постельного и нательного белья, чистота жилых помещений и туалетов, мытье рук перед едой помогут предотвратить заражение и самозаражение острицей.

Трихинелла спиральная (*Trichinella spiralis*) относится к биогельминтам, жизненный цикл которых проходит полностью в организме хозяина (рис. 153). Хозяином трихинеллы могут быть свиньи, крысы и человек. Заражение происходит при поедании личинок трихинеллы с зараженным мясом. Крысы и свиньи могут поедать мясо друг друга, а человек заражается при употреблении зараженного трихинеллой свиного мяса. В недостаточном проваренном или прожаренном свином мясе могут содержаться микроскопически мелкие известковые капсулы со спирально закрученными личинками трихинеллы (рис. 155). В желудке под влиянием желудочного сока эти капсулы растворяются и вышедшие из них личин-



ки трихинелл начинают свое развитие. Уже через двое суток трихинеллы достигают половозрелости. Самки достигают 3—4 мм длины, а самцы 1,5 мм. Они внедряются в ткань кишечника и приступают к размножению. После спаривания самцы погибают, а самки рожают живых личинок. Потомство одной самки достигает примерно 2 тыс. Размеры личинок около 0,1 мм. Они попадают в лимфатические сосуды стенки кишечника и затем поступают в кровь. Личинки мигрируют по крови и заносятся, как правило, в мышцы. В мышцах личинки разрушают мышечные волокна и инкапсулируются. Их капсулы постепенно обызвествляются. Наиболее опасна для человека мышечная фаза в развитии трихины. Это сопровождается болями в мышцах. Поселение трихинелл в глазах может вызвать слепоту, а их локализация в мозге человека может вызвать летальный исход.

В борьбе с трихинеллезом осуществляется ветеринарно-медицинский осмотр свиных туш на зараженность трихинеллой. Мясо, не зараженное гельминтами, штампуются печатью. Трихинозное мясо уничтожается. Важны борьба с крысами и соблюдение норм содержания свиней. При употреблении свиного мяса необходима тщательная его термическая обработка.

Ришта (*Dracunculus medinensis*, рис. 156) — паразитическая нематода человека, развивающаяся со сменой хозяев. Ришта распространена в южных районах Азии, в Африке. Ранее встречалась в Средней Азии.

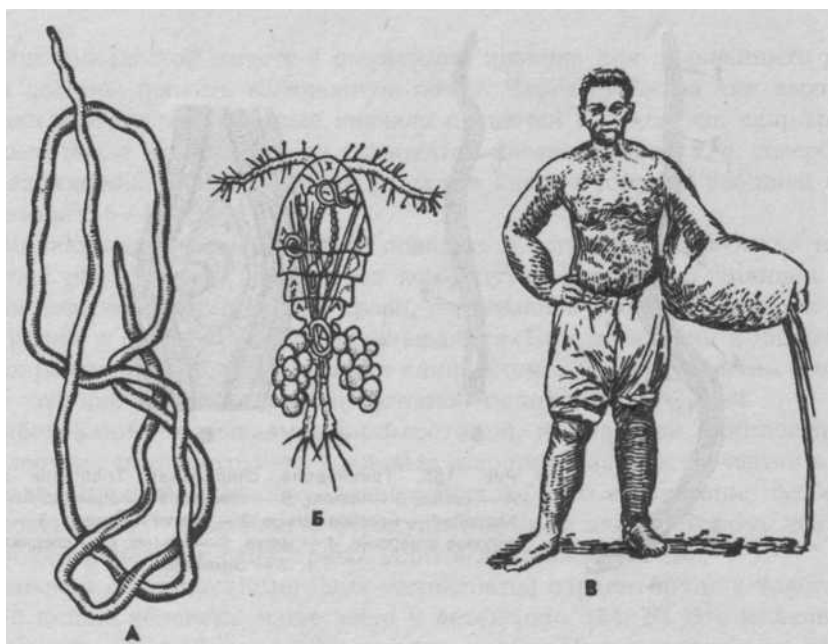


Рис. 155. Нематоды — паразиты человека: А — самка ришты *Dracunculus medinensis*, Б — личинки ришты в циклопе (по Павловскому), В — слонозная болезнь, вызываемая нитчаткой Банкрофта (по Брумиту)

Половозрелая самка ришты достигает 120 см в длину при диаметре 1—1,7 мм. Она развивается обычно на ногах в соединительнотканном слое кожи, образуя крупное затверждение, которое затем вскрывается. Из язвы такой опухоли высовывается задний конец тела ришты. При мытье ног в водоеме у человека, зараженного дракункулезом, из язвы ришта начинает выделять живых личинок. Личинки в воде живут около трех дней. Их проглатывают мелкие рачки-циклопы — промежуточные хозяева ришты. В организме циклопа личинки линяют, проникают в полость тела и становятся инвазионными. При питье воды из водоема человек может проглотить циклопов с микрофиляриями ришты. В кишечнике человека личинки ришты освобождаются из тела циклопов, проникают в лимфатические сосуды, а затем в подкожную клетчатку. Остается неизвестным, имеются ли самцы у ришты или она размножается партеногенетически.

В нашей стране ришта была уничтожена в 30-е годы благодаря плановым мероприятиям по предупреждению заражения дракункулезом и мерам по лечению больных людей. Большую роль в искоренении ришты и некоторых других гельминтов сыграли ученые-гельминтологи под ру-

ководством академика К. И. Скрябина. Запрещение питья некипяченой воды из открытых водоемов, организация санитарной службы и пропаганда медицинских знаний позволили добиться девакации (искоренения) ришты в нашей стране.

Нитчатка Банкрофта (*Wuchereria bancrofti*) распространена в тропических странах и вызывает «слоновую» болезнь у человека (рис. 156). Это типичный биогельминт. Половозрелые особи обитают в лимфатических сосудах. Это вызывает закупорку сосудов и приводит к застою лимфы в конечностях, отсюда название болезни — слоновая. Самки рожают множество личинок — микрофилярий. Для дальнейшего развития личинки должны попасть в промежуточного хозяина — комара. Микрофилярии по ночам сосредоточиваются в капиллярах кожи человека. Когда комары ночью кусают человека, зараженного нитчаткой, микрофилярии попадают в желудок кровососов, а затем в полость его тела. Микрофилярии вырастают и сосредоточиваются у основания хоботка комара. При укусе комаром здорового человека микрофилярии проникают в кровь. (Схема жизненного цикла, см. рис. 153, Г).

Среди рассмотренных видов нематод, паразитирующих у человека, к геогельминтам относятся аскарида, власоглав, острица, ришта, анкилостома, а к биогельминтам — трихинелла и нитчатка Банкрофта. Сравнительные данные по гельминтам человека приведены в таблице 7.

Нематоды — паразиты домашних животных. Все домашние животные — птицы и млекопитающие страдают от гельминтозов. Глистные заболевания приводят к высокой смертности птенцов домашних птиц, к снижению продуктивности животноводства.

Власоглавы паразитируют в кишечнике у оленей, овец, верблюдов, крупного рогатого скота и у других млекопитающих. Трихинеллы поражают свиней, от которых может заразиться и человек, поедая трихинозное мясо. Домашние животные часто страдают от аскарид свиней, лошадиной. Большую опасность для кур представляют кишечные нематоды из семейства, близкого к аскаридам. Аскаридоз кур вызывает гибель цыплят и снижает яйценосность взрослых птиц. Большой ущерб овцеводству наносят нематоды дыхательных путей (диктиокаулез). Другой вид таких нематод вызывает подобную болезнь у крупного рогатого скота.

Профилактическая борьба с гельминтозами домашних животных состоит в правильном их содержании, соблюдении санитарных норм на фермах, изоляции и лечении больных животных.

Нематоды — паразиты растений. Многие нематоды живут в почве и паразитируют на растениях. Одни из них протачивают ходы внутри растений, образуют «мины» в листьях, стеблях. В других случаях под влиянием пищеварительных соков происходит разрастание растительных тканей и образуются галлы.

Т а б л и ц а 7. Нематоды — паразиты человека

Виды	Тип жизненного цикла	Вызываемое заболевание	Окончательный хозяин	Промежуточный хозяин	Яйцерождение или живорождение личинок	Миграция личинок по крови	Пути заражения	Меры профилактики
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Аскарида человеческая	Геогельминт без смены хозяев	Аскаридоз	Человек (кишечник)	—	Яйца	+	Проглатывание яиц с пищей и водой	Личная гигиена
Власоглав	Геогельминт без смены хозяев	Трихоцефалез	Человек (слепая кишка)	—	Яйца	+	Проглатывание яиц с пищей и водой	Личная гигиена
Свайник	Геогельминт без смены хозяев	Анкилостомоз	Человек (двенадцатиперстная кишка)	—	Яйца	+	Проглатывание яиц с пищей и водой	Личная гигиена
Острица детская	Геогельминт без смены хозяев	Энтеробиоз	Человек	—	Яйца	—	Проглатывание яиц с пищей и водой	Личная гигиена

Продолжение таблицы 7

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Трихинелла	Биогель-минт без смены хозяев	Трихинеллез	Человек, свинья, крыса, (кишка, мышцы)	—	Личинки	+	Проглатывание капсул в свином мясе	Использование в пищу вареного свиного мяса
Нитчатка Банкрофта	Биогель-минт со сменой хозяев	Слоновая болезнь	Человек (кровь, лимфатические сосуды)	Комар	Личинки	+	При укусе комаров, зараженных личинками	Защита от комаров в очагах
Ришта	Геогель-минт со сменой хозяев	Дракункулез	Человек (подкожная клетчатка)	Циклоп	Личинки	+	При питье воды с циклопами, зараженными личинками	Не пить воду из водоемов

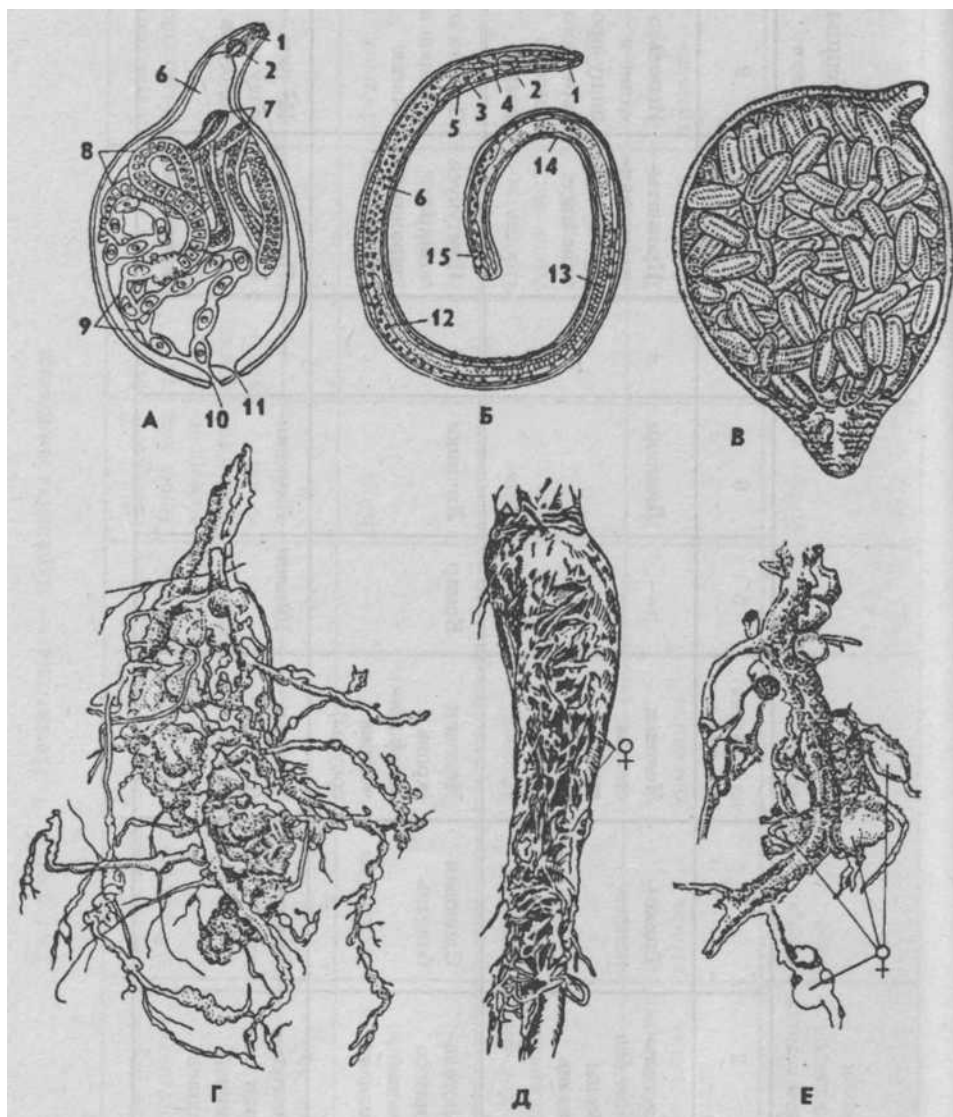


Рис. 157. Фитонематоды (по Кирьяновой): А — самка и Б — самец галловой нематоды *Meloidogyne*, В — самка свекловичной нематоды *Heterodera schachtii* с яйцами, Г, Д, Е — повреждения корней огурца и свеклы нематодами; 1 — стилет, 2 — пищевод, 3 — пищеварительные железы, 4 — нервное кольцо, 5 — выделительная пора, 6 — средняя кишка, 7 — яичник, 8 — яйцевод, 9 — матка, 10 — половое отверстие самки, 11 — анус, 12 — семенник, 13 — семяпровод, 14 — семяизвергательный канал, 15 — спиккулы

Группа стеблевых нематод повреждает лук, чеснок, свеклу, клевер. У них в глотке имеется стилет, которым они прокалывают ткани растений и высасывают соки.

На юге нашей страны сильно вредит овощеводству галловая нематода. У галловой нематоды выражен половой диморфизм: самцы мелкие, червеобразные, а самки грушевидные (рис. 157, А, Б). Вредят самки, а самцы после размножения уходят в почву. Нередко у самок галловых нематод наблюдается партеногенез.

Большой вред сахарной свекле наносит свекловичная нематода (рис. 157, Б). Личинки этой нематоды живут в почве. Они проникают в тонкие корешки свеклы, там завершается их метаморфоз, происходит оплодотворение самок самцами. Самки закупоривают проводящие пучки в корнях, и растения часто отмирают или развиваются ослабленными (рис. 157, Г, Д, Е). Самки, заполненные яйцами, превращаются в особые цисты, которые зимуют в почве.

Стеблевая нематода картофеля поражает клубни картофеля, особенно вредит в овощехранилищах. Пшеничная угрица вызывает болезнь пшеницы, поражая зерно. Внутри зерна образуется галл с личинками нематод.

Борьба с фитонематодами ведется путем повышения уровня агротехники, отбора и обработки посевного материала. Селекционеры выводят сорта культурных растений, устойчивых к фитонематодам.

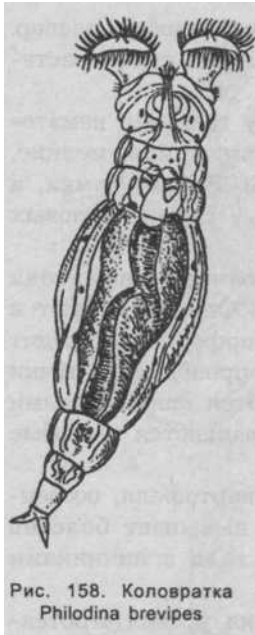
Значение нематод в природе. Огромное число видов нематод обитают на дне водоемов и участвуют в переработке органических остатков, т. е. представляют важный комплекс сапрофагов в морских и пресноводных биоценозах. Почвенные нематоды играют существенную роль в почвообразовании. Среди свободноживущих нематод имеются виды, питающиеся бактериальной флорой, грибами.

Широкий трофический спектр нематод свидетельствует о существенном значении их как консументов и редуцентов в биоценозах.

Нематоды — паразиты растений и животных в природных ценозах представляют мощный фактор регуляции численности поражаемых ими видов и фактор естественного отбора в природе.

Класс Коловратки (Rotatoria)

Это в основном пресноводные, микроскопические черви. Реже они встречаются в морях, во мху, на болотах. Имеются редкие случаи паразитирования коловраток у кольчатых червей, моллюсков. Некоторые коловратки являются симбионтами ряда беспозвоночных животных. Их размеры колеблются от 0,04 до 2 мм. Известно около 1500 видов коловраток, но ежегодно описываются новые виды.



Коловратки, в противоположность нематодам, чрезвычайно разнообразны по своим морфологическим особенностям. Среди них имеются плавающие, ползающие, прыгающие и сидячие формы. У многих коловраток встречаются защитные приспособления в форме футляров, домиков, чехликов. Коловратки питаются взвешенными органическими частицами, детритом, а также простейшими, водорослями. Они играют важную роль в биологической очистке вод. Не менее важна их роль в трофических цепях в водных экосистемах. Коловратки питаются микропланктоном, а сами они представляют объекты питания для мальков рыб и других животных.

Коловратки (рис. 158) отличаются от всех других классов круглых червей наличием особого органа движения — коловращательного аппарата.

Коловращательный аппарат расположен на переднем конце тела и состоит из одного или двух венчиков ресничек, ресничных полей или отдельных пучков ресничек, благодаря движению которых коловратки плавают.

Тело коловраток подразделено на головной отдел, туловище и ногу, или хвостовой отдел (рис. 158). На голове расположены коловращательный аппарат, глазки, рот. В туловище содержатся внутренние органы, а нога представляет собой орган движения и прикрепления к субстрату. Нога обычно заканчивается вилкой с цементными железами.

Покровы коловратки представлены кожным синцитием — гиподермой. Наружный слой гиподермы уплотненный, волокнистый, образует ложную кутикулу (внутриклеточное образование), в противоположность настоящей кутикуле нематод, выделяемой кожей. Кутикула коловраток бывает мягкой, эластичной или утолщенной, образующей пластинки панциря. Кутикула нередко образует насечки, обеспечивающие подвижность отделам. Мускулатура не образует пластов и представлена отдельными мышечными пучками. Мышцы коловраток в отличие от таковых у большинства круглых червей обладают поперечнополосатой структурой. По-видимому, редукция кожно-мускульного мешка у коловраток сопровождалась в эволюции усложнением морфофункциональной структуры мышечных клеток. Схизоцель выражен хорошо.

Пищеварительная система начинается ртом, окруженным коловращательным аппаратом. От рта отходит глоточная трубка, ведущая в ее расширение — жевательный желудок, или мастаке, в котором находятся

кутикулярные челюсти — наковальня и два молоточка. Пища из мастакса по пищеводу поступает в мешковидную среднюю кишку (желудок), в которую впадают две пищеварительные железы. Непереваренные остатки через короткую заднюю кишку выбрасываются наружу через анальное отверстие, находящееся на спинной стороне туловища (рис. 159). В заднюю кишку впадают протоки выделительной и половой систем, поэтому функционально она является клоакой.

Выделительная система коловраток представлена двумя протонефридиальными каналами с мерцательными клетками. Выделительные каналы впадают в мочевой пузырь, который открывается в клоаку.

Нервная система состоит из мозга, лежащего над глоткой, и отходящих от него нервов, которые соединяют отдельные группы нервных клеток в разных частях тела. Наиболее развиты парные нервные стволы на брюшной стороне тела, соединенные поперечными комиссурами на голове. У коловраток имеются 1—2 или несколько пар глазков инвертированного типа, осязательные выворачивающиеся щупальца (2—3).

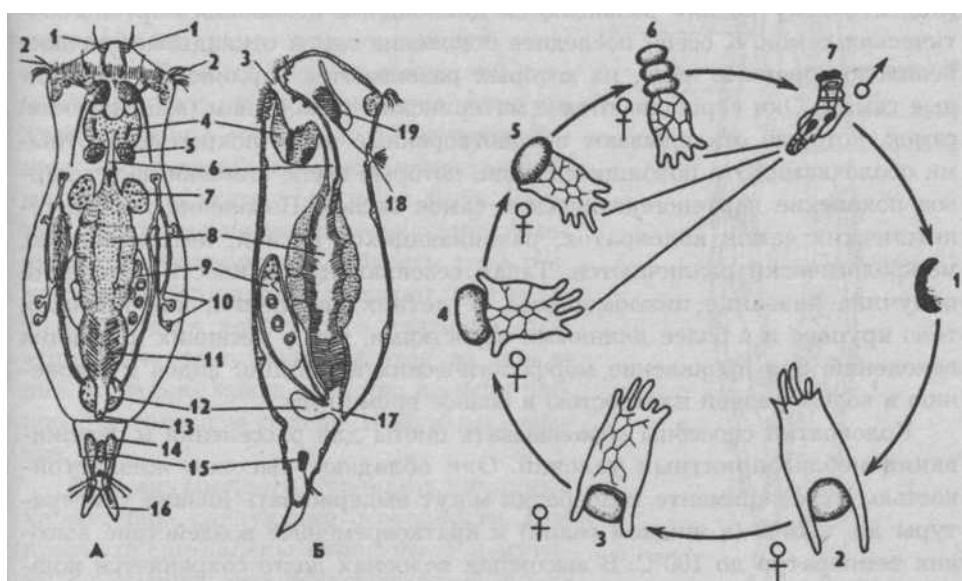


Рис. 159. Анатомия коловратки (по Ремане): А — вид со спины, Б — вид сбоку; 1 — щупальца, 2 — коловращательный аппарат, 3 — рот, 4 — глотка с жевательным аппаратом, 5 — слюнные железы, 6 — пищевод, 7 — желудочные железы, 8 — желудок, 9 — яичник, 10 — протонефридии, 11 — задняя кишка, 12 — мочевой пузырь, 13 — клоака, 14 — цементные железы, 15 — ножной ганглий, 16 — пальцы ног, 17 — клоака, 18 — спинное щупальце, 19 — надглоточный ганглий

Рис. 160. Годовой цикл коловратки *Anuraea cochleans* (по Кречмеру): 1 — зимнее яйцо, 2—6 — партеногенетические самки нескольких летних поколений, 7 — самец, копулирующий с самками последнего поколения, после чего последние откладывают оплодотворенные зимние яйца

Коловратки раздельнополы. У самок имеются один яичник и один желточник, покрытые общей оболочкой. Яйцевод впадает в клоаку. Таким образом, у коловраток в клоаку открываются три системы органов: пищеварительная, выделительная и половая. Самки откладывают яйца или рожают молодь коловраток. Половое размножение может быть обоеполым или партеногенетическим.

Жизненный цикл коловраток может быть различным у разных видов. Встречаются обоеполые виды, размножающиеся только половым путем, или партеногенетические, представленные только самками, откладывающими неоплодотворенные яйца. Но для многих коловраток характерен сложный жизненный цикл с чередованием полового и нескольких партеногенетических поколений по типу гетерогонии, или гетерогенеза.

Рассмотрим жизненный цикл коловраток с чередованием поколений (рис. 160). Весной из перезимовавших оплодотворенных яиц (2п-хромосом) выходят партеногенетические (или амиктические) самки, которые откладывают яйца без оплодотворения. В этих яйцах происходит аутогамия, и потому из них развиваются диплоидные поколения партеногенетических самок. К осени последнее поколение самок откладывает мелкие неоплодотворенные яйца, из которых развиваются карликовые гаплоидные самцы. Они скрещиваются с материнским поколением (миктических) самок, которые откладывают оплодотворенные яйца, покрытые плотными оболочками. Это покоящиеся яйца, которые после зимовки дадут первое поколение партеногенетических самок весной. Поколения партеногенетических самок коловраток, развивающихся весной, летом, осенью, морфологически различаются. Такая сезонная изменчивость поколений получила название цикломорфоза. У летних поколений, как правило, тело крупнее и с более длинными отростками, чем у весенних и Осенних поколений. Это проявление морфологических адаптаций видов к движению в воде с разной плотностью в разное время года.

Коловратки способны образовывать цисты для расселения и переживания неблагоприятных условий. Они обладают высокой жизнестойкостью. В эксперименте коловратки могут выдерживать низкие температуры до -270°C (в жидком гелии) и кратковременное воздействие высоких температур до 100°C . В высохших водоемах долго сохраняется жизнеспособность покоящихся коловраток.

Подводя итоги характеристике класса коловраток, можно отметить некоторые примитивные черты их организации, сближающие с брюхо-ресничными червями и планариями: элементы ресничного эпителия в коловращательном аппарате, протонефридии, наличие желточника в женской половой системе, нервная система типа ортогон, инвертированные глазки.

Специализированные особенности коловраток проявляются в образовании ложной кутикулы, поперечнополосатой мускулатуры, коловращательного аппарата и особого жевательного желудка — мастакса.

Черты, общие со всеми круглыми червями, как схизоцель, постоянство клеточного состава, раздельнополость и некоторые другие, сближают их по организации с другими классами этого типа.

Класс Киноринхи (Kinorhyncha)

Киноринхи — мелкие морские черви, обитающие между частицами грунта в нижней части литорали, реже на водорослях. Их размеры не превышают 1 мм. Всего известно около 100 видов киноринх.

На переднем конце тела имеется вытягивающийся хоботок, вооруженный шипиками (рис. 161). Тело покрыто твердой кутикулой, которая образует ложную членистость. Каждый сегмент наружной сегментации кутикулы называется зонитом. Тело киноринх состоит из 13 зонитов. Зониты вооружены шипиками, направленными назад. На конце тела могут быть длинные хвостовые шипы или одна нить. Членистость обеспечивает гибкость тела при движении. Киноринхи ползают в грунте, то вытягивая хоботок, то втягивая, при этом поочередно заякоривается то передний, то задний конец тела при помощи шипов. На головном отделе 1—2 пары глазков.

Для внутреннего строения киноринх характерны следующие особенности. Покровы представлены гиподермой и кутикулой. Мышцы поперечнополосатые, представлены отдельными пучками. Схизоцель развит. Имеются два протонефридия. Ортогон представлен окологлоточным ганглиозным кольцом и брюшным нервным стволом, на котором метамерно повторяются ганглиозные клетки. Глаза инвертированного типа.

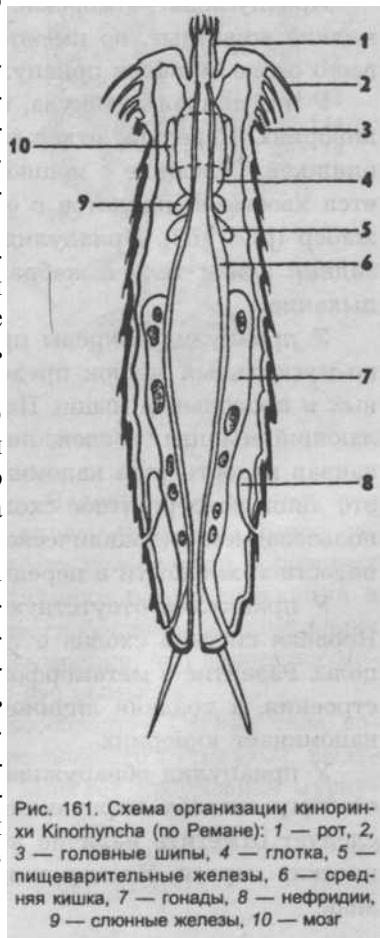


Рис. 161. Схема организации киноринхи Kinorhyncha (по Ремане): 1 — рот, 2, 3 — головные шипы, 4 — глотка, 5 — пищеварительные железы, 6 — средняя кишка, 7 — гонады, 8 — нефридии, 9 — слюнные железы, 10 — мозг

Киноринхи раздельнополы. Развитие с метаморфозом. Личинки обладают нерасчлененным телом с короткими волосками на переднем конце.

К плезиоморфным признакам киноринх, сближающим их с планариями, можно отнести наличие ресничек у личинок, а у взрослых форм — протонефридиев и инвертированных глазков. Черты специализации киноринх к роющему образу жизни проявляются в структуре кутикулы, в наличии хоботка, поперечнополосатой мускулатуре.

Класс Приапулиды (Priapulida)

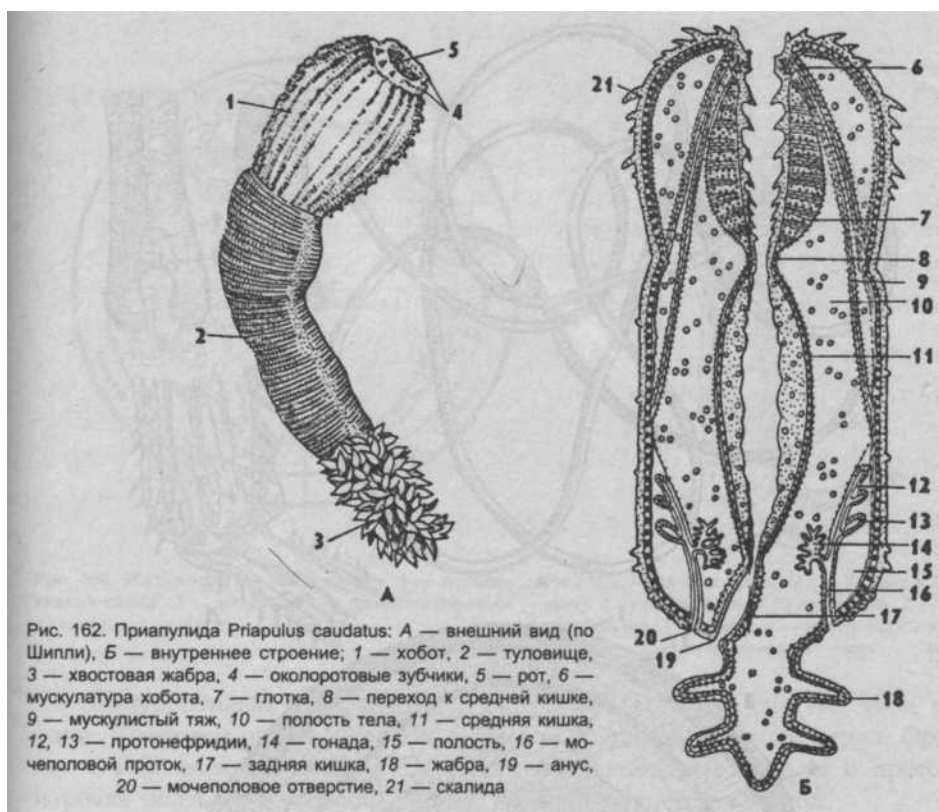
Приапулиды — морские донные животные. Большинство приапулид мелкие животные, но имеются и крупные формы — до 20 см. Известно всего около 10 видов приапулид.

У них тонкая кутикула, не играющая роли наружного скелета, как у киноринх. Передний отдел тела представлен хоботком с рядами мелких шипиков. Туловище с мощной мускулатурой. На заднем конце тела имеется хвостовой придаток с отростками, выполняющий функцию кожных жабер (рис. 162). Приапулиды зарываются в грунт передним концом, а задний конец тела с жабрами выступает на поверхность, обеспечивая дыхание.

У приапулид покровы представлены гиподермой с кутикулой. Кожно-мускульный мешок представлен хорошо развитыми слоями кольцевых и продольных мышц. Паренхима в схизоцеле образует слой, подстилающий мышцы, и слой, покрывающий кишечник. Такая эпителизированная полость тела напоминает целом, или вторичную полость тела. Но это лишь конвергентное сходство, возникшее у приапулид в связи с использованием гидравлического способа движения путем проталкивания полостной жидкости в передний конец тела при рытье.

У приапулид отсутствуют выделительная система и органы чувств. Нервная система сходна с таковой у киноринх. Приапулиды раздельнополы. Развитие с метаморфозом. Из яиц выходит личинка более простого строения, а поздняя личиночная фаза обладает хитиновым панцирем и напоминает киноринх.

У приапулид обнаруживается хорошо выраженная специализация к особому способу передвижения. Из числа плезиоморфных признаков следует отметить наличие кольцевой и продольной мускулатуры, как у плоских червей. Но возможно, что это и вторично приобретенный признак.



Класс Волосатики (Nematomorpha)

Волосатики — паразиты беспозвоночных. Названы так потому, что взрослые черви тонкие, длинные, подобные волосу (рис. 163). Всего известно более 200 видов волосатиков. Чаще всего встречается в пресных водоемах вид *Gordius aquaticus*, на фазе личинки паразитирующий в теле водных насекомых. Взрослые волосатики свободноплавающие черви длиной 100—150 мм. В народе распространено мнение, что волосатик может вбуравливаться в тело человека. Однако это вымысел.

Особенности организации волосатиков своеобразны. Стенка тела волосатиков похожа на таковую у нематод. Тело покрыто кутикулой, выделяемой эпителием. Под кожным эпителием залегает продольная мускулатура. В первичной полости тела много паренхимы.

Кишечник из трех отделов, но нередко частично или полностью редуцирован. Это связано с тем, что взрослые черви не питаются и после размножения отмирают.

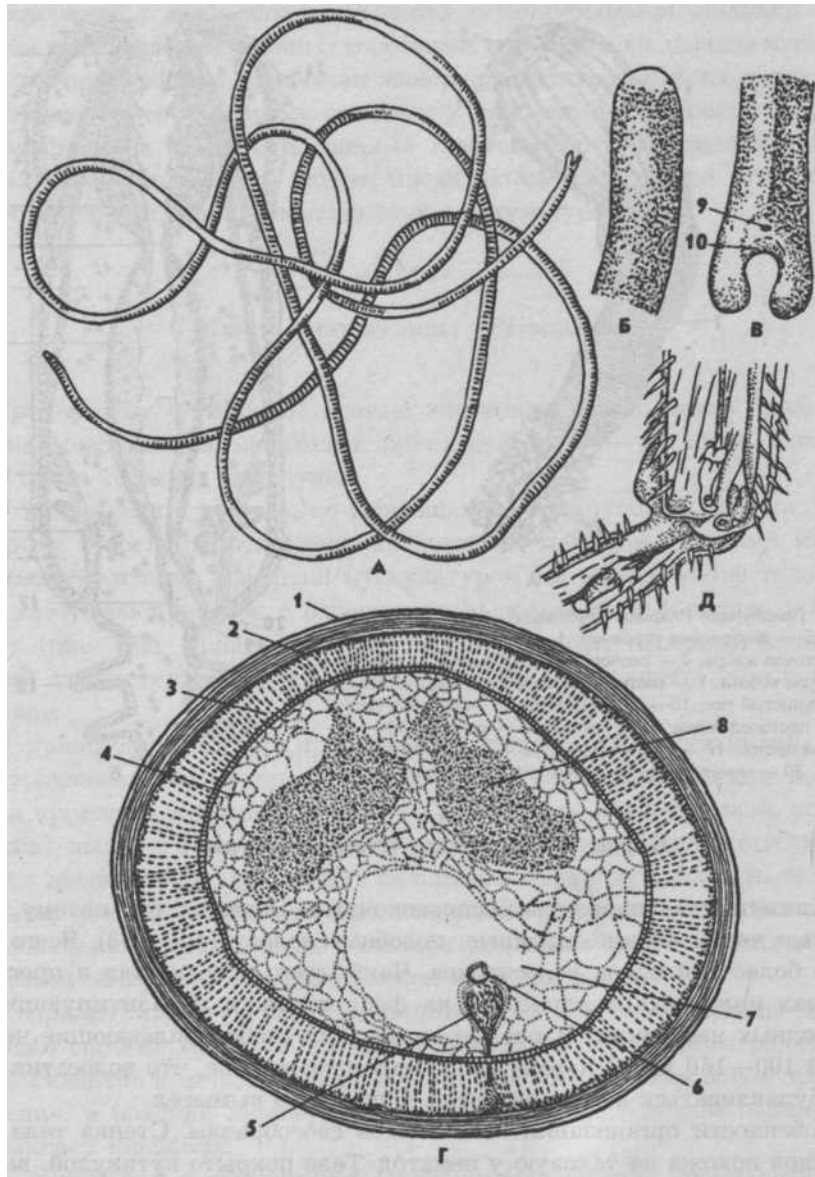
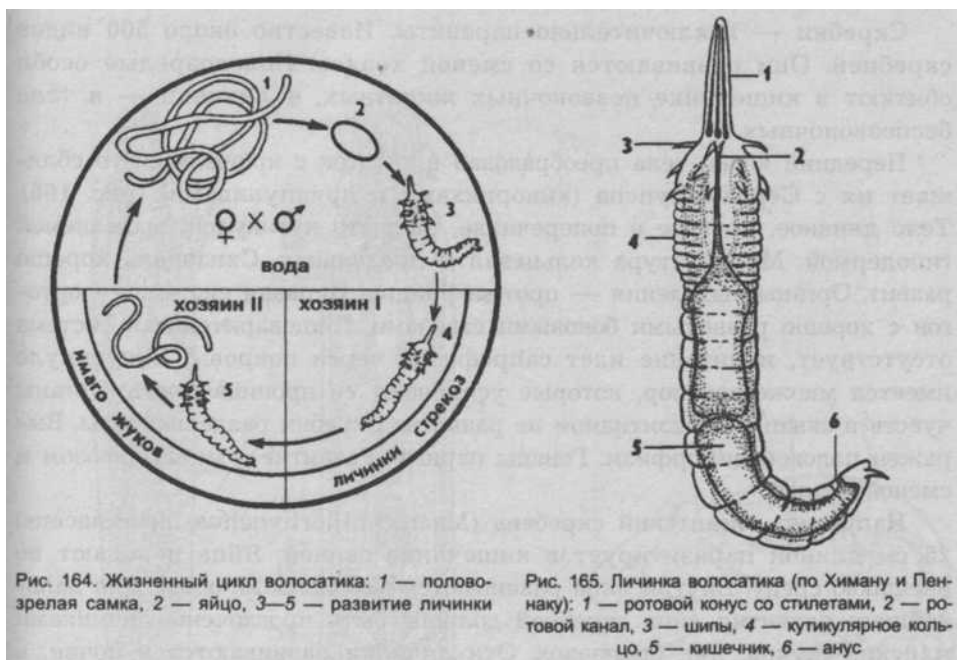


Рис. 163. Волосатик *Gordius aquaticus*: *А* — самец, *Б* — передний конец тела, *В* — задний конец тела самца, *Г* — поперечный срез самца, *Д* — личинка волосатика в ноге личинки поденки; *1* — кутикула, *2* — гиподерма, *3* — продольные мышцы, *4* — паренхима, *5* — брюшной нервный ствол, *6* — кишечник, *7* — окологлоточный синус, *8* — семенной мешок, *9* — порошица, *10* — складка кутикулы; *А—Г* — по Стрелкову.
Д — по Мейснеру



Выделительной и кровеносной систем нет. Нервная система типа ортогон. Имеются окологлоточное кольцо и брюшной нервный ствол. Органы чувств развиты слабо. Волосатики раздельнополы. Гонады и протоки парные, впадают в заднюю кишку, которая является клоакой.

Развитие волосатиков происходит с метаморфозом и со сменой хозяев (рис. 164). Взрослые волосатики откладывают яйца в воду, из которых вылупляются личинки. Личинки похожи на киноринх и имеют сверлящий хоботок (рис. 165). Некоторое время эти личинки могут свободно жить в воде, а потом вбурываются в тело водных личинок насекомых: стрекоз, поденок и др. Наземные насекомые — жуки, прямокрылые заражаются волосатиком при поедании водных личинок насекомых с личинками паразита. Сформировавшись в теле хозяина, волосатики выходят в наружную среду и заползают в воду.

Класс Скребни (*Acanthocephala*)

Ранее скребней выделяли в особый тип, близкий к немательминтам. Последние исследования по эмбриологии и онтогенезу скребней подтверждают их общность с немательминтами, несмотря на их большое своеобразие.

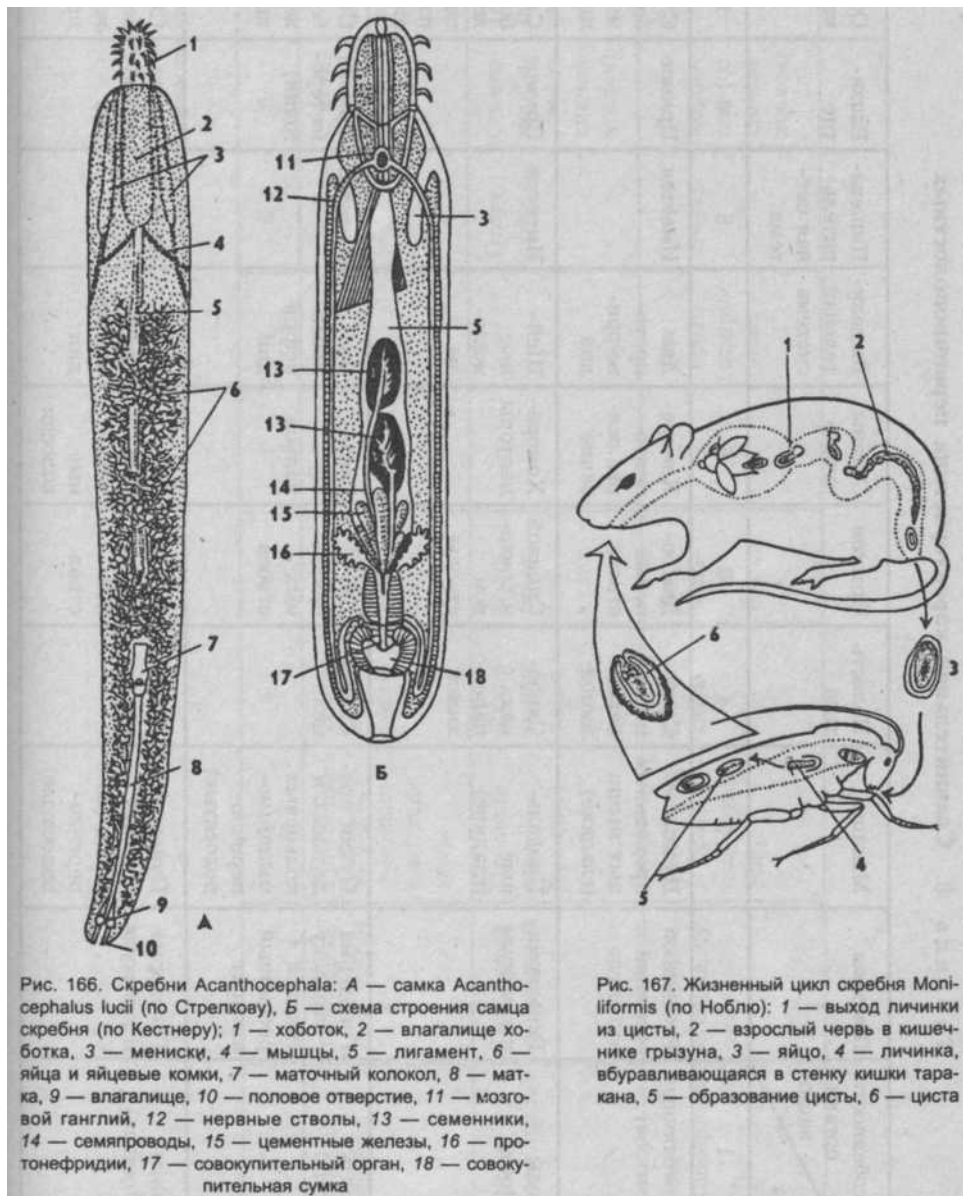
Скребни — исключительно паразиты. Известно около 500 видов скребней. Они развиваются со сменой хозяев. Половозрелые особи обитают в кишечнике позвоночных животных, а личинки — в теле беспозвоночных.

Передний конец тела преобразован в хоботок с крючьями, что сближает их с *Cephalorhyncha* (киноринхами и приапулидами) (рис. 166). Тело длинное, круглое в поперечнике, покрыто кутикулой, выделяемой гиподермой. Мускулатура кольцевая и продольная. Схизоцель хорошо развит. Органы выделения — протонефридии. Нервная система — ортогон с хорошо развитыми боковыми стволами. Пищеварительная система отсутствует, и питание идет сапрофитно через покровы. В кутикуле имеется множество пор, которые усиливают ее проницаемость. Органы чувств в связи с паразитизмом не развиты. Скребни раздельнополы. Выражен половой диморфизм. Гонады парные. Развитие с метаморфозом и сменой хозяев.

Например, гигантский скребень (*Macrocanthorhynchus hirudinaceus*) 25 см длиной паразитирует в кишечнике свиней. Яйца попадают во внешнюю среду. Внутри яйца развиваются эмбрионы личинок. Для дальнейшего развития яйца скребней должны быть проглочены личинками майских жуков, или бронзовок. Эти личинки развиваются в почве, а свиньи охотно их поедают, роясь в земле, и заражаются скребнями. Личинки похожи на приапулид. У скребней, паразитирующих у тюленя, два промежуточных хозяина — рачок и рыба. Схема жизненного цикла скребня, паразитирующего в кишечнике грызунов, показана на рисунке 167.

Филогения и экологическая радиация первичнополостных

Тип Первичнополостные (*Nemathelminthes*), согласно современной филогенетической концепции, ведет свое начало от турбелляриеподобных предков. В разных классах *Nemathelminthes* проявляются плезиоморфные признаки, общие с плоскими червями (табл. 8). Так, у брюхо-ресничных и коловраток сохранились участки ресничного эпителия, протонефридии. У многих немательминтов еще сильно развита паренхима в схизоцеле, присутствуют наряду с продольными мышцами кольцевые. Нервная система немательминтов близка к ортогональной, характерной для плоских червей. В половой системе коловраток имеется желточник, как у плоских червей. Все это подтверждает предположение о происхождении *Nemathelminthes* от плоских червей.



Т а б л и ц а 8. Сравнительная характеристика первичнополостных

Особенности организации	Покровы	Мышцы	Полость тела	Ортогон	Органы чувств	Выделительная система	Пищеварительная система	Развитие	Образ жизни
Классы	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Брюхо-ресничные (Gastrotricha)	Ресничный эпителий и кутикула	Пучки продольных мышц (гладкие)	Схизо-цель с паренхимой	Два боковых ствола	Хоморе-центры, осязание	Два прото-нефридия	Имеется	Прямое	Свободно живущие
Нематоды (Nematoda)	Гиподерма и кутикула	Продольные (гладкие)	Схизо-цель с паренхимой	Спинной и брюшной стволы	Хоморе-центры	Шейные железы	Имеется	Прямое	Свободно живущие и паразиты
Коловратки (Rotatoria)	Гиподерма с псевдокутикулой + ресничный аппарат	Пучки продольных и кольцевых мышц (поперечно-полосатые)	Схизо-цель	Два брюшных ствола	Глаза, щупальца	Два прото-нефридия	Имеется	Прямое (гетерогония)	Свободно живущие
Киноринхи (Kinorhyncha)	Гиподерма и кутикула	Пучки продольных мышц (поперечно-полосатые)	Схизо-цель	Один брюшной ствол	Глаза, осязательные волоски	Два прото-нефридия	Имеется	С метаморфозом	Свободно живущие

Продолжение таблицы 8

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Припулиды (Priapulida)	Гиподерма и кутикула	Кольцевые и продоль- ные мыш- цы (глад- кие)	Вторич- ная по- лость	Один брюш- ной ствол	—	—	Имеется	С мета- морфо- зом	Сво- бодно живу- щие
Волосатики (Nematomorpha)	Гиподерма и кутикула	Продоль- ные (гладкие)	Схизо- цель с парен- химой	Один брюш- ной ствол	—	—	Отсут- ствует	С мета- морфо- зом (со сменной хозяев)	Полу- пара- зиты
Скребни (Acanthocephala)	Гиподерма с псевдоку- тикулой	Кольцевые и продоль- ные (глад- кие)	Схизо- цель	Два боко- вых ствола	—	Два прото- нефри- дия	Отсут- ствует	С мета- морфо- зом (со сменной хозяев)	Эндо- пара- зиты

Наиболее близки к предкам из современных немательминтов коло-
вратки и брюхоресничные, внешне напоминающие планарий и имею-
щие наибольшее число плезиоморфных признаков.

Эволюционный переход от плоских червей к первичнополостным со-
провождался развитием защитной кутикулы, частичной редукцией мус-
кулатуры, появлением схизоцеля, сквозного кишечника, образованием
окологлоточного кольца и других особенностей.

Вместе с тем исследования последних лет раскрыли неоднородность
типа *Nemathelminthes*. Среди классов типа слабо выражена симплезио-
морфность (общность по предковым признакам) и симапоморфность
(общность по эволюционно продвинутым признакам). Особенно резко
различаются классы немательминтов по эмбриогенезу. На основании осо-
бенностей эмбрионального развития немательминтов В.В.Малахов (1986)
выделил среди них несколько типов: *Rotifera* (класс *Rotatoria*) с первич-
ным ртом, *Nemathelminthes* (классы *Gastrotricha*, *Nematoda*), у кото-
рых из первичного рта образуются рот и анус, *Cephalorhyncha* (классы
Kinorhyncha, *Priapulida*, *Gordiacea*) со вторичным ртом, *Acanthocephala*
(класс *Acanthocephala*) без закладки кишечника. Такая классификация
не является еще общепринятой, однако обозначает основные ветви эво-
люции этой разнородной группы животных.

Если допустить общность происхождения всех *Nemathelminthes* от
общих турбелляриепоподобных предков, то это могло произойти только на
очень ранних этапах этого эволюционного процесса.

На основе проявления плезиоморфных признаков у современных *Ne-
mathelminthes* можно представить их гипотетического предка. Вероятно,
предок первичнополостных был ацелоподобным, без кишечника. Иначе
нельзя было бы объяснить разные пути формирования кишечника у раз-
ных классов. К тому же нужно иметь в виду, что у скребней закладыва-
ется лишь энтодермальная паренхима. По всей вероятности, у предка
была ортогональная нервная система с несколькими парами нервных
стволов, отходящих от окологлоточного кольца, присутствовали прото-
нефридии, желточники.

У потомков некоторые апоморфные признаки появлялись параллель-
но и конвергентно. Так, у одних развивалась кутикула, у других псевдо-
кутикула. По-разному формировались кишечник, мускулатура, нервные
стволы. Развитие первичнополостных от общих предков шло, вероятно,
по четырем направлениям, соответствующим классификации по В. В. Ма-
лахову. Одно направление эволюции связано с формированием типа
Rotifera, которые сохранили наибольшее число плезиоморфных призна-
ков и вместе с тем дали широкую экологическую радиацию свободножи-
вущих форм. Другое направление эволюции привело к формированию
классов *Gastrotricha* и *Nematoda* (тип *Nemathelminthes*), из которых пер-
вый сохранил много реликтовых черт. Класс *Nematoda* оказался наибо-

лее продвинутым и эволюционно перспективным, занявшим самые разнообразные экологические ниши. Третье направление эволюции — к типу *Cephalorhyncha* связано, в основном, с развитием адаптации к роющему образу жизни. Из них только волосатики (*Gordiacea*) перешли к полупаразитизму. Четвертое направление привело к образованию специализированных эндопаразитов — скребней (тип *Acanthocephala*) со сложным жизненным циклом. Схема филогенетических отношений первичнополостных червей отражена на рисунке 168.

Эволюция немательминтов сопровождалась экологической радиацией и образованием разнообразных жизненных форм (рис. 169). Исходно это ползающие и плавающие формы (эпибентобионты и планктобионты), подобные брюхоресничным и большинству коловраток. Парадоксальное явление представляет червеобразная нематоморфная форма у первичнополостных червей. Она оказалась универсальной для обитания в разнообразных экологических нишах. Так, нематоды и им подобные живут в воде, почве, тканях растений и животных, сохраняя сходный облик. Такое морфологическое однообразие при экологическом многообразии объясняется тем, что во всех разнообразных экологических условиях они занимают сходную нишу: обитание в среде, богатой органикой. Часть немательминтов перешли к роющему или сидячему образу жизни на дне, образуя жизненные формы эпибентобионтов прикрепленных (сидячие коловратки) и интрабионтов роющих (киноринхи, приапулиды). Личинки волосатиков и скребни относятся к жизненной форме эндопаразитов с органами прикрепления.

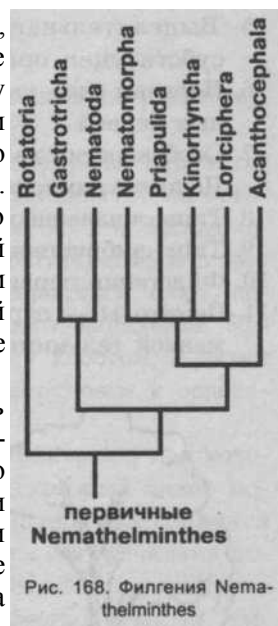


Рис. 168. Филогения Nemathelminthes

Темы для обсуждения

1. Прогрессивные черты организации первичнополостных червей по сравнению с плоскими.
2. Черты сходства первичнополостных и плоских червей.
3. Разнообразие в строении кожно-мускульного мешка у первичнополостных червей. Эволюционные тенденции в преобразовании покровов и мускулатуры.
4. Особенности строения кишечника у первичнополостных червей и способы его эмбриогенеза в разных классах.

5. Выделительная система у первичнополостных червей. Примеры субституции органов выделения.
6. Нервная система и органы чувств в разных классах первичнополостных червей.
7. Особенности строения половой системы у первичнополостных червей. Половой диморфизм.
8. Типы жизненных циклов у первичнополостных червей.
9. Типы эмбриогенеза у первичнополостных.
10. Филогения первичнополостных червей.
11. Нематоды — паразиты человека и животных. Успехи и задачи современной гельминтологии.

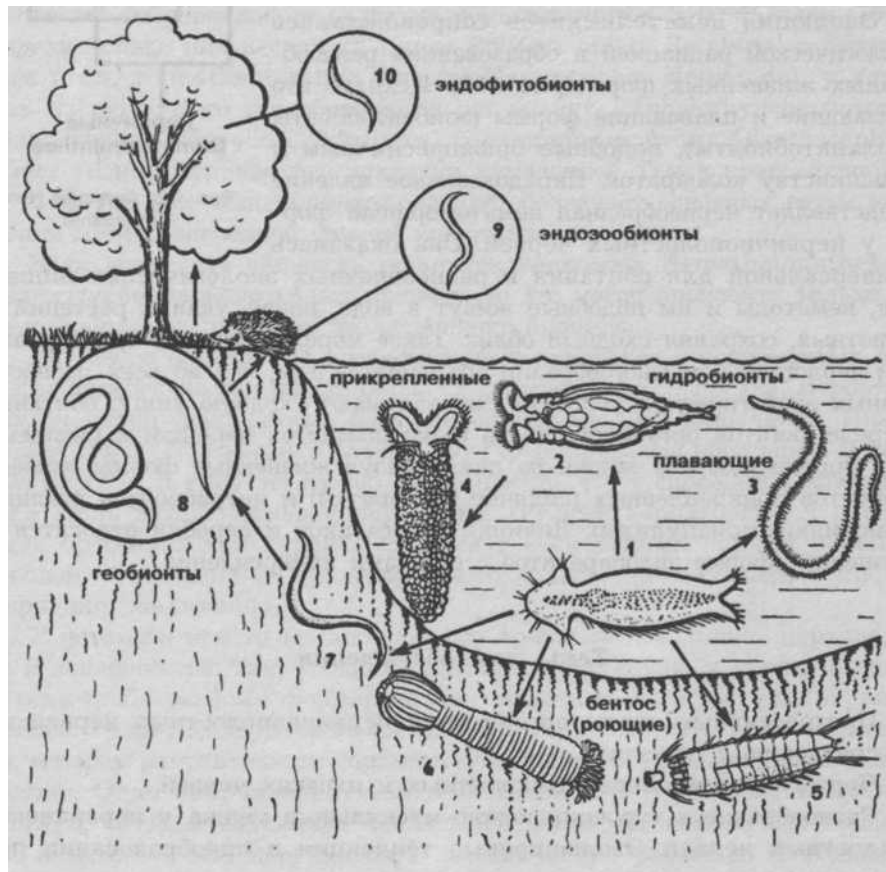


Рис. 169. Экологическая радиация Nematelminthes: 1 — брюхоресничный червь, 2 — коловратка, 3 — волосатик, 4 — яйцо, 5 — киноринха, 6 — приапулида, 7 — нематода водная, 8 — почвенные нематоды, 9, 10 — паразитические нематоды

Тип Немертины (Nemertini)

Это своеобразная группа червей, ведущая свое начало, по-видимому, от свободноживущих плоских червей.

Немертины — морские, свободноживущие животные, реже паразитические. Всего известно около 750 видов немертин, большинство из которых обитают в прибрежной зоне морей. Тело длинное, до 2 м. Исключение составляет лишь один вид (*Lineus longissimus*), достигающий в длину до 30 м. На переднем конце тела имеется выворачивающийся хобот, который нередко вооружен стилетами. Это орган защиты и нападения. Немертины — активные хищники и схватывают добычу хоботом, а затем заглатывают ртом, находящимся на вентральной поверхности у основания хобота.

Кожно-мускульный мешок состоит из ресничного эпителия, под которым залегают кольцевые и продольные мышцы. У некоторых видов может быть еще дополнительный слой продольных мышц, находящийся непосредственно под эпителием. Мощная мускулатура обеспечивает активное движение немертин. Полость тела отсутствует. Все промежутки между органами заняты паренхимой. Однако, по последним данным, выяснилось, что влагалище хобота выстлано целомическим эпителием. Наличие кровеносной системы, являющейся производным первичной полости тела, дает основание предполагать, что у предков немертин произошли радикальные преобразования полости тела. По-видимому, эволюция предков немертин шла по пути от паренхиматозности к образованию первичной полости тела, затем к ее преобразованию в кровеносную систему, а дополнительно развивалась еще и целомическая полость в области хоботного влагалища.

Пищеварительная система немертин, в отличие от плоских червей, состоит из трех отделов и открывается анальным отверстием на заднем конце тела. Средняя кишка с боковыми карманами, увеличивающими объем кишечника.

Кровеносная система состоит из трех основных сосудов: спинного и двух боковых, которые связаны между собой кольцевыми сосудами в переднем и заднем концах тела. Выделительная система — протонефридии, связанные с сосудами кровеносной системы. Обычно имеются два боковых выделительных канала, открывающихся выделительными отверстиями наружу. Нервная система немертин представлена двумя парами ганглиев, образующими мозг, от которого отходят два боковых нервных ствола, соединенных многочисленными комиссурами. Органы чувств развиты. Имеются 2—3 пары глазок, обонятельные ямки, осязательные волоски.

Немертины раздельнополы. Имеется несколько пар гонад и короткие протоки. Оплодотворение наружное. Развитие с метаморфозом. Имеется планктонная личинка — пилидий, покрытая ресничным эпителием.

Таким образом, у немертин, с одной стороны, имеются плезиоморфные черты, сближающие их с плоскими червями (паренхиматозность, ресничный эпителий, протонефридии, ортогон), с другой стороны, ряд продвинутых — апоморфных особенностей (сквозной кишечник, наличие кровеносной системы, локальное развитие целома), ставящих их на более высокую ступень организации, наряду с круглыми и даже с кольчатыми червями.

Подраздел Целомические (Coelomata)

Среди билатеральных животных (раздел Bilateria) целомические (Coelomata) обладают более высоким уровнем организации, чем нецеломические (Acoelomata), к которым относятся низшие черви: плоские, первичнополостные и немертины.

Отличительные особенности целомических животных от самых низших представителей, кольчатых червей, до высших групп, хордовых, проявляются в следующем.

1. Наличие вторичной полости или целома, выстланного эпителием мезодермального происхождения. Целом — более совершенная транспортная система, чем первичная полость тела и паренхима, характерные для низших червей.

2. Метамерность строения, проявляющаяся в повторяемости органов и структур. Метамерия захватывает как эктодермальные, так и мезодермальные структуры.

3. Развитие кровеносной системы, выполняющей, главным образом, дыхательную функцию и транспорта питательных веществ и продуктов выделения.

4. Открытая выделительная система, связанная с целомом, обеспечивает не только функцию выделения, но и регуляцию водного режима.

Большинство существующих типов животных относятся к Coelomata. Ранее всех целомических животных подразделяли на первичноротых и вторичноротых. Но в настоящее время выяснилось, что это подразделение оказалось в значительной степени искусственным. Новые данные по индивидуальному развитию позволили А. В. Иванову предложить новую классификацию Coelomata. Выделено пять надтипов: надтип Трохофорные (Trochozoa), надтип Погонофоры (Pogonophora), надтип Щупальцевые (Tentaculata), надтип Щетинкочелюстные (Chaetognatha) и надтип Вторичноротые (Deuterostomia).

Надтип Трохофорные (Trochozoa)

Трохофорные целомические животные обладают большим сходством в эмбриональном и постэмбриональном развитии. Исходно им свойственно спиральное дробление в эмбриогенезе, преимущественно телобластическая закладка мезодермы, первичность в образовании рта (из бластопора). При развитии с метаморфозом у первичноводных форм наблюдается образование характерной личинки — трохофоры, с чем связано название. К трохофорным относятся типы: тип Кольчатые черви (Annelida), тип Моллюски (Mollusca), тип Членистоногие (Arthropoda), тип Онихофоры (Onychophora).

Тип Кольчатые черви (Annelida)

Кольчатые черви — обширная группа животных, включающая около 12 тыс. видов, которые живут главным образом в морях, а также в пресных водах и на суше. Это группа бесскелетных беспозвоночных, которые по этой причине имеют особое значение в питании других животных, так как усваиваются без остатка. Вместе с тем все они активно участвуют в деструкции органического вещества в биоценозах, содействуя биогенному круговороту. Особенно многообразны морские формы, которые встречаются на разных глубинах вплоть до предельных (до 10—11 км) и во всех широтах Мирового океана. Они играют существенную роль в морских биоценозах и обладают высокой плотностью поселений: до 100 тыс. экз. на 1 м² поверхности дна. Морские кольцецы — излюбленная пища рыб и занимают важное положение в трофических цепях морских экосистем.

В почве наиболее многочисленны земляные черви, или, как их у нас называют, дождевые. Их плотность в лесных и луговых почвах может достигать 600 экз. на 1 м². Дождевые черви участвуют в процессе почвообразования и способствуют повышению урожайности сельскохозяйственных культур и продуктивности естественных биоценозов. Кровососущие кольцецы — пиявки обитают преимущественно в пресных водах, а в тропических областях встречаются в почве и на деревьях. Их используют в медицине для лечения гипертонической болезни.

Тип Кольчатые черви открывает в системе животных высший уровень организации — целомических животных (подраздел Coelomata), для которых характерны метамерность строения и наличие целома, или вторичной полости тела, выстланной целомическим эпителием мезодермального происхождения. У этого типа, в отличие от всех нижестоящих групп животных, впервые появляется набор всех систем органов, харак-

терных для всех высших групп организмов вплоть до млекопитающих и человека. Кольчатые черви — группа примитивных целомических животных, близких к предковым Coelomata. Черты их организации прослеживаются у всех других типов целомических животных вплоть до хордовых.

Рассмотрим основные особенности организации типа кольчатых червей как первых целомических животных.

1. Метамерность внешнего и внутреннего строения. Метамерия — это повторение одинаковых частей или колец вдоль главной оси тела (от латинских слов *meta* — повторение, *meta* — часть). Тело червеобразное, разделенное на членики, или сегменты. В каждом сегменте повторяются многие системы органов. Тело кольчатых червей состоит из головной лопасти, сегментированного туловища и анальной лопасти.

2. Имеется кожно-мускульный мешок, состоящий из кожного эпителия, кольцевых и продольных мышц, которые изнутри подстилаются целомическим эпителием.

3. Вторичная полость тела (целом) заполнена целомической жидкостью, которая выполняет роль внутренней среды организма. В целоме поддерживается относительно постоянный биохимический режим и осуществляются многие функции организма (транспортная, выделительная, половая, опорно-двигательная).

4. Кишечник состоит из трех функционально различных отделов: передней, средней и задней кишки. У некоторых видов имеются слюнные железы. Передний и задний отделы — эктодермальные, а средний отдел пищеварительной системы — энтодермального происхождения.

5. У большинства кольчецов замкнутая кровеносная система. Это означает, что кровь течет только по сосудам и имеется сеть капилляров между артериями и венами.

6. Основными органами выделения являются метанефридии эктодермального происхождения. Каждая пара метанефридиев начинается в одном сегменте воронками, открытыми в целом, от которых выделительные каналы продолжают в следующем сегменте и открываются там наружу парными отверстиями. Метанефридии — не только органы выделения, но и регуляции водного баланса в организме. В каналах метанефридиев происходит сгущение продуктов выделения (аммиак превращается в мочевую кислоту), а вода всасывается обратно в целомическую жидкость. Тем самым экономится влага в организме и поддерживается определенный водно-солевой режим в целоме. Экономия влаги особенно необходима у наземных и почвенных кольчецов.

7. Нервная система состоит из парных спинных мозговых ганглиев и брюшной нервной цепочки с метамерно повторяющимися парными ганглиями в каждом сегменте. Появление головного мозга, расположенного

дорсально над глоткой, существенно отличает кольчатых червей от плоских. Парные спинные доли мозга кольцецов разделены на передний, средний и задний ганглии. Эта особенность строения мозга отличает кольцецов от круглых червей.

8. Кольчатые черви обычно раздельнополы, но нередко наблюдается одновременное развитие мужских и женских половых желез (гермафродитизм).

9. Развитие часто протекает с метаморфозом. Типичная личинка у морских кольцецов — трохофора.

Таким образом, в организации кольчатых червей прослеживаются прогрессивные черты организации целомических животных: наличие целома, метамерность строения, появление кровеносной системы, выделительная система типа метанефридиев, более высокоорганизованная нервная система и органы чувств. Этим кольцецы отличаются от низших червей плоских и круглых.

Однако ряд черт в организации кольцецов свидетельствует об их родстве с низшими червями. Так, у личинки кольцецов — трохофоры имеются первичная полость тела, протонефридии, ортогональная нервная система и на ранних стадиях — слепой кишечник. Эти особенности иногда встречаются и у взрослых кольцецов из примитивных групп.

Тип кольчатых червей подразделяется на классы: класс Первичные кольцецы (*Archannelida*), класс Многощетинковые (*Polychaeta*), класс Малощетинковые (*Oligochaeta*), класс Пиявки (*Hirudinea*), класс Эхиуриды (*Echiurida*) и класс Сипункулиды (*Sipunculida*).

Класс Первичные кольцецы (*Archannelida*)

Это мелкие морские черви, размеры которых не превышают 2—3 мм. У них наблюдается первичная кольчатость в строении ресничного покрова. Это в основном олигомерные кольцецы, тело которых состоит из небольшого числа сегментов. К наиболее примитивным архианнелидам относятся виды рода динофилус (*Dinophilus*, рис. 170). Тело динофилуса подразделено на головной отдел, состоящий из двух сегментов, туловище из пяти сегментов и анальную лопасть. Сегменты с поясками ресничек, при помощи которых динофилусы скользят по поверхности дна. Нервная система состоит из спинного головного ганглия и двух брюшных нервных стволов с пятью парами ганглиев, связанных комиссурами. Кишечник из трех отделов. Имеются четыре пары протонефридиев. Преобладает первичная полость тела. Кровеносная система отсутствует. В период полового размножения развивается несегментированный целом (спинной и брюшной), в котором развиваются гонады. После размножения целом ре-

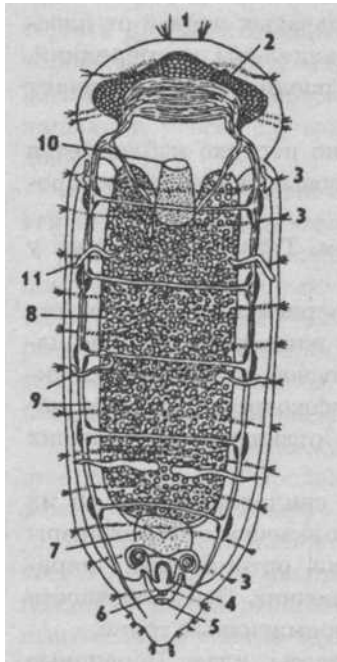


Рис. 170. Динофилус *Dinophilus* — представитель первичных кольчатых (по Беклемишеву): 1 — теменная пластинка, 2 — ганглий, 3 — венчики ресничек, 4 — совокупительный орган, 5 — анус, 6 — половое отверстие, 7 — задняя кишка, 8 — кишечник, 9 — полость тела, 10 — рот, 11 — нефридии

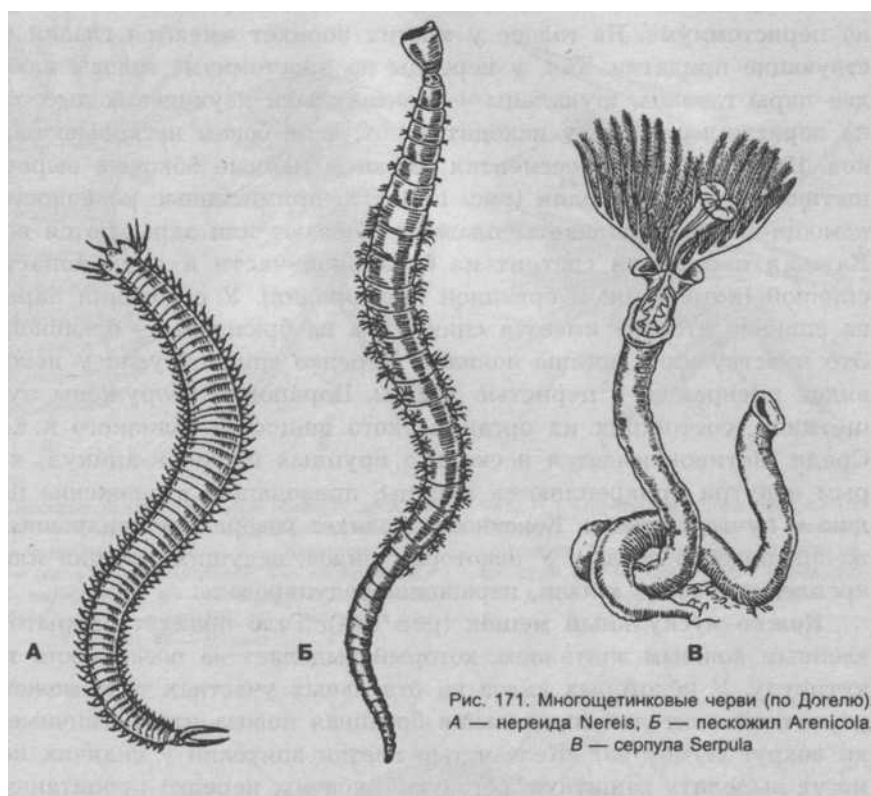
дуцируется. Динофилусы развиваются без метаморфоза. Некоторые виды похожи на трохофору или метатрохофору.

Высшие представители архианнелид — полимерные, например полигордиусы (*Polygordius*). Они обладают уже метамерным целомом и метанефридиями, а развитие протекает с метаморфозом и образуется личинка — трохофора. У них уже появляются органы движения параподии — парные выросты сегментов тела со щетинками.

Класс Многощетинковые (*Polychaeta*)

Многощетинковые — центральный класс кольчатых червей, отличающийся наибольшим числом видов (около 8 тыс.) и экологическим многообразием. Это преимущественно морские свободноживущие животные. Лишь единичные виды встречаются в пресных водах или ведут паразитический образ жизни. Морские многощетинковые черви преимущественно живут на дне, реже в толще воды и очень разнообразны по форме тела и поведению. Одни из них активно плавают и зарываются в ил, как нереиды (*Nereis*, рис. 171, А).

У них змеевидное тело с хорошо обособленной головой и многочисленными лопастевидными конечностями (параподиями), снабженными пучками жестких опорных щетинок. При зарывании в мягкий ил они делают резкие боковые изгибы тела и как бы погружаются в субстрат. Прокладывают ходы с помощью выдвигающейся глотки, опираясь при этом на жесткие щетинки параподии. Другие, как пескожил (*Arenicola*, рис. 171, Б), более глубоко зарываются в песок и имеют форму тела, напоминающую дождевого червя. При рытье у пескожила главное значение имеют сильно развитая мускулатура тела и гидравлический способ движения путем проталкивания полостной жидкости из одного конца тела в другой. Своеобразны сидячие полихеты — серпулиды (*Serpula*, рис. 171, В), живущие в извитых, или спиральных, известковых трубках. Из трубки они высовывают головной конец с веерообразными жабрами. По дну свободно ползают черви-афродиты (*Aphrodita*), похожие на ежей,



со всеми цветами радуги щетинками. Плавают и быстро ползают змеевидные филодоки (Phyllodoce). В толще воды висят на своих длинных усах томоптерисы (Tomopteris).

Класс многощетинковых отличается от других кольцецов хорошо обособленным головным отделом с чувствующими придатками и наличием конечностей — параподий с многочисленными щетинками. Преимущественно раздельнополые. Развитие с метаморфозом.

Общая морфофункциональная характеристика

Внешнее строение. Тело многощетинковых червей состоит из головного отдела, сегментированного туловища и анальной лопасти. Голова образована головной лопастью (простомиум) и ротовым сегментом (перистомиум), который бывает нередко сложным в результате слияния

с 2—3 туловищными сегментами (рис. 172). Рот расположен вентрально на перистомииуме. На голове у многих полихет имеются глазки и чувствующие придатки. Так, у nereиды на простомииуме головы находятся две пары глазков, щупальцы — тентакулы и двухчлениковые пальпы, на перистомииуме снизу находится рот, а по бокам несколько пар усиков. На туловищных сегментах имеются парные боковые выросты со щетинками — параподии (рис. 173). Это примитивные конечности, при помощи которых полихеты плавают, ползают или зарываются в грунт. Каждая параподия состоит из базальной части и двух лопастей — спинной (нотоподия) и брюшной (невроподия). У основания параподии на спинной стороне имеется спинной, а на брюшной — брюшной усик. Это чувствующие органы полихет. Нередко спинной усик у некоторых видов превращен в перистые жабры. Параподии вооружены пучками щетинок, состоящих из органического вещества, близкого к хитину. Среди щетинок имеется несколько крупных щетинок-ацикул, к которым изнутри прикрепляются мышцы, приводящие в движение параподию и пучок щетинок. Конечности полихет совершают синхронные движения подобно веслам. У некоторых видов, ведущих роющий или прикрепленный образ жизни, параподии редуцированы.

Кожно-мускульный мешок (рис. 174). Тело полихет покрыто однослойным кожным эпителием, который выделяет на поверхность тонкую кутикулу. У некоторых видов на отдельных участках тела может быть ресничный эпителий (продольная брюшная полоса или ресничные пояски вокруг сегментов). Железистые клетки эпителия у сидячих полихет могут выделять защитную роговую трубочку, нередко пропитанную известью.

Под кожей залегает кольцевая и продольная мускулатура. Продольные мышцы образуют четыре продольные ленты: две на спинной стороне тела и две на брюшной. Продольных лент может быть больше. По бокам имеются пучки веерообразных мышц, приводящие в движение лопасти параподий. Строение кожно-мускульного мешка сильно варьирует в зависимости от образа жизни. Обитатели поверхности фунта имеют наиболее сложную структуру кожно-мускульного мешка, близкую к описанной выше. Эта группа червей ползает по поверхности субстрата при помощи змеевидного изгибания тела и движений параподий. Обитатели известковых или хитиновых трубок ограниченно подвижны, так как никогда не покидают своих убежищ. У этих полихет сильные продольные ленты мышц обеспечивают резкое молниеносное сокращение тела и уход в глубину трубки, что позволяет им спастись от нападения хищников, главным образом рыб. У пелагических полихет мускулатура развита слабо, так как они пассивно переносятся океанскими течениями.

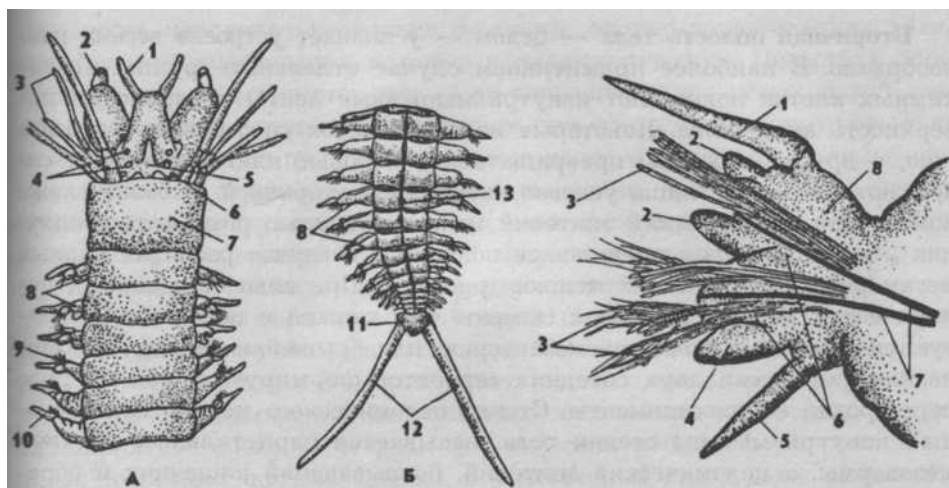


Рис. 172. Внешнее строение нереиды *Nereis pelagica* (по Иванову): А — передний конец тела, 5 — задний конец тела; 1 — антенны, 2 — пальпы, 3 — перистомальные усики, 4 — глаза, 5 — простомий, 6 — обонятельная ямка, 7 — перистомий, 8 — параподии, 9 — щетинки, 10 — спинной усик, 11 — пигидий, 12 — хвостовые придатки, 13 — сегмент

Рис. 173. Параподия *Nereis pelagica* (по Иванову): 1 — спинной усик, 2 — лопасти нотоподия, 3 — щетинки, 4 — лопасти неввроподия, 5 — брюшной усик, 6 — неввроподий, 7 — ацикула, 8 — нотоподий

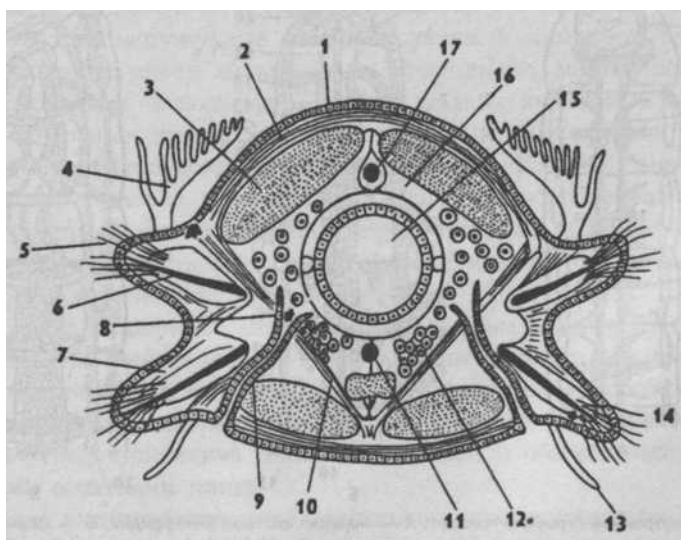


Рис. 174. Поперечный срез многощетинкового червя (по Натали): 1 — эпителий, 2 — кольцевые мышцы, 3 — продольные мышцы, 4 — спинной усик (жабра), 5 — нотоподий, 6 — опорная щетинка (ацикула), 7 — неввроподий, 8 — воронка нефридия, 9 — канал нефридия, 10 — косая мышца, 11 — брюшной сосуд, 12 — яичник, 13 — брюшной усик, 14 — щетинки, 15 — кишка, 16 — целом, 17 — спинной кровеносный сосуд

нообразно. В наиболее примитивном случае отдельные группы мезенхимных клеток покрывают изнутри мышечные ленты и наружную поверхность кишечника. Некоторые из этих клеток способны к сокращению, а другие способны превращаться в половые клетки, которые созревают в полости, лишь условно называемой вторичной. В более сложном случае целомический эпителий может полностью покрывать кишечник и мышцы. Целом представлен полностью в случае развития парных метамерных целомических мешков (рис. 175). При смыкании парных целомических мешков в каждом сегменте над кишкой и под кишкой образуются спинной и брюшной мезентерии, или брыжейки. Между целомическими мешками двух соседних сегментов формируются поперечные перегородки — диссепименты. Стенка целомического мешка, выстилающая изнутри мышцы стенки тела, называется париетальным листком мезодермы, а целомический эпителий, покрывающий кишечник и образующий мезентерий, называется висцеральным листком мезодермы. В целомических перегородках залегают кровеносные сосуды.

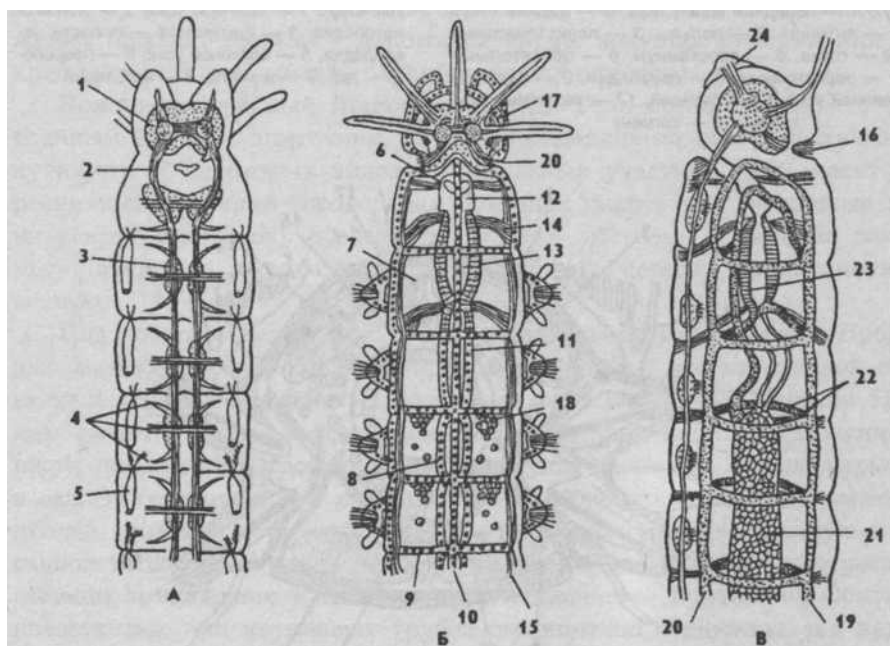


Рис. 175. Внутреннее строение полихет: *А* — нервная система и нефридии, *Б* — кишечник и целом, *В* — кишечник, нервная и кровеносная системы, вид сбоку (по Мейеру); 1 — головной мозг, 2 — окологлоточный коннектив, 3 — ганглии брюшной нервной цепочки, 4 — нервы. 5 — нефридий, 6 — рот, 7 — целом, 8 — кишка, 9 — диссепимент, 10 — мезентерий, 11 — пищевод, 12 — ротовая полость, 13 — глотка. 14 — мускулы глотки, 15 — мускулатура стенки тела, 16 — обонятельный орган. 17 — глаз, 18 — яичник, 19, 20 — кровеносные сосуды, 21 — сеть сосудов на кишечнике, 22 — кольцевой сосуд, 23 — мускулатура глотки, 24 — пальп

Целом выполняет несколько функций: опорно-двигательную, транспортную, выделительную, половую и гомеостатическую. Полостная жидкость поддерживает тургор тела. При сокращении кольцевых мышц давление полостной жидкости усиливается, что обеспечивает упругость тела червя, необходимую при прокладывании ходов в грунте. Некоторым червям свойствен гидравлический способ движения, при котором полостная жидкость при сокращении мышц под давлением перегоняется в передний конец тела, обеспечивая энергичное движение вперед. По целому происходит транспорт питательных веществ от кишечника и продуктов диссимиляции от различных органов и тканей. Органы выделения метанефридии воронками открываются в целом и обеспечивают удаление продуктов обмена, избытка воды. В целоме действуют механизмы поддержания постоянства биохимического состава жидкости и водного баланса. В этой благоприятной среде на стенках целомических мешков формируются гонады, созревают половые клетки, а у некоторых видов даже развивается молодь. Производные целома — целомодукты служат для выведения половых продуктов из полости тела.

Пищеварительная система состоит из трех отделов (рис 175). Весь передний отдел состоит из производных эктодермы. Передний отдел начинается ротовым отверстием, расположенным на перистомииуме с брюшной стороны. Ротовая полость переходит в мускулистую глотку, которая служит для захвата пищевых объектов. У многих видов полихет глотка может выворачиваться наружу, как палец перчатки. У хищников глотка состоит из нескольких слоев кольцевых и продольных мышц, вооружена сильными хитиновыми челюстями и рядами мелких хитиновых пластинок или шипов, способных крепко держать, ранить и размельчать схваченную добычу. У растительноядных и детритоядных форм, а также у сес-tonоядных полихет глотка мягкая, подвижная, приспособленная к глотанию жидкой пищи. Вслед за глоткой следует пищевод, в который открываются протоки слюнных желез, также эктодермального происхождения. У некоторых видов развит маленький желудок.

Средний отдел кишечника является производным энтодермы и служит для окончательного переваривания и всасывания питательных веществ. У хищников средний отдел кишечника относительно более короткий, иногда снабжен парными слепыми боковыми карманами, а у растительноядных средний отдел кишечника длинный, извитой и обычно наполнен непереваренными остатками пищи.

Задний отдел кишечника эктодермального происхождения и может выполнять функцию регуляции водного баланса в организме, так как там вода частично всасывается обратно в полость целома. В задней кишке формируются фекальные массы. Анальное отверстие открывается обычно на дорсальной стороне анальной лопасти.

Органы дыхания. Полихеты в основном обладают кожным дыханием. Но у ряда видов имеются спинные кожные жабры, образующиеся из параподальных усиков или придатков головы. Дышат они кислородом, растворенным в воде. Газообмен происходит в густой сети капилляров кожи или жаберных придатков.

Кровеносная система замкнутая и состоит из спинного и брюшного стволов, соединенных кольцевыми сосудами, а также из периферических сосудов (рис. 175). Движение крови осуществляется следующим образом. По спинному, наиболее крупному и пульсирующему сосуду кровь течет к головному концу тела, а по брюшному — в обратном направлении. По кольцевым сосудам в передней части тела кровь перегоняется из спинного сосуда в брюшную, а в задней части тела — наоборот. От кольцевых сосудов отходят артерии к параподиям, жабрам и другим органам, где образуется капиллярная сеть, из которой кровь собирается в венозные сосуды, впадающие в брюшное русло крови. У полихет кровь часто красного цвета за счет присутствия дыхательного пигмента гемоглобина, растворенного в крови. Продольные сосуды подвешены на брыжейке (мезентерии), кольцевые сосуды проходят внутри диссепиментов. У некоторых примитивных полихет (*Phyllodoce*) кровеносная система отсутствует, а гемоглобин растворен в нервных клетках.

Выделительная система полихет представлена чаще всего метанефридиями. Этот тип нефридиев появляется впервые в типе кольчатых червей. В каждом сегменте имеется пара метанефридиев (рис. 176). Каждый метанефридий состоит из воронки, выстланной внутри ресничками и открытой в целом. Движением ресничек в нефридий загоняются твер-

дые и жидкие продукты обмена. От воронки нефридия отходит канал, который пронизывает перегородку между сегментами и в другом сегменте открывается наружу выделительным отверстием. В извитых каналах аммиак превращается в высокомолекулярные соединения, а вода всасывается в целом. У разных видов полихет выделительные органы могут быть разного происхождения. Так, у некоторых полихет имеются протонефридии эктодермального происхождения, сходные по

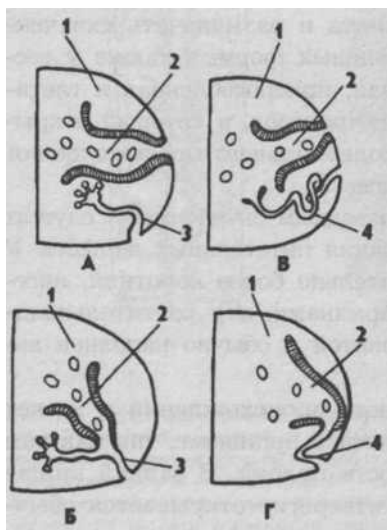


Рис. 176. Выделительная система полихет и ее связь с целомодуктами (по Бриану): А — протонефридии и половая воронка (у гипотетического предка), Б — нефро-миксий с протонефридием, В — метанефридий и половая воронка, Г — нефро-миксий; 1 — целом, 2 — половая воронка (целомодукт), 3 — протонефридии, 4 — метанефридий

строению с таковыми у плоских и круглых червей. Для большинства видов характерны метанефридии эктодермального происхождения. У отдельных представителей образуются сложные органы — нефромиксии — результат слияния протонефридиев или метанефридиев с половыми воронками — целомодуктами мезодермального происхождения. Дополнительно выделительную функцию могут выполнять хлорагогенные клетки целомического эпителия. Это своеобразные почки накопления, в которых откладываются зерна экскретов: гуанин, соли мочевой кислоты. В дальнейшем хлорагогенные клетки отмирают и удаляются из целома через нефридии, а им на смену формируются новые.

Нервная система. Парные надглоточные ганглии образуют мозг, в котором различают три отдела: прото-, мезо- и дейтоцеребрум (рис. 177). Мозг иннервирует органы чувств на голове. От мозга отходят окологлоточные нервные тяжи — коннективы к брюшной нервной цепочке, которая состоит из парных ганглиев, повторяющихся посегментно. В каждом сегменте имеется одна пара ганглиев. Продольные нервные тяжи, соединяющие парные ганглии двух соседних сегментов, называются коннективами. Поперечные тяжи, соединяющие ганглии одного сегмента, называются комиссурами. При слиянии парных ганглиев образуется нервная цепочка (рис. 177). У некоторых видов нервная система усложняется за счет слияния ганглиев нескольких сегментов.

Органы чувств наиболее развиты у подвижных полихет. На голове у них имеются глаза (2—4) неинвертированного типа, бокаловидные или в виде сложного глазного пузыря с хрусталиком. Многие сидячие полихеты, живущие в трубках, имеют многочисленные глаза на перистых жабрах головного отдела. Кроме того, у них развиты органы обоняния, осязания в виде особых чувствующих клеток, расположенных на придатках головы и пароподиях. У некоторых видов имеются органы равновесия — статоцисты.

Половая система. Большинство многощетинковых червей раздельнополы. Гонады у них развиваются во всех сегментах тела или лишь в некоторых из них. Половые железы мезодермального происхождения и формируются на стенке целома. Половые клетки из гонад попадают в целом, где происходит их окончательное созревание. У некоторых полихет нет половых протоков и половые клетки через разрывы стенки тела выходят в воду, где происходит оплодотворение. При этом родительское поколение погибает. У ряда видов имеются половые воронки с короткими каналами — целомодуктами (мезодермального происхождения), через которые половые продукты выводятся наружу — в воду. В некоторых случаях половые клетки выводятся из целома через нефромиксии, которые выполняют одновременно функцию половых и выделительных протоков (рис. 176).

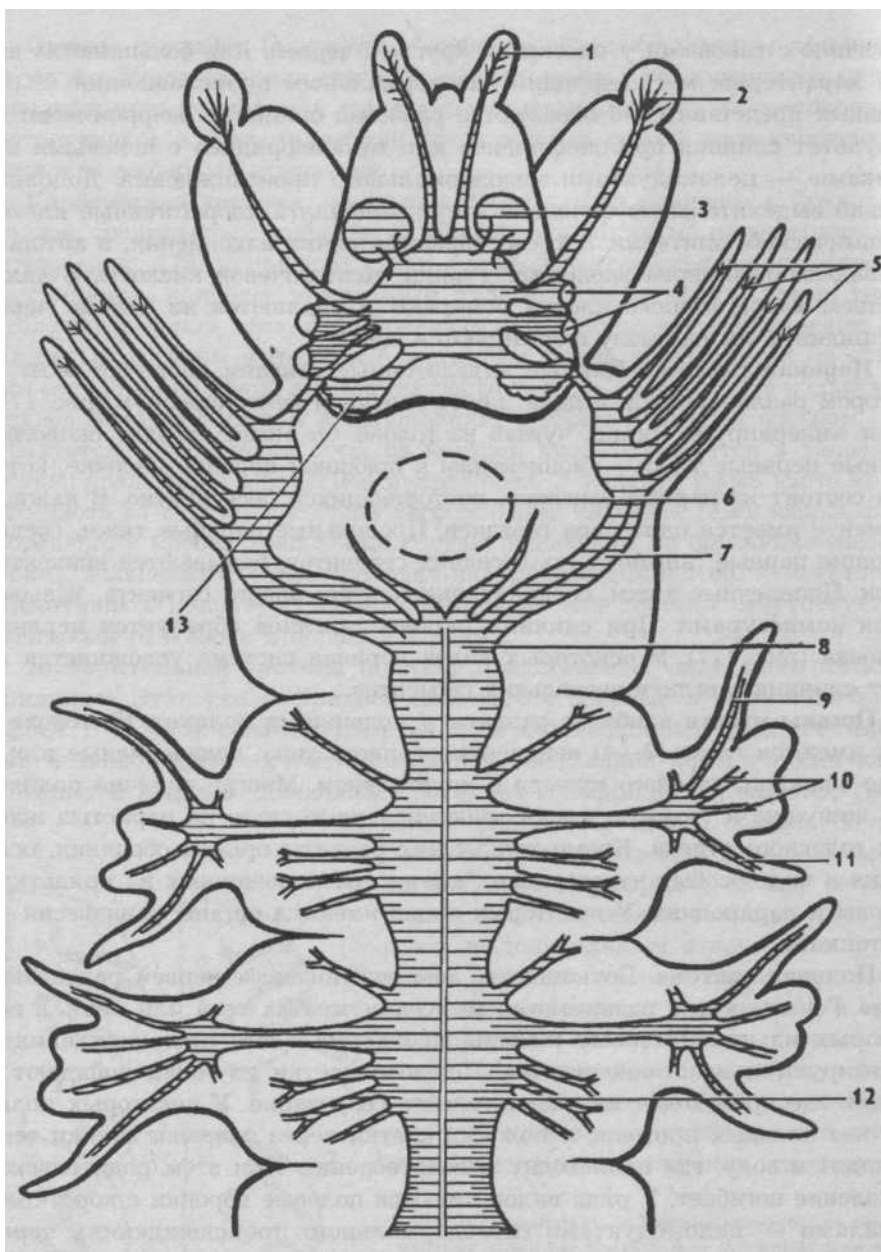


Рис. 177. Нервная система полихет: 1 — нервы антенн, 2 — нервы палпы, 3 — грибовидное тело, 4 — глаза с хрусталиком, 5 — нервы перистомальных усиков. 6 — рот. 7 — окологлоточное кольцо, 8 — брюшной ганглий перистомиума, 9—11 — нервы параподий, 12 — ганглии брюшной нервной цепочки, 13 — нервные окончания нуклиальных органов

Размножение полихет может быть половым и бесполом. В некоторых случаях наблюдается чередование этих двух типов размножения (метагенез). Бесполое размножение происходит обычно путем поперечного деления тела червя на части (стробилиция) или почкованием (рис. 178). Этот процесс сопровождается регенерацией недостающих частей тела. Половое размножение нередко связано с явлением эпитокии. Эпитокия — это резкая морфофизиологическая перестройка организма червя с изменением формы тела в период созревания половых продуктов: сегменты становятся широкими, ярко окрашенными, с плавательными параподиями (рис. 179). У червей, развивающихся без эпитокии, самцы и самки не изменяют своей формы и размножаются в донных условиях. У видов с эпитокией может быть несколько вариантов жизненного цикла. Один из них наблюдается у nereид, другой — у палоло. Так, у *Nereis virens* самцы и самки становятся эпитокными и всплывают на поверхность моря для размножения, после чего они погибают или становятся жертвой птиц и рыб. Из оплодотворенных в воде яиц развиваются личинки, оседающие на дно, из которых формируются взрослые особи. Во втором случае, как у червя палоло (*Eunice viridis*) из Тихого океана, половому размножению предшествует бесполое, при котором передний конец тела остается на дне, образуя атокную особь, а задний конец тела преобразуется в эпитокную хвостовую часть, заполненную половыми продуктами. Задние части червей отрываются и всплывают на поверхность океана. Здесь происходит выброс половых продуктов в воду и оплодотворение. Эпитокные особи всей популяции всплывают для размножения одновременно, как бы по сигналу. Это результат синхронного биоритма полового созревания и биохимической коммуникации половозрелых особей популяции. Массовое появление размножающихся полихет в поверхностных слоях воды обычно связано с фазами Луны. Так, тихоокеанский палоло поднимается к поверхности в октябре или ноябре в день новолуния. Местное население тихоокеанских островов знает эти сроки размножения палоло, и рыбаки в массе вылавливают палоло, начиненных «икрой», и используют их в пищу. В это же время червями лакомятся рыбы, чайки, морские утки.

Развитие. Оплодотворенное яйцо претерпевает неравномерное, спиральное дробление (рис. 180). Это означает, что в результате дробления образуются квартеты крупных и мелких бластомеров: микромеров и макромеров. При этом оси веретен дробления клеток располагаются по спирали. Наклон веретен при каждом делении меняется на противоположный. Благодаря этому фигура дробления имеет строго симметричную форму. Дробление яйца у полихет детерминированное. Уже на стадии четырех бластомеров выражена детерминация. Квартеты микромеров дают производные эктодермы, а квартеты макромеров — производные

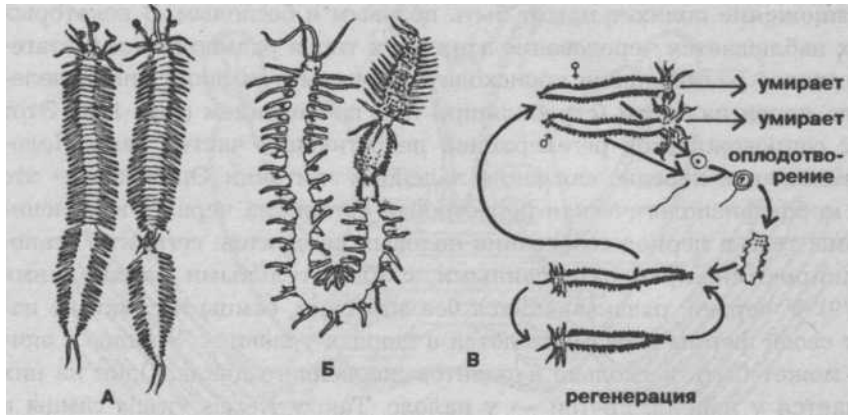


Рис. 178. Развитие полихет (сем. Syllidae) с метагенезом (по Барису): А — почкование, б — множественное почкование, В — чередование полового размножения с бесполом

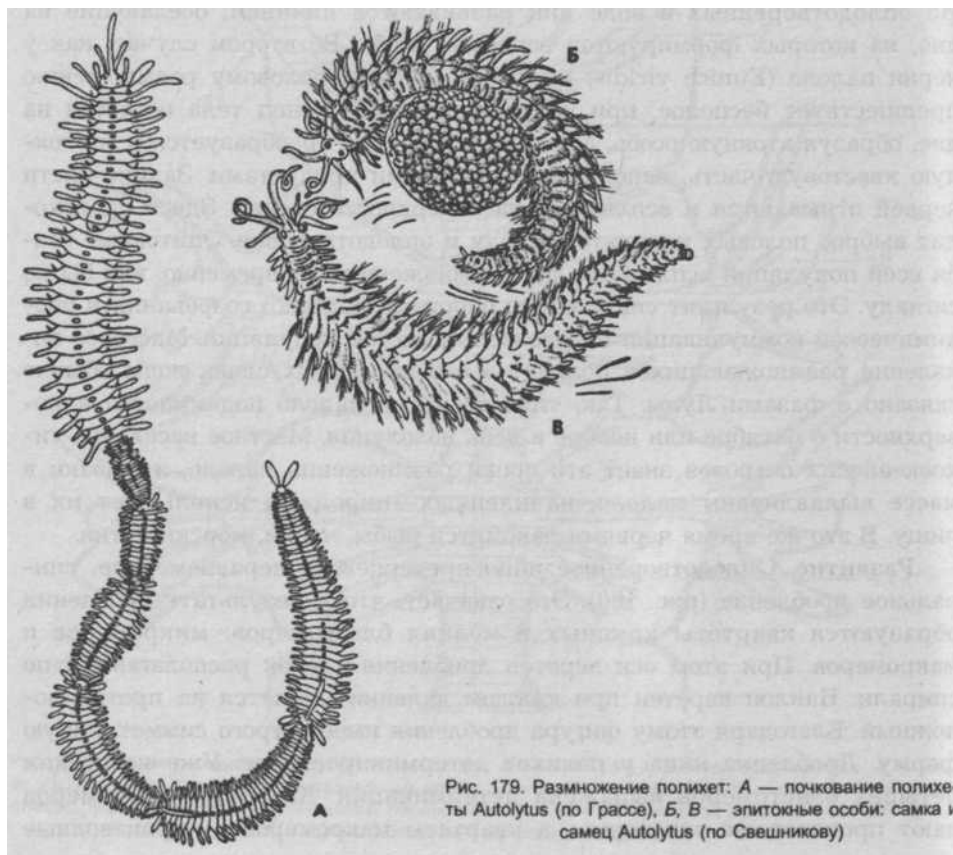


Рис. 179. Размножение полихет: А — почкование полихеты Autolytus (по Грассе), Б, В — эпитокные особи: самка и самец Autolytus (по Свешникову)

эктодермы и мезодермы. Первая подвижная стадия — бластула — однослойная личинка с ресничками. Макромеры бластулы на вегетативном полюсе погружаются внутрь зародыша и образуется гастрולה. На вегетативном полюсе формируется первичный рот животного — бластопор, а на анимальном полюсе образуется скопление нервных клеток и ресничный хохолок — теменной султан ресничек. Далее развивается личинка — трохофора с экваториальным ресничным поясом — трохом. Трохофора имеет шаровидную форму, радиально-симметричную нервную систему, протонефридии и первичную полость тела (рис. 180). Бластопор у трохофоры смещается с вегетативного полюса ближе к анимальному по брюшной стороне, что ведет к формированию билатеральной симметрии. Анальное отверстие прорывается позднее на вегетативном полюсе, и кишечник становится сквозным.

Ранее существовала точка зрения, что у всех полихет рот и анус образуются из бластопора. Но, как было показано исследованиями специалиста по полихетам В. А. Свешникова, такая ситуация представляет лишь частный случай развития полихет, а в большинстве случаев из бластопора образуется лишь рот, а анус формируется самостоятельно на более поздних фазах развития. В области заднего конца личинки в непосредственной близости от анального отверстия с правой и левой стороны от кишечника появляется пара клеток — телобласты, находящиеся в зоне роста. Это зачаток мезодермы. Трохофора состоит из трех отделов: головной лопасти, анальной лопасти и зоны роста. В этой области оформляется зона будущего роста личинки. План строения трохофоры на этой стадии напоминает организацию низших червей. Трохофора последовательно превращается в метатрохофору и нектохету. У метатрохофоры в зоне роста образуются личиночные сегменты. Личиночная, или ларвальная, сегментация захватывает только эктодермальные производные: ресничные кольца, протонефридии, зачатки щетинковых мешков будущих параподий. Нектохета отличается тем, что у нее формируются головной мозг, брюшная нервная цепочка. Щетинки из щетинковых мешков выставлены наружу, оформляется параподиальный комплекс. Однако число сегментов остается таким же, как у метатрохофоры. Их может быть у разных видов полихет разное число: 3, 7, 13. После некоторой временной паузы начинают формироваться постларвальные сегменты и образуется ювенильная стадия червя. В отличие от ларвальной сегментации постларвальные сегменты у ювенильных форм захватывают производные не только эктодермы, но и мезодермы. При этом в зоне роста телобласты последовательно отделяют зачатки парных целомических мешков, в каждом из которых формируется воронка метанефридия. Вторичная полость тела постепенно вымещает первичную. На границах соприкосновения целомических мешков формируются диссепименты и ме-

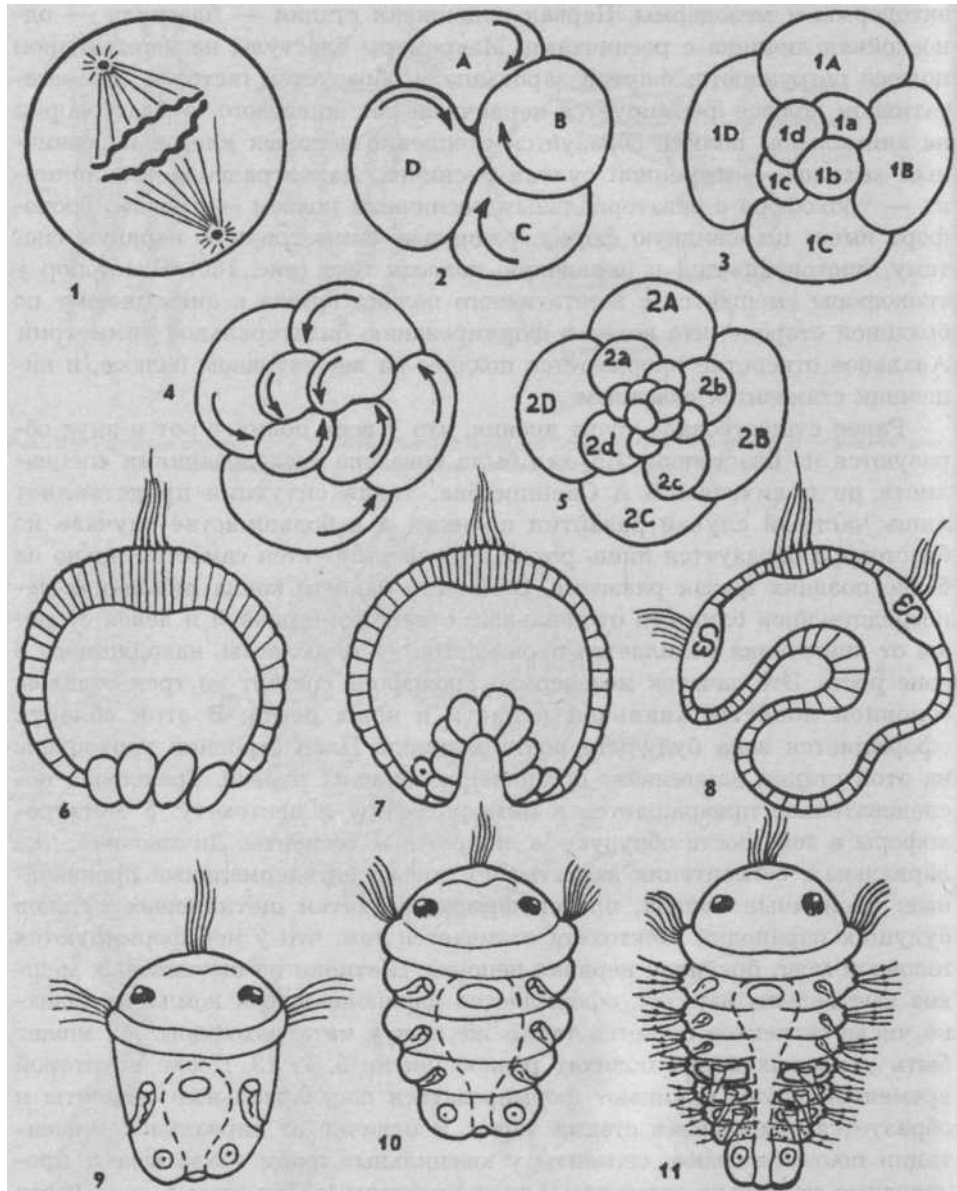


Рис. 180. Развитие полихет: 1 — первое деление, 2 — переход от четырех- к восьмиклеточной стадии, 3 — стадия восьми бластомеров, 4 — переход к стадии 16 клеток, 5 — стадия 16 бластомеров, 6 — стадия бластулы, 7 — стадия гаструлы с полярно расположенным бластопором, 8 — ранняя трохофора (бластопор смещается с полярного положения и возникает билатеральная симметрия), 9 — трохофора, 10 — метатрохофора с тремя ларвальными сегментами, 11 — нектохета. (Латинскими буквами обозначены бластомеры.)

зентерий. За счет оставшейся первичной полости тела в просвете мезентерия формируются продольные сосуды кровеносной системы, а в просветах септ — кольцевые. За счет мезодермы формируются мускулатура кожно-мускульного мешка и кишечника, выстилка целома, гонады и целомодукты. Из эктодермы формируются нервная система, каналы метанефридиев, передняя и задняя кишка. За счет энтодермы развивается средняя кишка. После завершения метаморфоза развивается взрослое животное с определенным числом сегментов для каждого вида. Тело взрослого червя состоит из головной лопасти, или простомииума, развившегося из головной лопасти трохофоры, нескольких ларвальных сегментов с первичной полостью и множества постларвальных сегментов с целомом и из анальной лопасти без целома.

Таким образом, важнейшими чертами развития полихет являются спиральное, детерминированное дробление, телобластическая закладка мезодермы, метаморфоз с образованием личинок-трохофоры, метатрохофоры, нектохеты и ювенильной формы. Явление двойственного происхождения метамерии у кольчатых червей с образованием ларвальных и постларвальных сегментов было открыто крупным советским эмбриологом П. П. Ивановым. Это открытие пролило свет на происхождение кольчатых червей от олигомерных предковых форм.

Последовательная смена фаз индивидуального развития полихет от олигомерной к полимерной отражает филогенетическую закономерность. Сравнительно-морфологические данные свидетельствуют о том, что предки полихет имели небольшое число сегментов, т. е. были олигомерными. Среди современных полихет наиболее близки к предковым формам некоторые первичные кольцецы класса *Archiannelida*, у которых число сегментов обычно не превышает семи. Проявления примитивных черт организации на стадиях трохофоры и метатрохофоры (первичная полость, протонефридии, ортогон) указывают на родство целомических животных с группой низших червей.

Биологическое значение развития многощетинковых червей с метаморфозом заключается в том, что плавающие личинки (трохофоры, метатрохофоры) обеспечивают расселение видов, которые во взрослом состоянии ведут преимущественно донный образ жизни. У некоторых многощетинковых червей наблюдается забота о потомстве и их личинки малоподвижны и утрачивают функцию расселения. В ряде случаев наблюдается живорождение.

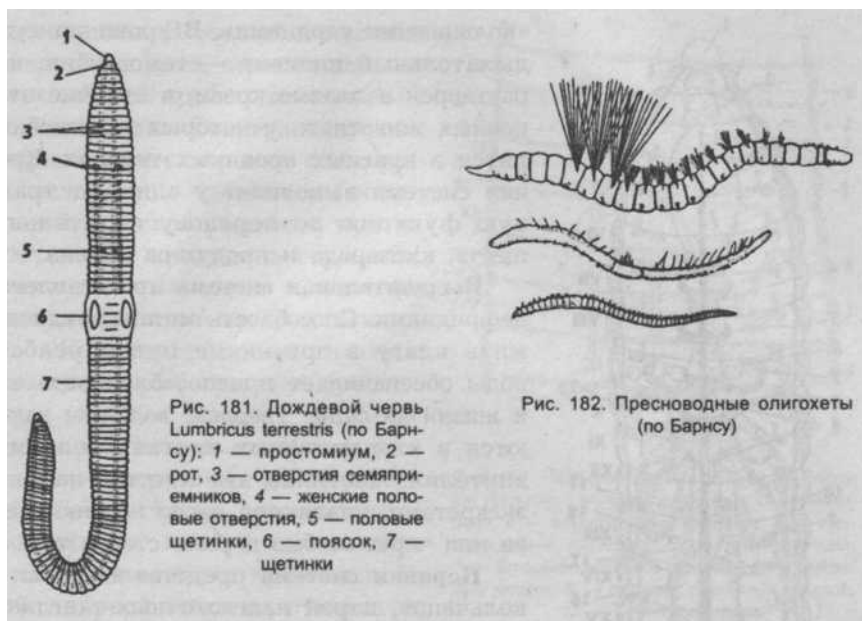
Значение многощетинковых червей. Биологическое и практическое значение многощетинковых червей в океане очень велико. Биологическое значение полихет заключается в том, что они представляют важное звено в трофических цепях, а также имеют значение как организмы, принимающие участие в очистке морской воды и переработке органического

вещества. Полихеты имеют кормовое значение. Для усиления кормовой базы рыб в нашей стране впервые в мире проведена акклиматизация нерейд (*Nereis diversicolor*) в Каспийском море, которых завезли из Азовского. Этот удачный эксперимент был проведен под руководством академика Л.А.Зенкевича в 1939—1940 гг. Некоторых полихет используют в пищу люди, например тихоокеанских червей палоло (*Eunice viridis*).

Класс Малощетинковые (Oligochaeta)

Малощетинковые черви — обитатели пресных вод и почвы, единично встречающихся в морях. Известно более 5000 видов. Отличительными особенностями внешнего строения малощетинковых червей являются гомотомная сегментация тела, отсутствие параподий, наличие железистого пояса в передней трети тела у половозрелых особей. Головной отдел у них не выражен. Головная лопасть, как правило, лишена глаз и придатков. На анальной лопасти (пигидиуме) также нет никаких придатков. По бокам тела расположены щетинки, обычно по четыре пары пучков на каждом сегменте. Это рудименты параподий. Такое упрощение внешнего строения связано с адаптациями к роющему образу жизни. У малощетинковых червей наблюдается конвергентное сходство с роющими полихетами. Это подтверждает причину их морфоэкологического сходства в связи с развитием сходного, роющего образа жизни. Наиболее знакомыми нам олигохетами являются обитающие в почве дождевые черви (рис. 181). Их тело достигает нескольких сантиметров, самые крупные среди них — до 3 м (в Австралии). В почве обычны и мелкие беловатые кольчатые черви — энхитреиды (5—10 мм). Дождевые черви и энхитреиды питаются растительными остатками в почве и играют важную роль в почвообразовании. В пресных водоемах нередко можно видеть олигохет с длинными щетинками (рис. 182) или живущих в вертикальных трубках и образующих плотные поселения на дне. Они питаются взвешенными органическими остатками и являются полезными фильтраторами, играющими существенную роль в очистке вод.

Общая морфофизиологическая характеристика. Длина тела варьирует от нескольких миллиметров до 3 м. Тело длинное, червеобразное, сегментированное. Число сегментов колеблется от 5—6 до 600. На первом сегменте тела после головной лопасти находится рот. На анальной лопасти располагается анальное отверстие. Двигутся олигохеты сокращая мускулатуру тела. При рытье червь передним концом тела раздвигает почву, опираясь на многочисленные щетинки. Щетинки упираются в стенки прорытого хода, поэтому дождевого червя трудно вытащить из норки.



Кожно-мускульный мешок. Тело покрыто слоем кожного эпителия, часто с большим количеством железистых клеток. Кожа выделяет тонкую кутикулу. Обильное выделение слизи защищает кожу дождевых червей от механических повреждений и высыхания. Под кожей, как и у полихет, у них залегают кольцевые и продольные мышцы, изнутри выстланные целомическим эпителием.

Пищеварительная система. Кишечник проходит по всей длине тела. В переднем отделе кишечника дождевого червя обособлены ротовая полость, мускулистая глотка, относительно узкий пищевод, зоб и желудок (рис. 183). В стенках пищевода имеются три пары известковых желез, секреты которых нейтрализуют гуминовые кислоты в пище дождевых червей. Из желудка пища поступает в среднюю кишку, где происходит всасывание питательных веществ. Непереваренные остатки пищи и минеральные частицы почвы поступают в короткую заднюю кишку и удаляются через анальное отверстие наружу. В средней кишке дорсально расположена внутренняя продольная складка — тифлозоль, свешивающаяся в просвет кишки и увеличивающая всасывательную поверхность кишечника.

Кровеносная система олигохет сходна по строению с таковой у полихет. Имеются спинной и брюшной пульсирующие сосуды, которые связаны кольцевыми сосудами. В отличие от полихет, у малощетинковых червей кольцевые сосуды в области пищевода пульсируют и называются

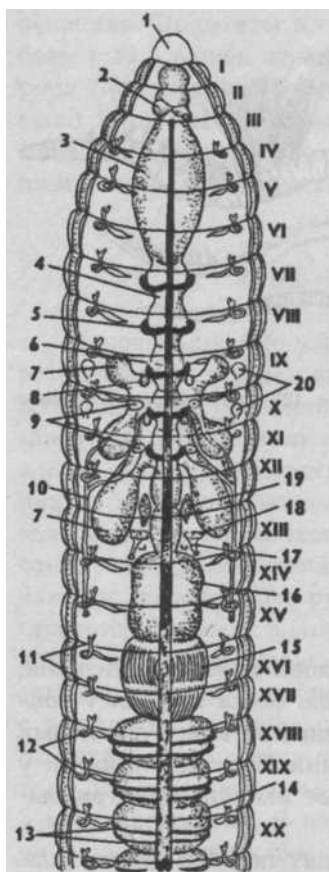


Рис. 183. Внутреннее строение дождевого червя *Lumbricus* (по Вурмбаху): 1 — простомииум, 2 — церебральные ганглии, 3 — глотка, 4 — пищевод, 5 — кольцевое сердце, 6 — спинной кровеносный сосуд, 7 — семенные мешки, 8 — семенной канал, 9 — семенные воронки, 10 — семяпровод, 11 — диссепименты, 12 — метанефридии, 13 — дорсосубневральные сосуды, 14 — средняя кишка, 15 — желудок, 16 — зоб, 17 — яйцевод, 18 — яйцевые воронки, 19 — яичник, 20 — семяприемник. Римскими цифрами обозначены сегменты тела

«кольцевыми сердцами». В крови присутствует дыхательный пигмент — гемоглобин, который растворен в плазме крови, в отличие от позвоночных животных, у которых гемоглобин находится в красных кровяных тельцах. Кровеносная система выполняет у олигохет транспортную функцию по переносу питательных веществ, кислорода и продуктов обмена.

Выделительная система представлена метанефридиями. Способность метанефридиев экономить влагу в организме путем реабсорбции воды обеспечивает приспособленность олигохет к жизни на суше. Твердые экскреты накапливаются в хлорогеновых клетках целомического эпителия. Частично эти клетки, наполненные экскретами, удаляются через воронки нефридиев или через особые поры в стенке тела.

Нервная система представлена, как у всех кольцевых, парой надглоточных ганглиев (мозгом) и брюшной нервной цепочкой.

Органы чувств у малощетинковых червей развиты слабее, чем у большинства многощетинковых, в связи с роющим образом жизни. Глаза, как правило, отсутствуют. В коже олигохет имеются многочисленные чувствующие клетки: светочувствительные, осязательные и др. Дождевые черви чутко реагируют на факторы света, влажности и температуры. Этим объясняются их вертикальные миграции в почве в течение суток и по сезонам.

Половая система олигохет гермафродитная (рис. 184). Гермафродитные особи олигохет однополовые, в отличие от половозрелых особей полихет с половым диморфизмом. Гермафродитизм в животном мире — это приспособление к увеличению плодовитости, так как все 100% особей в популяции могут откладывать яйца. Рассмотрим строение половой системы на примере дождевого червя. Половые железы у олигохет сосредоточены в передних сегментах тела. Семенники (две пары) расположены в 10-м и 11-м сегментах тела и прикрыты тремя парами

семенных мешков. В семенных мешках накапливается сперма, вытекающая из семенников. Здесь происходит созревание сперматозоидов. Спермин поступают в мерцательные воронки семяпроводов.

Семяпроводы сливаются попарно по левой и правой сторонам тела, и образуются два продольных канала, открывающихся парными мужскими половыми отверстиями на 15-м сегменте тела. Женская половая система представлена парой яичников, расположенных на 13-м сегменте, и парой яйцеводов с воронками, открывающихся половыми отверстиями на 14-м сегменте. В 13-м сегменте диссипименты образуют яйцевые мешки, прикрывающие яичники и воронки яйцеводов.

К женской половой системе относятся еще особые кожные впячивания на 9-м и 10-м сегментах — две пары семяприемников с отверстиями на брюшной стороне тела.

Размножение и развитие. У половозрелых дождевых червей развивается железистый поясok на 32—37-м сегментах. В период размножения сначала все особи становятся как бы самцами, так как у них развиты только семенники. Черви соединяются головными концами навстречу, при этом поясok каждого червя располагается на уровне семяприемников другого червя (рис. 185). Поясок выделяет слизистую «муфту», соединяющую двух червей. Таким образом, спаривающиеся черви объединены двумя перевязями из слизистых муфт в области их поясков. Из мужских отверстий обоих червей выделяется сперма, которая по особым бороздкам на брюшной стороне тела поступает в семяприемники другой особи. Обменявшись мужскими половыми продуктами, черви расходятся. Через некоторое время у червей созревают яичники и все особи становятся как бы самками. «Муфта» из области пояска сползает к переднему концу тела благодаря перистальтическим движениям тела червя. На уровне 14-го сегмента в муфту попадают яйцеклетки из женских половых отверстий, а на уровне 9—10-го сегментов выпрыскивается «чужая» семенная жидкость. Так происходит перекрестное оплодотворение. Затем муфточка сползает с головного конца тела и замыкается. Образуется яйцевой кокон с развивающимися яйцами. Кокон дождевых червей по форме напоминает лимончик желто-бурого цвета; размеры его 4—5 мм в диаметре.

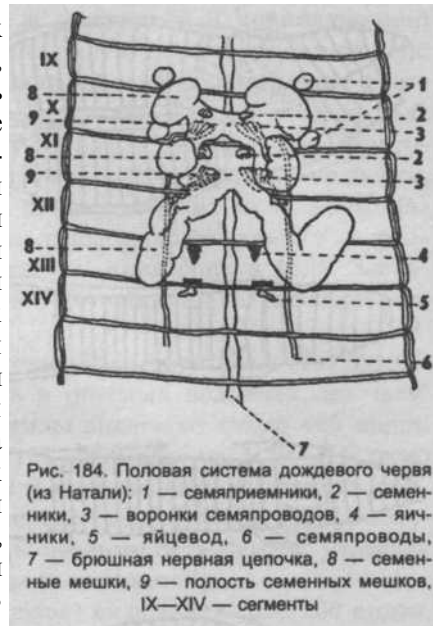
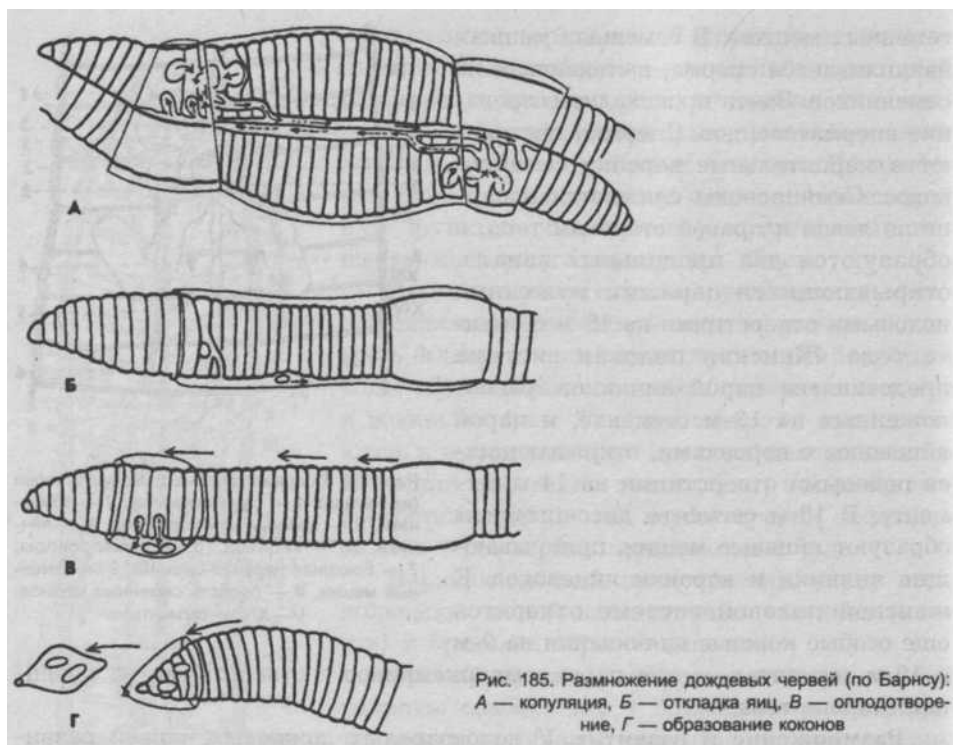


Рис. 184. Половая система дождевого червя (из Натали): 1 — семяприемники, 2 — семенники, 3 — воронки семяпроводов, 4 — яичники, 5 — яйцевод, 6 — семяпроводы, 7 — брюшная нервная цепочка, 8 — семенные мешки, 9 — полость семенных мешков, IX—XIV — сегменты



Развитие у олигохет протекает без метаморфоза, т. е. без личиночных стадий. Из яйцевого кокона вылупляются маленькие червячки, похожие на взрослых. Такое прямое развитие без метаморфоза возникло у олигохет в связи с переходом к жизни на суше или к обитанию в пресных водоемах, которые нередко пересыхают. Эмбриональное развитие зародыша олигохет протекает, как и у большинства полихет, по спиральному типу дробления и с телобластической закладкой мезодермы.

Бесполое размножение известно в некоторых семействах пресноводных олигохет. При этом происходит поперечное деление червя на несколько фрагментов, из которых потом развиваются целые особи, или путем дифференциации червя на цепочку из коротких дочерних особей. В дальнейшем эта цепочка распадается. У дождевых червей крайне редко наблюдается бесполое размножение, зато хорошо выражена способность к регенерации. Перерезанный червь, как правило, не погибает, а каждая его часть восстанавливает недостающие концы. Наиболее легко червь восстанавливает задний конец тела. Головной конец тела восстанавливается редко и с трудом.

Значение малощетинковых червей в природе и в хозяйственной деятельности человека. Пресноводные олигохеты играют существенную роль в питании рыб. Например, трубочники, образующие нередко плотные поселения на дне водоемов, — излюбленный корм для многих рыб. Их используют для кормления аквариумных рыб. Трубочники — грунтоеды, играющие существенную роль в биологической очистке водоемов. Они имеют красную окраску, так как их кровь содержит гемоглобин. Наличие гемоглобина обеспечивает им нормальное дыхание даже в загрязненных водоемах с пониженным содержанием кислорода в воде. Заглатывая грунт, они переваривают органические вещества и способствуют их минерализации.

Мелкие беловатые кольчатые черви семейства энхитреид (*Enchytreidae*) длиной менее 10 мм могут обитать в пресных водоемах, но чаще встречаются в почве. Почвенные энхитреиды включают около 400 видов. Плотность их в почве может достигать 150—200 тыс. на 1 м². Их легко научились разводить в ящиках с почвой и использовать в качестве корма для аквариумных рыб, а также для промысловых видов на рыболовных заводах. Энхитреиды питаются органическими остатками и участвуют в почвообразовании наряду с дождевыми червями.

Семейство дождевых червей (*Lumbricidae*) включает около 200 видов, большинство которых обитает в почве. Реже встречаются древесные и полуводные обитатели. Наиболее распространен вид *Lumbricus terrestris* длиной 20—30 см и до 1 см толщиной. Крупных тропических дождевых червей (до 1—3 м длиной) местное население Южной Америки, Африки, Юго-Восточной Азии используют в пищу в вареном или жареном виде. Дождевыми червями питаются многие животные: кроты, землеройки, лягушки, многие птицы и некоторые хищные жуки. Но особо велико биологическое значение дождевых червей в почвообразовании. На их роль в почве впервые обратил внимание еще Ч. Дарвин в XIX в. Позднее экспериментально изучено их значение в биологическом круговороте. Дождевые черви заглатывают почву, опавшие листья, остатки растений и способствуют ускорению процессов гумусообразования и минерализации почвы. Кроме того, дождевые черви рыхлят почву, перемешивают, затаскивая органические остатки в глубокие слои почвы и вынося на поверхность обедненную органикой почву из глубоких слоев. Почва, пропущенная через кишечник червей, обладает лучшей структурностью. Улучшению плодородия почв способствует вывоз на поля навоза, торфа, которые важны не только как удобрение, но и как пища для червей. Обогащенная органикой почва способствует увеличению численности дождевых червей, ускоряющих почвообразовательный процесс. Проведены эксперименты по акклиматизации дождевых червей в районах Казахстана и Средней Азии для улучшения плодородия почв в районах орошения.

Класс Пиявки (Hirudinea)

Пиявки — это в основном кровососы, питающиеся кровью других животных, реже хищники. Они плотно присасываются к телу жертвы присосками и из ранки сосут кровь. Некоторые из пиявок — хищники, проглатывающие мелкую добычу целиком: личинок насекомых, мелких червей. Всего известно около 400 видов пиявок, обитающих в пресных водах, морях, океанах и на суше. В тропических лесах Южной Америки, Юго-Восточной Азии встречаются древесные и почвенные пиявки, нападающие на теплокровных животных и человека. Водные пиявки паразитируют на представителях всех классов позвоночных животных, а также на моллюсках, ракообразных, насекомых и червях. В фауне пиявок нашей страны 50 пресноводных видов.

Пиявки морфологически близки к классу малощетинковых, от древних представителей которых они, по-видимому, произошли. Пиявки отличаются от олигохет приспособлениями к кровососанию.

Общая морфофизиологическая характеристика пиявок. По внешнему виду пиявки отличаются от других кольчатых червей тем, что у них тело сплющено в дорсовентральном направлении, у большинства имеются две присоски (передняя и задняя) и, как правило, отсутствуют на теле параподIALные щетинки (рис. 186). Пиявки плавают в воде, изгибая тело в вертикальной плоскости, а ползают по субстрату «шагающим» способом, попеременно присасываясь то передней, то задней присоской, подобно гусеницам пядениц. При помощи присосок пиявки прикрепляются к телу жертвы. Передняя присоска окружает рот и состоит из четырех слившихся сегментов. Задняя присоска более крупная и образована за счет слияния семи сегментов. Анальное отверстие находится над задней присоской. Сегментация тела гомомонная (однородная), как и у олигохет. Каждому истинному сегменту соответствует 3—5 наружных колец. Тело пиявок состоит из 30—33 сегментов, включая сегменты, образующие присоски.

Кожно-мускульный мешок. Кожа представлена однослойным эпителием, который выделяет на поверхности плотную кутикулу. В коже много железистых клеток. Имеются пигментные клетки, определяющие окраску пиявок. Под эпителием располагаются кольцевые и продольные мышцы. Целом у большинства пиявок заполнен паренхимой, и от него сохраняются лишь продольные лакунарные каналы. Целом сохраняется лишь у самых примитивных — щетинконосных пиявок. Плотные покровы пиявок и паренхиматозность защищают тело от высыхания и позволяют им выдерживать длительное пребывание на суше и совершать сухопутные миграции.

Пищеварительная система несет черты специализации к кровососанию (рис. 187). У хоботных пиявок имеется хоботок, а у челюстных в ротовой полости — челюсти, с помощью которых они прокусывают кожу жертвы. Челюсти представляют собой три жесткие пластинки с зубчиками: одна спинная и две боковых (рис. 188). После укуса пиявки на коже остается трехлучевой след от ее челюстей. У хищных пиявок челюсти в значительной степени редуцированы.

В ротовую полость пиявок открываются протоки слюнных желез. В секрете слюнных желез содержится белок — гирудин (от греч. слова «гирудо», что означает «пиявка»), который препятствует сворачиванию крови в кишечнике пиявки. Мускулистая глотка служит для насасывания крови, которая потом по короткому пищеводу поступает в желудок — измененную среднюю кишку. Желудок обладает большим объемом благодаря парным боковым карманам. У медицинской пиявки боковых карманов 10—11 пар. Между задними удлинёнными карманами желудка расположен переваривающий отдел средней кишки. Заканчивается кишечник короткой задней кишкой. Напившаяся крови медицинская пиявка (*Hirudo medicinalis*) увеличивается в объеме в несколько раз. Запасы крови пиявке хватает на несколько месяцев.

Кровеносная система развита лишь у низших пиявок — щетинконосных и частично у хоботных. Это замкнутая система, имеющая сходное строение с таковой у малощетинковых червей. А вот у челюстных пиявок кровеносная система редуцируется и ее функцию выполняет лакунарная система целомического происхождения. Имеются две боковые лакуны и по одной на спине и брюшной стороне (рис. 189). Лакуны образуются вследствие зарастания целома паренхимой. У хоботных пиявок наблюдается промежуточное положение в редукции кровеносной системы. У них имеется лакунарная система и частично сохраняется кровеносная.

Дыхание пиявок осуществляется всей поверхностью тела. Только у некоторых морских пиявок по бокам тела имеются разветвленные кожные жабры.

Выделительная система метанефридиального типа. Нефридии имеются только в средних сегментах тела. У медицинской пиявки, например, 17 пар нефридиев (рис. 187). Воронки нефридиев обращены в боковые лакуны целома. От воронки нефридия отходит канал, который слепо замкнут на конце и образует расширение — резервуар. Из резервуара продукты диссимиляции осмотически просачиваются в собственно нефридиальный канал и из него выделяются наружу. До сих пор не выяснено преимущество разобщенности воронки и канала нефридиев у пиявок.

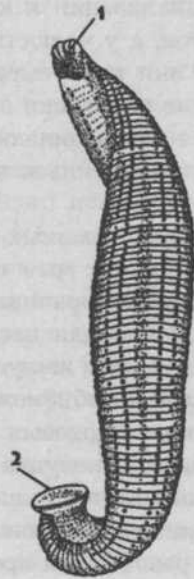


Рис. 186. Медицинская пиявка *Hirudo medicinalis* (из Матвеева): 1 — передняя присоска, 2 — задняя присоска

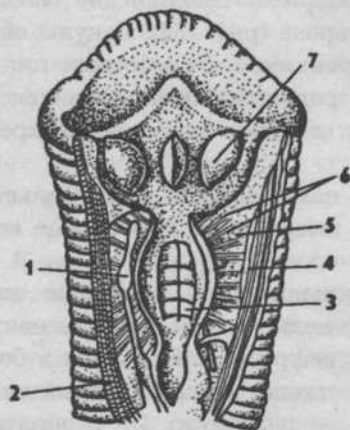


Рис. 188. Передний конец тела медицинской пиявки, вскрытой с брюшной стороны (по Гертеру): 1 — ганглий, 2 — продольные мышцы, 3 — глотка, 4 — лакуна, 5, 6 — мускулатура глотки, 7 — челюсть

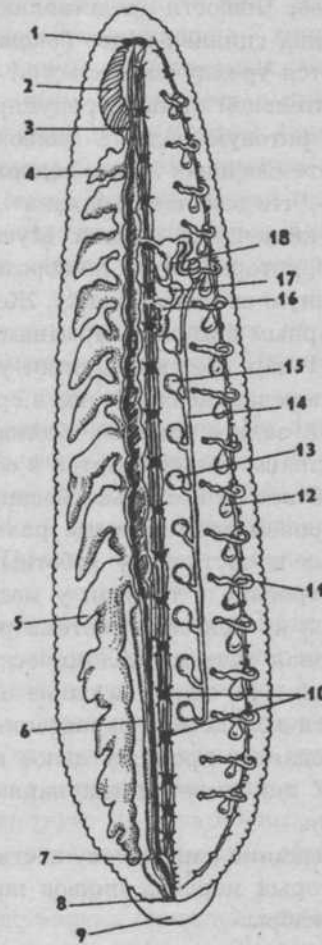


Рис. 187. Анатомия медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (по Вурмбаху): 1 — церебральные ганглии, 2 — глотка, 3 — пищевод, 4 — передний карман желудка, 5 — задний карман желудка, 6 — средняя кишка, 7 — задняя кишка, 8 — анус, 9 — задняя присоска, 10 — ганглии, 11 — метанефридий, 12 — мочевой пузырь, 13, 15 — семенные мешки, 14 — семяпровод, 16 — влагалище, 17 — яйцевой мешок, 18 — пенис

Нервная система и органы чувств. Нервная система типа брюшной нервной цепочки. У пиявок наблюдается частичное слияние ганглиев. Так, подглоточный узел состоит из четырех пар слившихся ганглиев, а последний нервный узел — из семи пар.

Органами чувств у пиявок служат бокаловидные органы, располагающиеся поперечными рядами на каждом сегменте. В основном это органы химического чувства. Они имеют главное значение в жизни пиявок. При их помощи пиявки распознают приближение жертвы. Например, древесные пиявки чувствуют приближение человека и точно падают на него. Бокаловидные органы на передних сегментах преобразованы в глаза (1—5 пар), имеющие лишь светочувствительное значение.

Половая система пиявок гермафродитная. У медицинской пиявки имеется девять семенных мешков, от которых отходят семявыносящие каналы, сливающиеся в два семяпровода. В передней части тела семяпроводы образуют клубочки — придатки семенников, а затем сливаются в непарный семяизвергательный канал, пронизывающий совокупительный орган. Яичников одна пара, они заключены в яйцевые мешки. От них отходят яйцеводы, впадающие в извитую матку, которая открывается во влагалище. Женское половое отверстие находится позади мужского.

Размножение и развитие. В отличие от олигохет у пиявок внутреннее оплодотворение. После копуляции пиявки откладывают кокон с яйцами на дно водоема или в почву. Кокон образуется из выделений кожных желез на 9—11-м сегментах, которые соответствуют пояску олигохет. Развитие прямое.

Систематика и значение пиявок. Среди пиявок выделяют два подкласса: подкласс Древние пиявки (*Archihirudinea*) и подкласс Настоящие пиявки (*Euchirudinea*). Древние, или Щетинконосные пиявки, сочетают признаки пиявок и малощетинковых червей. У них на переднем конце

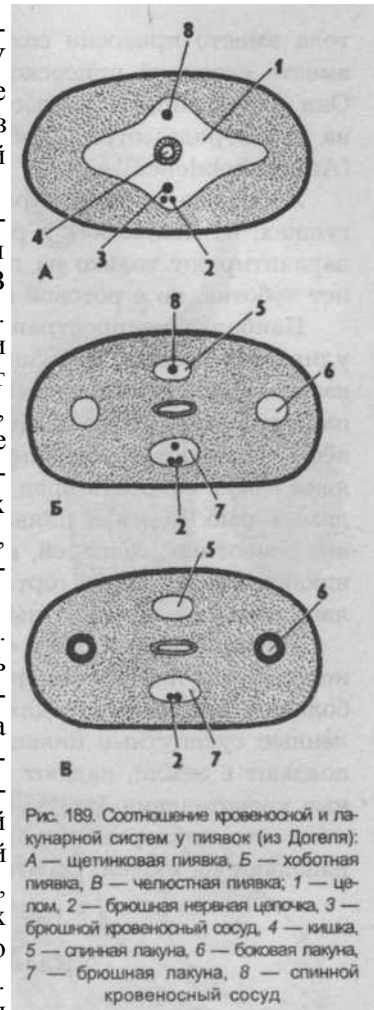


Рис. 189. Соотношение кровеносной и лакунарной систем у пиявок (из Догеля): А — щетинковая пиявка, Б — хоботная пиявка, В — челюстная пиявка; 1 — целом, 2 — брюшная нервная цепочка, 3 — брюшной кровеносный сосуд, 4 — кишка, 5 — спинная лакуна, 6 — боковая лакуна, 7 — брюшная лакуна, 8 — спинной кровеносный сосуд

тела вместо присоски сохраняются крючкообразные щетинки, которые вместе с задней присоской служат для прикрепления к телу хозяина. Они паразитируют на лососевых рыбах. Подкласс *Euchirudinea* делится на два отряда: отряд Хоботные (*Rhynchobdellea*) и отряд Бесхоботные (*Arhynchobdellea*).

Хоботные пиявки паразитируют на рыбах, птицах, черепахах, лягушках, на моллюсках и ракообразных (рис. 190, Б). Бесхоботные пиявки паразитируют только на позвоночных животных или хищничают. У них нет хоботка, но в ротовой полости развиты челюсти.

Наиболее распространены большая и малая ложноконские пиявки, улитковая пиявка, в южных районах — медицинская пиявка, а в Закавказье — конская пиявка (рис. 190, Б). В природе пиявки, как хищники и паразиты, играют роль фактора естественного отбора, так как они чаще всего нападают на больных и ослабленных животных. Вместе с тем пиявки могут наносить вред рыбному хозяйству, нападая на молодь разводимых рыб. Конская пиявка представляет опасность для многих домашних животных: лошадей, коров, овец. Во время водопоя эти пиявки проникают в носоглотку, гортань и могут вызвать удушье. Медицинская пиявка нападает на животных и человека.

Медицинскую пиявку специально разводят в медицинских целях, их используют против гипертонии. В тропических районах земного шара большое беспокойство для людей и животных представляют многочисленные сухопутные пиявки: древесные и почвенные. Они незаметно ползают с земли, падают с деревьев на человека и могут вызвать сильные кровотечения. Их укусы нечувствительны, и человек может не заметить, что подвергся нападению этих кровососов. Водные пиявки часто нападают на людей, работающих на рисовых полях.

Класс Эхиуриды (*Echiurida*)

Эхиуриды — морские донные черви с несегментированным телом, ведущие неподвижный образ жизни в толще грунта. Эхиуриды обитают в изогнутых норах, одно отверстие которых открыто на поверхность. На переднем конце тела эхиурид развита ловчая подвижная лопасть, способная вытягиваться и захватывать пищу. Рот расположен у основания лопасти, а анус — на противоположном конце тела (рис. 191).

Эхиуриды отличаются от предыдущих классов кольчатых червей тем, что их тело несегментировано и целом у них не разделен на сегменты — неметамерный. Нервная система примитивного строения и состоит из окологлоточного кольца и брюшного нервного ствола. Органы чувств слабо развиты. Органы выделения на фазе личинки представлены про-

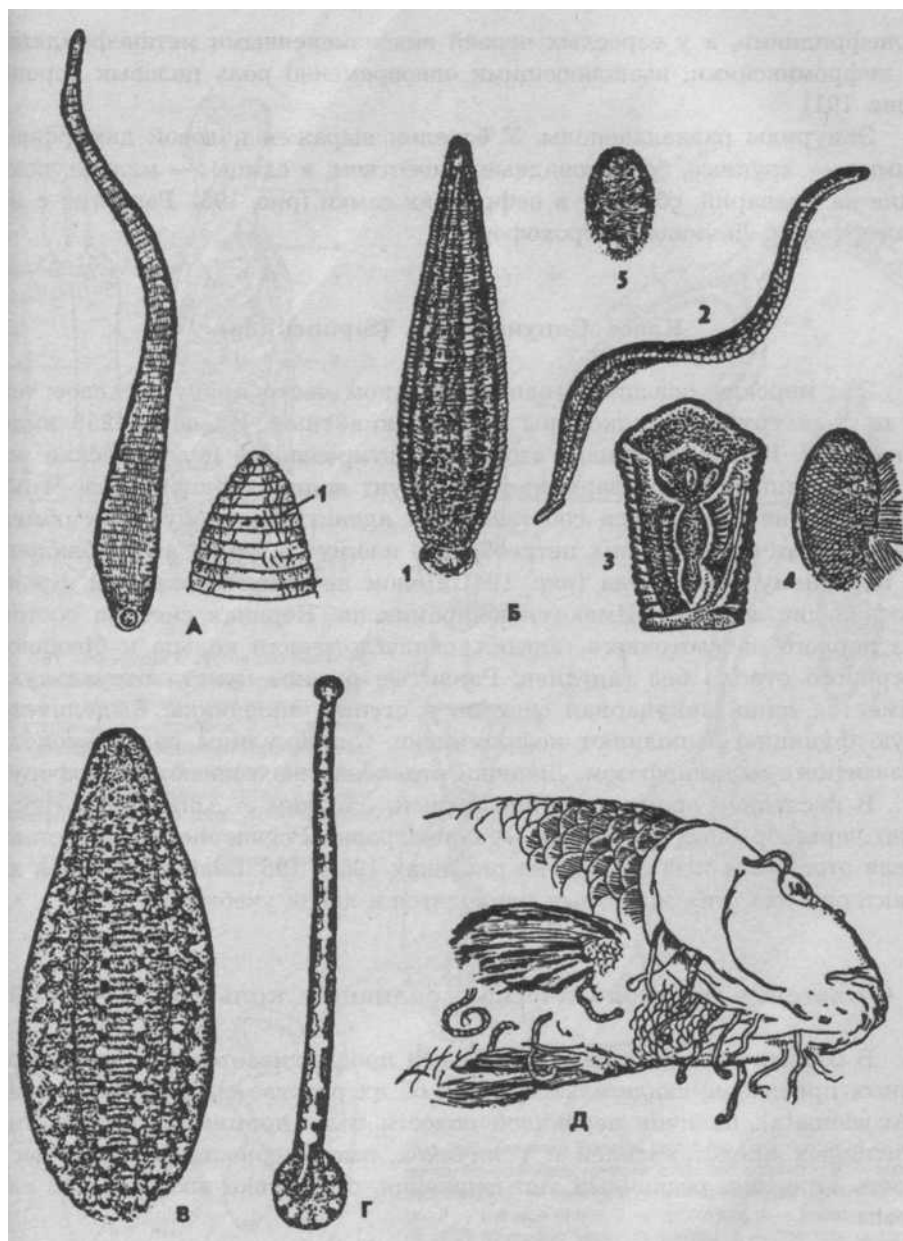


Рис. 190. Пресноводные пиявки (из Натали): *A* — щетинковая пиявка *Acanthobdella peledina*: 1 — щетинки; 5 — медицинская пиявка *Hirudo medicinalis*: 1 — общий вид, 2 — плывущая особь, 3 — вскрытый передний конец тела, 4 — челюсть, 5 — кокон; *B* — хоботная пиявка *Clepsine complanata*, *Г, Д* — рыба пиявка *Piscicola geometra*

тонефридиями, а у взрослых червей видоизмененными метанефридиями и нефромиксиями, выполняющими одновременно роль половых воронок (рис. 191).

Эхиуриды раздельнополы. У бонелии выражен половой диморфизм: самки — крупные, бочонковидные с хоботком, а самцы — мелкие, похожие на планарий, обитают в нефридиях самки (рис. 192). Развитие с метаморфозом. Личинка — трохофора.

Класс Сипункулиды (Sipunculida)

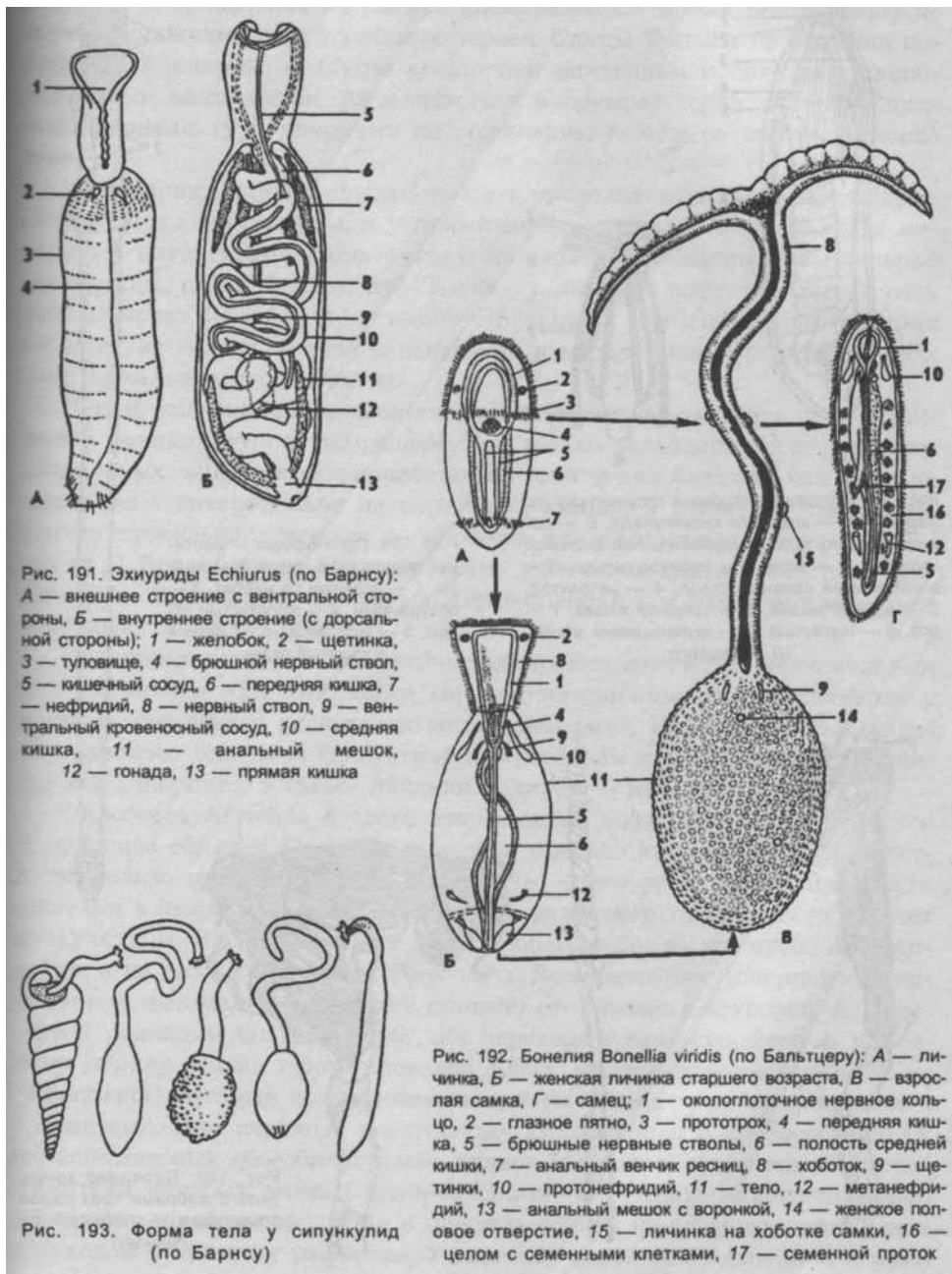
Это морские роющие черви, с хоботком часто прячущие свое тело в пустые трубки и раковины других животных. Известно 250 видов (рис. 193). Как и эхиуриды, это несегментированные целомические животные. Сипункулиды зарываются в грунт задним концом тела. Чтобы организм не отравлялся собственными ядовитыми продуктами обмена веществ, кишечник у них петлеобразно изогнут, а рот и анус сближены к переднему концу тела (рис. 194). Целом несегментированный. Кровеносной системы нет. Имеются нефромиксии. Нервная система состоит из парного надглоточного ганглия, окологлоточного кольца и брюшного нервного ствола без ганглиев. Развитые органы чувств отсутствуют. Имеется лишь лакунарная система в стенке кишечника. Выделительную функцию выполняют нефромиксии. Сипункулиды раздельнополы. Развитие с метаморфозом. Личинки отдаленно напоминают трохофору.

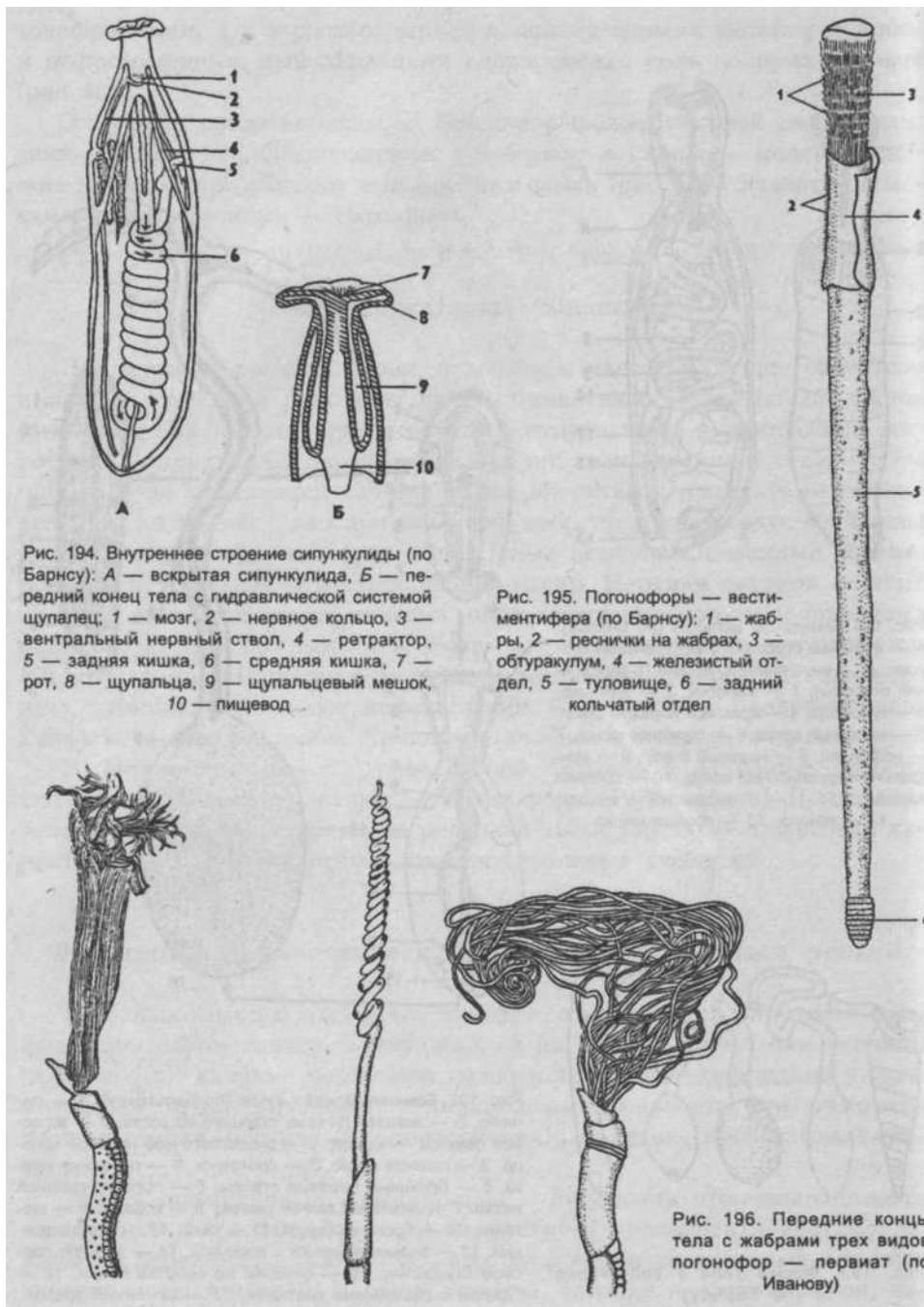
В последнее время к группе червей, близким к Annelidae, относят тип червеобразных животных — погонофоры (Pogonophora). Представители этого типа изображены на рисунках 195 и 196. Более подробная характеристика этих животных приводится в конце учебника.

Филогения и экологическая радиация кольчатых червей

В разных классах кольчатых червей прослеживается ряд плезиоморфных признаков, свидетельствующих об их родстве с низшими червями (Ascoelomata): наличие первичной полости тела, протонефридиев у примитивных представителей и у личинок, аметамерность или олигомерность строения, ресничный тип движения, отсутствие кровеносной системы.

Так, у примитивных Archiannelida и Polychaeta вторичная полость может быть неразвита, нередко отсутствует кровеносная система, но имеются первичная полость тела, протонефридии, характерные для первичнополостных червей. Нервная система, близкая к ортогональной, на-





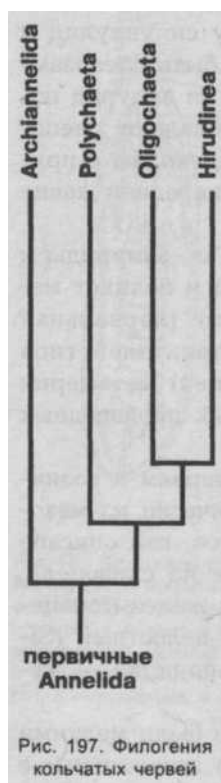
блюдается у личинки аннелид — трохофоры, а также у сипункулид и эхиурид. У трохофоры на ранней фазе развития может быть слепозамкнутый кишечник, как у плоских червей. Самцы *Bonellia* из эхиурид похожи на планарий: покрыты ресничным эпителием и обладают слепозамкнутым кишечником. Аннелиды, как и круглые черви, сходны с прямокишечными турбелляриями по положению глотки на переднем конце тела.

Метамерия *Annelida* формируется в пределах типа. Так, эхиуриды и сипункулиды аметамерны, а у примитивных архианнелид и полихет метамерия затрагивает лишь эктодермальные производные (ларвальная сегментация, по П. П. Иванову). Только у высших представителей типа (большинство *Polychaeta*, а также *Oligochaeta* и *Hirudinea*) метамерия касается не только эктодермальных, но и мезодермальных производных (постларвальная сегментация).

Целом, как оказалось, свойствен не всем кольчатым червям и возникает в разных группах по-разному: не только телобластически из мезодермальных зачатков, возникающих из клеток-телобластов, как описано выше, но и энтероцельно из первичной кишки, а также из схизоцеля, или из мускульного зачатка — миоцеля, или из половых желез (гоноцеля) (В. Н. Беклемишев). У одних групп кольцецов целом целостный (*Sipunculida*, *Echiurida* и некоторые *Archiannelida*), а у большинства — метамерный, с перегородками.

Предполагается, что гипотетические предки кольцецов были мелкими олигомерными или амерными (несегментированными) животными с цельным целомом и ресничным типом движения. Из современных аннелид наиболее близки к гипотетическим предкам некоторые архианнелиды, как *Dinophilus*, а также личинки полихет — метатрохофоры.

Филогенез *Annelida* в свете современных воззрений представляется следующим образом. От гипотетических предков аннелид прослеживается несколько путей эволюции. Один путь — это развитие полимерности строения в связи с укрупнением тела и развитием подвижности за счет мускулатуры. На раннем этапе этого процесса обособился класс *Archiannelida*, а на позднем — класс *Polychaeta*. Возникновение совершенной полимерной метамерии у полихет привело этот класс к широкой экологической радиации. От *Polychaeta* при переходе к пресноводному и наземному образу жизни сформировался класс малощетинковых червей — *Oligochaeta*, которые сохраняют множество общих черт организации с полихетами. При переходе к активному хищничанию и кровососанию от малощетинковых обособился класс пиявок *Hirudinea*, примитивные представители которых очень близки к олигохетам. Выход малощетинковых и пиявок в процессе эволюции в пресные воды и на сушу сопровождался переходом к прямому развитию. У олигохет развились адаптации к рою-



щему образу жизни, а у пиявок к эктопаразитизму и хищничеству. Филогенетические отношения классов Annelida отражены на рисунке 197.

Второй путь эволюционного развития Annelida связан с сохранением аметамерности строения и развитием приспособления к малоподвижному и неподвижному образу жизни на морском дне, что привело к формированию классов Echiurida и Sipunculida. Однако эти классы развивались, по-видимому, независимо от разных аметамерных предков, а наблюдаемое у них сходство — лишь проявление конвергенции (мешковидное тело с хоботком).

Морфоэкологическая эволюция Annelida отражает экологические аспекты филогенеза. Центр экологической радиации кольчатых червей, несомненно, в морской среде, где обитает большинство представителей систематических групп кольцецов и наблюдается наибольшее многообразие жизненных форм. Наиболее примитивным адаптивным обликом обладают архианнелиды (типа *Dinophilus*), представляющие собой донных эпибионтов со скользящим типом движения при помощи ресничек. От таких форм прослеживается путь специализации к полимерным донным эпибионтам с ползающим типом движения за счет сокращения мускулатуры и пароподий (типа *Phyllodoce*). Донные ползающие

формы, по-видимому, дали начало трем направлениям специализации. Одни полихеты перешли к роющему образу жизни с образованием роющих интрабионтов (типа *Arenicola*); другие перешли к плавающему образу жизни (пелагиобионты); третьи приспособились к сидячему образу жизни (неподвижные бентобионты). У сидячих форм тело нередко заключено в трубку и на переднем конце тела сильно развиты жабры

При переходе аннелид к роющему образу жизни в пресных водах сформировался класс малощетинковых червей, которые по облику похожи на морских роющих полихет — пескожилов. Малощетинковые претерпели менее разнообразную экологическую радиацию. Важнейшие направления в их специализации связаны, с одной стороны, с переходом к сидячему образу жизни (трубочники) и с выходом на сушу с образованием роющих геобионтов (дождевых червей). От пресноводных малощетинковых, вероятно, произошли плавающие хищные и эктопаразитические пиявки, некоторые из которых также вышли на сушу (почвенные и древесные пиявки в тропиках). Экологическая радиация кольчатых червей и близких к ним групп отражена на рисунке 198.

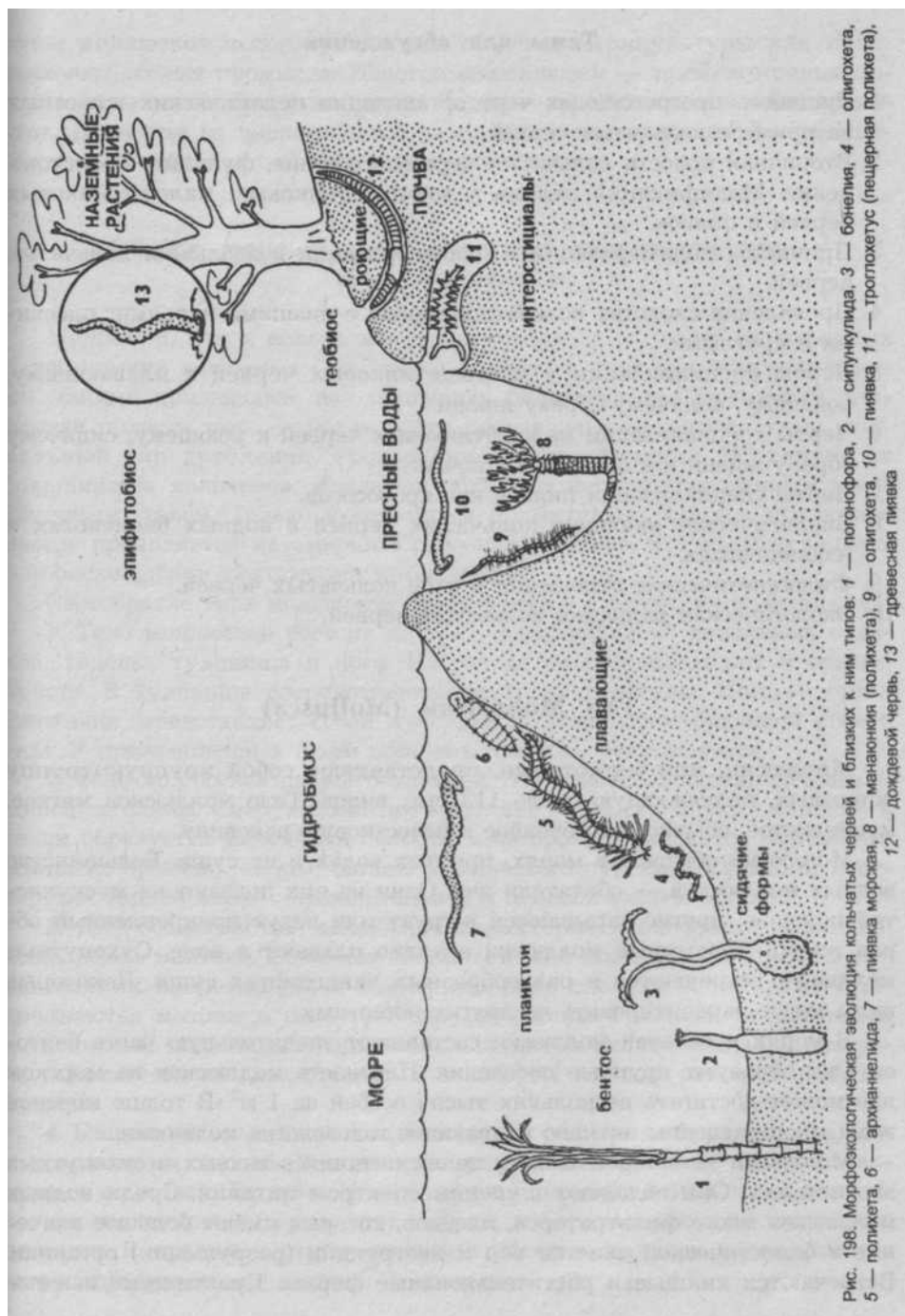


Рис. 198. Морфоэкологическая эволюция кольчатых червей и близких к ним типов: 1 — погонофора, 2 — симулида, 3 — бонеллия, 4 — олигохета, 5 — полихета, 6 — архинаннелида, 7 — пиявка морская, 8 — мананция (полихета), 9 — олигохета, 10 — пиявка, 11 — троглохетус (пещерная полихета), 12 — дождевой червь, 13 — древесная пиявка

Темы для обсуждения

1. Сущность прогрессивных черт организации целомических животных на примере кольчатых червей.
2. Вторичная полость кольчатых червей: строение, функции, происхождение. Модификация целома у многощетинковых, малощетинковых червей и пиявок.
3. Принципы полимеризации и олигомеризации в эволюции кольчатых червей.
4. Проявление сходства кольчатых червей с низшими червями: плоскими и круглыми.
5. Черты специализации у многощетинковых червей к плавающему, роющему, сидячему образу жизни.
6. Черты специализации малощетинковых червей к роющему, сидячему образу жизни и к обитанию в почве.
7. Черты специализации пиявок как кровососов.
8. Биологическое значение кольчатых червей в водных биоценозах и геобиоценозах.
9. Филогенетические отношения в типе кольчатых червей.
10. Экологическая радиация кольчатых червей.

Тип Моллюски (Mollusca)

Моллюски, или мягкотелые, представляют собой крупную группу животных, включающую около 113 тыс. видов. Тело моллюсков мягкое, мускулистое, обычно заключенное в известковую раковину.

Моллюски обитают в морях, пресных водах и на суше. Большинство водных моллюсков — обитатели дна. Одни из них ползают на мускулистой подошве, другие зарываются в грунт или ведут прикрепленный образ жизни. Некоторые моллюски активно плавают в воде. Сухопутные моллюски встречаются в разнообразных ландшафтах суши. Некоторые виды могут паразитировать на других животных.

В морях и океанах моллюски составляют значительную часть бентоса. Они образуют крупные поселения. Плотность моллюсков на морском дне может достигать нескольких тысяч особей на 1 м². В толще морской воды многочисленны активно плавающие головоногие моллюски.

Моллюски — важное звено в цепях питания в водных и сухопутных экосистемах. Они обладают широким спектром питания. Среди водных моллюсков много фильтраторов, илоедов, которые имеют большое значение в биологической очистке вод и деструкции (разрушении) органики. Встречаются хищные и растительноядные формы. Практически важные

виды моллюсков используются как объекты марикультуры или представляют объект промысла. Некоторые моллюски — промежуточные хозяева гельминтов. Ряд сухопутных видов — вредители сельского хозяйства. Несмотря на экологическое и морфологическое разнообразие моллюсков, они обладают общим типом организации.

Общая морфофизиологическая характеристика типа моллюсков

Моллюски, как и кольчатые черви, относятся к группе трохофорных целомических животных (Trochozoa). В связи с этим они обладают такими общими признаками, как первичная билатеральная симметрия, вторичная полость тела — целом и его производные — целомодукты, спиральный тип дробления, трохофорообразные личинки. В отличие от большинства кольцецов, моллюски обладают несегментированным (аметамерным) телом. Только у некоторых примитивных классов моллюсков иногда проявляется метамерия в строении органов, что вызывает споры о происхождении аметамерии у моллюсков.

Своеобразие типа моллюсков заключается в следующих особенностях.

1. Тело моллюсков состоит из трех функционально различных отделов: головы, туловища и ноги. На голове расположены рот и органы чувств. В туловище сосредоточены внутренние органы. Нога — орган движения, представляет собой мускульное производное брюшной стенки тела. У прикрепленных форм нога, как правило, редуцируется.

2. Тело моллюсков покрыто мантией. Это кожная складка, свешивающаяся со спины. Снаружи мантия выделяет раковину. Между мантией и телом образуется мантийная полость, в которой размещается мантийный комплекс органов: жабры, органы химического чувства (осфрадии) и отверстия задней кишки, выделительной и половой систем органов.

3. Для большинства моллюсков характерна известковая раковина, выделяемая мантией. Раковина защищает тело моллюска от врагов и механических повреждений и выполняет роль скелета, к которому прикрепляются мышцы и некоторые другие органы. Раковина представлена несколькими подвижными щитками или имеет форму колпачка, спирали, или состоит из двух створок. В некоторых случаях раковина редуцируется.

4. Пищеварительная система моллюсков состоит из трех отделов, как и у кольчатых червей. У моллюсков появляются слюнные железы, связанные с глоткой. В глотке у них имеется специфический орган для перетирания пищи — терка, или радула, и нередко развиты хитиновые челюсти. К среднему отделу кишки относятся желудок и связанная с ним пищеварительная железа — «печень».

5. Органы дыхания представлены перистыми жабрами — ктенидиями, или кожными адаптивными жабрами. Дыхательная поверхность ктенидиев у моллюсков часто во много раз превосходит поверхность тела. Усиленная функция дыхания компенсирует дефицит кислорода при малоподвижном образе жизни многих из них. Кожное дыхание имеет большое значение для большинства видов моллюсков и для некоторых из них является единственным. У сухопутных форм вместо ктенидиев развит особый орган воздушного дыхания — «легкое».

6. Целом моллюсков неметамерный и обычно представлен окологермальной сумкой (перикардием) и полостью гонад. Промежутки между органами частично заполнены паренхимой. Целомодукты, открывающиеся в перикардий, выполняют функцию почек. Целомодукты, открывающиеся в полость гонад, служат половыми протоками, или гонодуктами.

7. Кровеносная система моллюсков незамкнутая. Это означает, что кровь течет не только по сосудам, но и по лакунам и синусам в промежутках между органами. Для кровеносной системы моллюсков характерно наличие сердца, состоящего из нескольких камер. У большинства моллюсков сердце состоит из одного желудочка и двух предсердий.

8. Органы выделения — почки. Это перикардиодукты (целомодукты) мезодермального происхождения. Воронки почек обращены в целом (перикардий), а выделительные отверстия открываются в мантийную полость.

9. Нервная система у примитивных моллюсков лестничного типа и напоминает таковую у некоторых кольчатых червей. Она состоит из окологлоточного кольца и двух пар стволов, связанных комиссурами. Но у большинства моллюсков нервная система разбросанно-узловой типа, состоящая из нескольких пар ганглиев, соединенных между собой комиссурами и коннективами. У некоторых моллюсков происходит концентрация нервных ганглиев с образованием сложного головного мозга. У моллюсков имеются органы зрения,статоцисты, органы химического чувства — осфрадии. Органы осязания представлены сенсорными клетками, которые сосредоточены главным образом на голове, ноге, крае мантии.

10. Большинство моллюсков раздельнополы, но среди них имеются и гермафродиты. От гонад отходят протоки — гонодукты (целомодукты). Оплодотворение наружное или внутреннее. Развитие протекает обычно с метаморфозом. У низших моллюсков из яйца развивается трохофорная личинка, а у большинства стадия трохофорной личинки проходит в яйце, затем из яйца выходит личинка — велигер, или парусник, типичная для моллюсков. Кроме пучка ресничек на верхнем полушарии, у велигера имеется орган движения — парус с лопастями, несущими реснички. У некоторых морских, у большинства

пресноводных моллюсков и у всех сухопутных видов развитие прямое. Моллюски подразделяются на два подтипа: подтип Боконервные (Amphineura) и подтип Раковинные (Conchifera).

Подтип Боконервные (Amphineura)

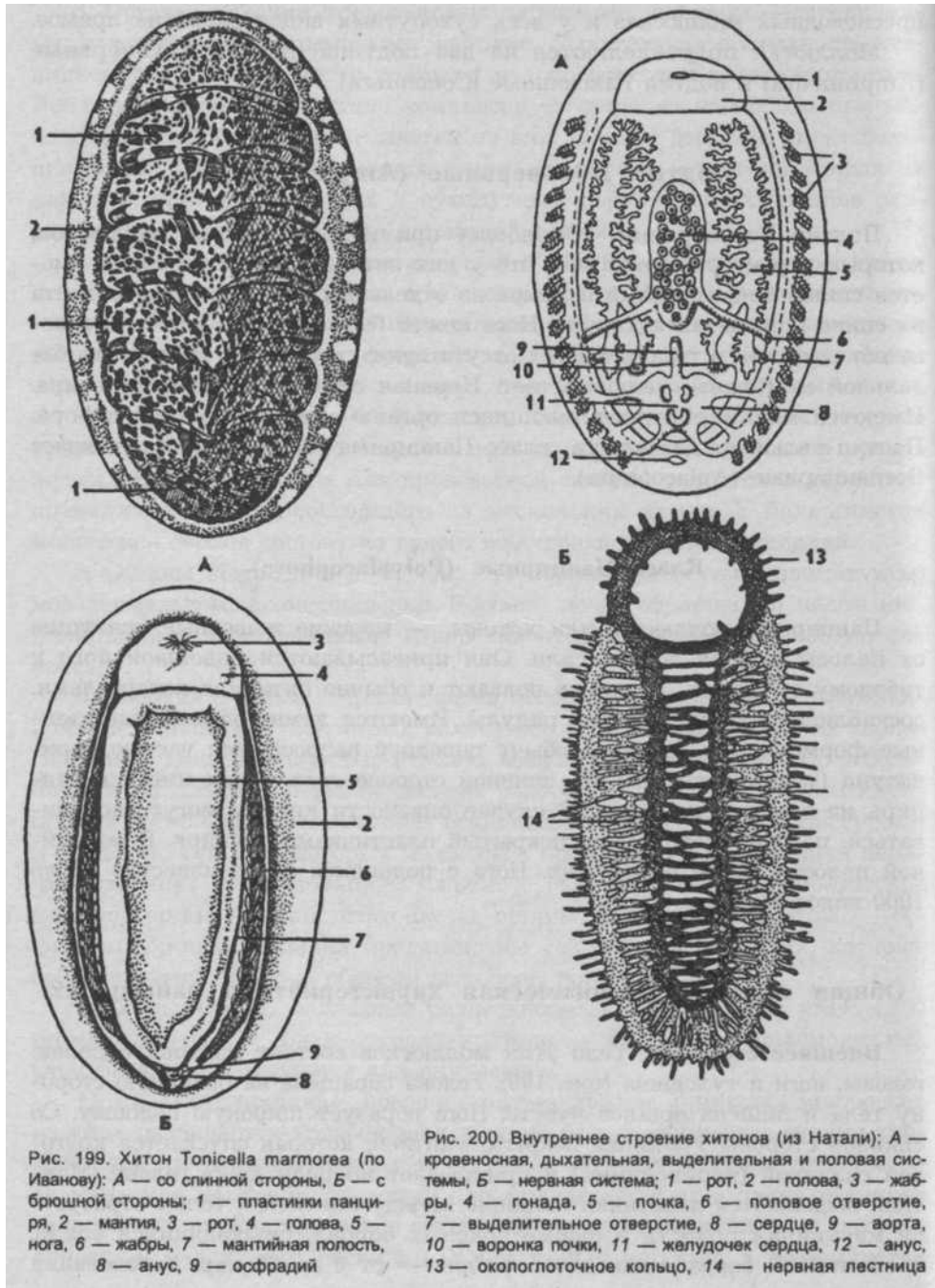
Подтип Боконервные — наиболее примитивная группа моллюсков, которые характеризуются тем, что у них нет цельной раковины, а имеется спинной известковый панцирь из отдельных пластинок или развита на спине шиповатая кутикула. Нога может быть редуцирована. На голове нет щупалец и глаз; у многих отсутствуют статоцисты. Радула без базальной мембраны, челюстей нет. Нервная система лестничного типа. Имеются метамерно повторяющиеся органы. Личинка — трохофора. Подтип включает два класса: класс Панцирные (Polyplacophora) и класс Беспанцирные (Aplacophora).

Класс Панцирные (Polyplacophora)

Панцирные моллюски, или хитоны, — морские животные, живущие от полосы прибоя до абиссали. Они присасываются подошвой ноги к твердому субстрату, медленно ползают и обычно питаются водорослями, соскабливая их при помощи радулы. Имеются немногочисленные хищные формы, накрывающие добычу передней разросшейся частью перинотума (участок мантии). На спинной стороне тела у них имеется панцирь из восьми пластинок. В случае опасности хитоны могут сворачиваться, подобно ежу, в шар, покрытый пластинками панциря. В мантийной полости много пар жабер. Нога с подошвой. Всего известно около 1000 видов хитонов.

Общая морфофизиологическая характеристика панцирных

Внешнее строение. Тело этих моллюсков состоит из трех отделов: головы, ноги и туловища (рис. 199). Голова обращена на брюшную сторону тела и лишена органов чувств. Нога образует широкую подошву. Со спинной стороны туловища покрыто мантией, которая спускается круговой складкой (перинотумом) и прикрывает впереди даже голову. Мантией выделяются пластинки панциря. Между мантией и телом образуется мантийная полость в форме боковых борозд, смыкающихся сзади. В мантийной борозде находятся жаберы — от 6 до 88 пар. У основания



жабер залегает продольный валик чувствующих клеток, которые выполняют функцию органов химического чувства. На спинной поверхности тела хитонов размещаются мелкие органы чувств — эстеты. Это эпителиальные сосочки, состоящие из чувствующих клеток, внутренние концы которых продолжают в нервные волокна. Над эстетам в пластинках панциря образуются прозрачные линзочки. Эстеты могут выполнять роль светочувствительных органов.



Рис. 201. Глотка моллюска с радулой (по Барнсу): 1 — радула, 2 — рот

Пищеварительная система. В глотке хитона имеется радула. Она покрывает поверхность мускулистого валика — языка и представляет собой кутикулярную пластинку, образующую многочисленные зубчики (рис. 201). Радула на свободном конце языка постоянно стирается в процессе соскабливания пищи с камней, а у корня языка,

размещенного в глубоком впаивании глотки, она нарастает. Таким образом, радула — постоянно растущее образование, подобно ногтям у человека или зубам у некоторых грызунов. В глотку открываются протоки двух пар слюнных желез. Секрет задней пары желез действует на углеводы. За глоткой следует узкий пищевод, переходящий в энтодермальную среднюю кишку. К среднему отделу кишечника относится мешковидный желудок, в который впадают протоки двуплодной печени и тонкая кишка, образующая несколько изгибов. От средней кишки отходит короткая задняя кишка, открывающаяся анальным отверстием в мантийную полость. Пищеварение происходит главным образом в желудке и в печени. Большое значение в пищеварении имеет фагоцитоз.

Органы дыхания. У панцирных моллюсков имеется от 6 до 88 пар жабер, расположенных в мантийных бороздах. Жабры двоякоперистые — ктении. В них развита густая сеть кровеносных сосудов, в которых осуществляется газообмен. Поверхность жабер и мантии покрыта мерцательным эпителием. Работа ресничек эпителия обеспечивает циркуляцию воды в мантийной полости, что необходимо для газообмена.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце расположено над кишкой и состоит из одного желудочка и двух боковых предсердий. Желудочек сзади слепо замкнут, а вперед от него отходит аорта. Кровь при сокращении предсердий переходит из них через 1—2 пары атриовентрикулярных отверстий с клапанами в желудочек, а из него — в аорту. Из аорты кровь выливается в систему схизоцельных синусов и лакун в промежутках между органами. Кровь отдает кислород, питательные вещества тканям и поглощает углекислый газ, а также другие продукты обмена. Затем кровь собирается в приносящие жаберные сосуды и поступает в жабры, где в капиллярах происходит газообмен. По выносящим

жаберным сосудам кровь, обогащенная кислородом, поступает в две жаберные вены, открывающиеся в предсердия. Кровь, поступающая в сердце, смешанная, так как не все русло крови проходит через жабры. Сердце окружено околосердечной сумкой, к которой примыкают почки, освобождающие кровь от продуктов обмена.

Органы выделения. У панцирных моллюсков две почки, представляющие собой целомодукты. Они имеют V-образную форму. Почка открывается одним концом в околосердечную сумку мерцательной воронкой, а ее наружный канал открывается выделительным отверстием в мантийную полость по бокам от ануса. Почечные каналы имеют множество боковых слепых ответвлений. Через воронки почек удаляются твердые и жидкие экскреты. Но большая часть жидких продуктов диссимиляции всасывается через стенки почек из окружающих лакун.

Нервная система хитонов примитивна и состоит из окологлоточного нервного кольца, от которого отходят две пары нервных стволов: pedalных и плевровисцеральных. Pedальные стволы находятся в подошве ноги, а плевровисцеральные залегают выше — у основания туловища под мантийной бороздой и замыкаются сзади. Pedальные стволы сближены и соединены между собой поперечными нервными тяжами, а плевровисцеральные стволы находятся по бокам от pedalных стволов и соединены с ними поперечными тяжами. Таким образом, нервная система хитонов имеет вид двойной лестницы (рис. 200) и сходна с таковой у некоторых многощетинковых червей. Окологлоточное кольцо соответствует мозгу высших моллюсков и иннервирует голову. Pedальные стволы иннервируют ногу, а плевровисцеральные — туловище, мантию и жабры. Нервные клетки покрывают нервные тяжи и обособленных ганглиев не образуют.

Органы чувств развиты слабо. Имеются лишь чувствующие эпибрахальные валики в мантийной полости — органы химического чувства и многочисленные эстеты на спинной поверхности тела, среди которых различают тактильные, светочувствительные, термочувствительные. Статоцисты отсутствуют.

Половая система. Хитоны раздельнополы. Гонады (семенники или яичники) непарные. От них отходят парные протоки (яйцеводы или семяпроводы), открывающиеся в мантийную полость. Это целомодукты (гоноодукты) мезодермального происхождения. Оплодотворение яиц происходит в воде.

Развитие. Из яйца развивается личинка — трохофора, похожая на таковую у многощетинковых червей. Но трохофора хитонов отличается наличием зачатков ноги и пластинок панциря (рис. 202). Личинка плавает при помощи ресничного пояса — троха, а потом оседает на дно, утрачивает султан ресничек, трох, глазки и постепенно превращается в ползающего моллюска. У сидящей на дне личинку формируется подошва

ноги, а на спине кожный эпителий образует метамерные складки — зачатки будущих спинных щитков панциря.

Таким образом, панцирные моллюски характеризуются рядом примитивных черт: лестничным типом нервной системы, отсутствием глаз, щупалец, челюстей, наличием трохофорной личинки. Ранее считалось, что метамерия у панцирных моллюсков (пластинки панциря, жабры) первичная. Однако оказалось, что метамерия панцирных явно вторичная и присуща лишь эктодермальным производным, в то время как у кольчатых червей метамерны не только эктодермальные структуры, но и мезодермальные производные.

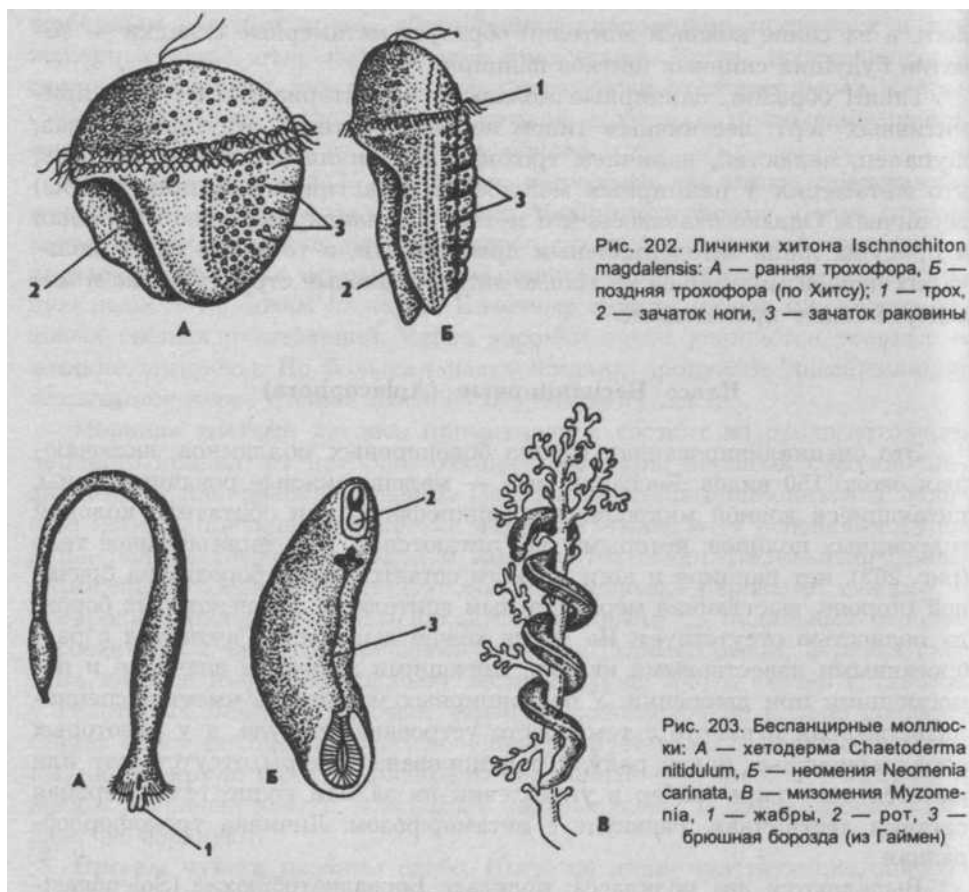
Класс Беспанцирные (Aplacophora)

Это специализированная группа боконервных моллюсков, включающая около 150 видов. Беспанцирные — малоподвижные роющие формы, питающиеся донной микрофауной (микрофаги), или обитатели колоний гидроидных полипов, которыми они питаются. У них червеобразное тело (рис. 203), нет панциря и ноги; от ноги остается лишь борозда на брюшной стороне, выстланная мерцательным эпителием, а у некоторых борозда полностью отсутствует. На спине кожей выделяется кутикула с разбросанными известковыми иглами, имеющими защитное значение и помогающими при движении. У беспанцирных моллюсков имеется специализированная и вместе с тем просто устроенная радула, а у некоторых кораллобионтных родов радула редуцирована. Жабры отсутствуют или имеется одна пара жабер в углублении на заднем конце тела. Нервная система лестничная. Развитие с метаморфозом. Личинка трохофорообразная. Выделяются два подкласса: подкласс Бороздчатобрюхие (Solenogastres) и подкласс Ямкохвостые (Caudofoveata).

Подкласс Бороздчатобрюхие (Solenogastres)

Это морские моллюски, преимущественно обитающие на колониях гидроидных или коралловых полипов. Тело удлинённое, снизу брюшная борозда с мерцательным эпителием (рис. 203, В). На спине имеется кутикулярный покров с известковыми иголочками — спикулами. Соленогастры ползают по ветвям кораллов, изгибая тело. Типичными представителями кораллобионтов являются *Rhopalomenia*, *Myzomenia*.

В связи с узкой специализацией к обитанию на полипах у большинства из них редуцированы мантийная полость, жабры, частично нога. Чертами специализации являются защитный кутикулярный покров, сильно развитый кожно-мускульный мешок, специализированная радула.



Подкласс Ямкохвостые (Caudofoveata)

Это морские червеобразные моллюски, зарывающиеся в грунт. Питаются детритом или фораминиферами. Тело удлиненное, округлое в поперечнике, с кутикулярным спикульным покровом, без брюшной борозды, без ноги или редко с рудиментарной ногой, покрытой ресничным эпителием. В связи с роющим образом жизни у специализированных каудофовеат передний отдел тела с мощной мускулатурой и отделен перехватом от остального туловища (рис. 203 Л, Б).

Жабры (одна пара) располагаются в ямке — мантийном отделе задней части тела, поэтому задний конец тела ямкохвостые держат над грунтом. У видов, глубоко проникающих в грунт, тело наиболее длинное, нередко с особым хвостовым отделом (*Chaetoderma*, *Prochaetoderma*).

Радула у большинства видов специализирована к микрофагии: питанию мелкими пищевыми объектами, добываемыми в грунте. Зубы радулы могут действовать как пинцеты, щипцы или ковш с замыкающимися створками.

Подтип Раковинные (Conchifera)

В отличие от боконервных, подтип раковинных моллюсков характеризуется наличием цельной или двустворчатой раковины. В некоторых случаях раковина редуцирована. У большинства раковинных голова четко обособлена; на ней расположены глаза и щупальца, отсутствующие у боконервных моллюсков. Только у двустворчатых голова редуцирована. Радула с базальной мембраной, имеются челюсти. Нервная система обычно разбросанно-узлового типа, но у низших представителей могут быть нервные стволы, образующие лестницу, подобную таковой у боконервных. Имеютсястатоцисты. Личинка — велигер, или парусник, с зачатками ноги и раковины, с органом парения в воде — парусом (веллулом) в форме лопастей с ресничками (рис. 204).

К подтипу относятся пять классов: класс Моноплакофоры (Monoplacophora), класс Брюхоногие (Gastropoda), класс Лопатоногие (Scaphopoda), класс Двустворчатые (Bivalvia), класс Головоногие (Cephalopoda).

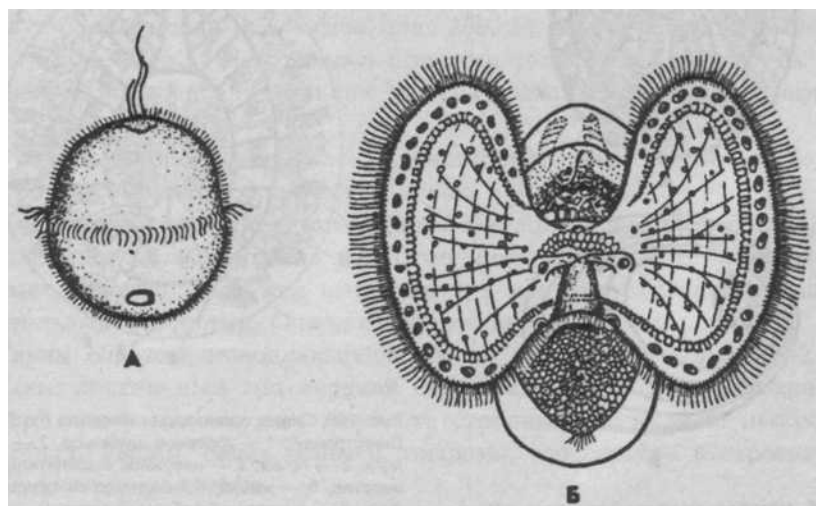
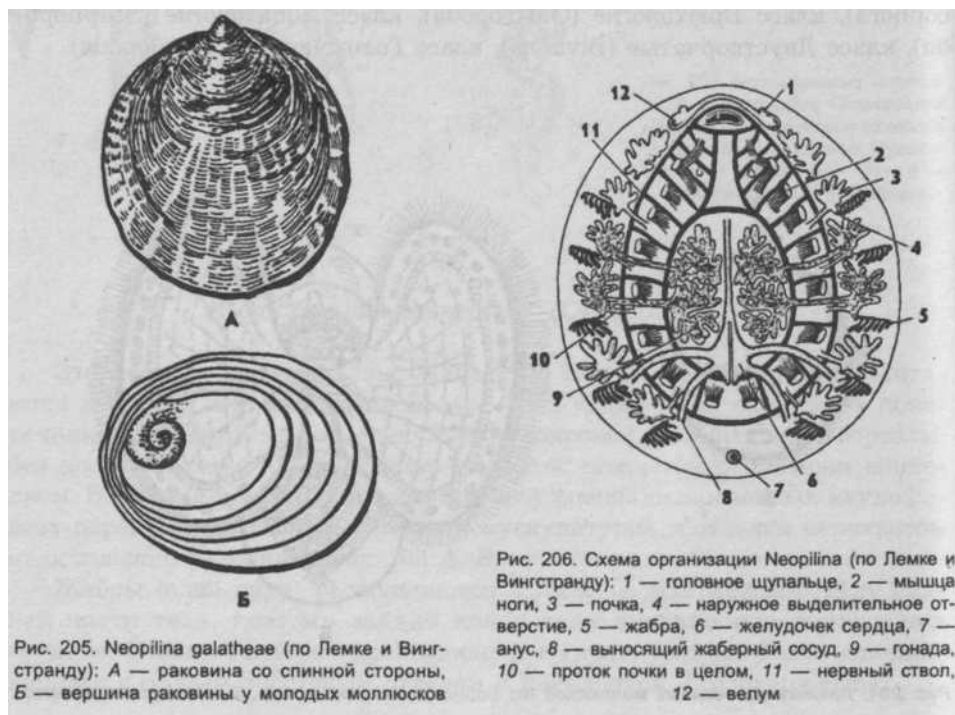


Рис. 204. Личинки раковинных моллюсков (из Барнса): А — трохофора, Б — парусник (велигер)

Класс Моноплакофоры (Monoplacophora)

Название класса отражает морфологическую характеристику этих моллюсков, имеющих цельную раковину. Моноплакофоры были долгое время известны только в ископаемом состоянии, но их принимали за гастропод. И только в 1952 г. были найдены современные живые моноплакофоры. Они были обнаружены в Тихом океане на глубине 3590 м датской экспедицией на корабле «Галатея». Описание нового вида моноплакофор проведено датским зоологом Лемке, который назвал его *Neopilina galatheaе*, в честь нимфы Галатеи, чье имя носил его корабль. Позднее было описано несколько других видов, которых ранее принимали за брюхоногих.

Тело *Neopilina* до 3 см в диаметре, покрыто конусовидной раковиной (рис. 205). У ископаемых моноплакофор раковины не только конусовидные, но и спиральные. Снизу под конусом раковины видны слабо обособленная голова со щупальцами, округлая плоская подошва ноги и широкая мантийная борозда с пятью парами жабер — ктенидиев. На голове имеются щупальца, глаз нет. Раковина прикреплена к туловищу восемью парами мышц, идущих от ноги к спине (рис. 206).



Внутреннее строение моноплакофор известно на основе изучения одного современного вида *Neopilina galathea*.

Пищеварительная система неопилины типична для всех моллюсков и состоит из глотки, пищевода, желудка, средней и задней кишки. В глотке имеется радула. В желудок впадают протоки парных лопастей печени, а в его полости имеется хрустальный столбик, конец которого постепенно растворяется, освобождая пищеварительные ферменты, действующие на углеводы.

Кровеносная система незамкнутая. Имеется парное сердце, состоящее из двух желудочков и четырех предсердий. От желудочков отходит одна общая аорта, из которой кровь потом поступает в лакуны — промежутки между органами. Венозная кровь окисляется в жабрах; от последней пары жабер кровь поступает в боковые синусы или лакуны, а из них — в задние предсердия. Из остальных четырех пар жабер кровь также поступает в боковые синусы, а из них — в передние предсердия. Целом развит в большей степени, чем у других моллюсков, и представлен парными околосоудечными сумками — перикардиями, парными спинными целомами и полостями двух пар гонад (рис. 206).

Выделительная система. У неопилины шесть пар почек (целомодуктов). Передние четыре пары почек внутренними концами открываются в спинные целома, а две пары задних почек — в околосоудечные сумки. Наружные отверстия почечных протоков открываются в мантийную полость.

Нервная система лестничного типа и имеет сходное строение с таковой у боконервных моллюсков (рис. 200, Б), но обе пары стволов замкнуты сзади. Между pedalными стволами только одна комиссура, а pedalные и висцеропариетальные стволы связаны многочисленными комиссурами.

Органы чувств развиты слабо. Имеются головные щупальца, органы химического чувства истатоцисты в ноге.

Половая система. Моноплакофоры *Neopilina* раздельнополы. У них имеются две пары яичников или семенников. Протоки гонад связаны с почками. Половые продукты выделяются в мантийную полость через выделительные отверстия. Оплодотворение наружное.

Таким образом, моноплакофоры имеют ряд примитивных черт организации: лестничный тип нервной системы, парное сердце, сохранение спинной части целома, метамерность строения (ктенидиев, целомодуктов, гонад, мышц), связь почек с гонадами, особенности в строении органов чувств и развитии.

Организация моноплакофор проливает свет на единство происхождения боконервных и раковинных моллюсков.

Класс Брюхоногие (Gastropoda)



Рис. 207. Виноградная улитка *Helix pomatia* (из Натали): 1, 2 — щупальца, 3 — нога, 4 — раковина, 5 — дыхательное отверстие

Брюхоногие — самый многочисленный и многообразный класс моллюсков. К нему относится более 90 тыс. видов, которые заселяют не только водную среду, но и сушу. Большинство брюхоногих обитает в морях. Они встречаются на дне в прибрежной зоне, а также и на больших глубинах. У них цельная, обычно спирально закрученная раковина, в которую они могут затягивать голову и ногу. Большинство из них ползают по поверхности дна, некоторые зарываются в грунт (рис. 207). Отдельные группы брюхоногих утратили раковину и перешли к плавающему образу жизни: крылоногие и киленогие. Сухопутные моллюски приобрели взамен жабер органы воздушного дыхания. К ним относятся многочисленные наземные улитки, слизни. Некоторые пресноводные моллюски, как прудовики и катушки, вторичноводные. Они живут в воде, а дышат кислородом воздуха. Редко среди брюхоногих встречаются паразитические формы.

Характерными особенностями класса являются: цельная раковина в форме конуса или спирали; хорошо обособленная голова с 1—2 парами щупалец и глазами, плоская подошва ноги. Брюхоногие, как и все моллюски, двусторонне-симметричные животные, но в связи с образованием спирально закрученной раковины у них наблюдается нарушение симметрии во внутреннем и внешнем строении.

Внешнее строение. Размеры тела гастропод варьируют от 1—3 мм до 30—60 см. К числу крупных видов относятся *Cassis cornuta*, *Strombus gigas*, морской заяц (*Aplisia*). Хорошо выражены три отдела тела: голова, нога с плоской подошвой и туловище (внутренностный мешок), покрытое раковиной. На голове имеются 1—2 пары щупалец, глаза. В зависимости от разного образа жизни облик гастропод варьирует. У плавающих моллюсков (киленоных, крылоногих) раковина редуцирована, тело студенистое, а нога превратилась в плавники. Некоторые ползающие формы утратили раковину: донные морские голожаберные, сухопутные слизни, а также некоторые паразитические виды.

Раковина выделяется известковыми железами мантии. У большинства гастропод раковина спирально закрученная, а у некоторых в форме колпачка. Исключение составляют представители одного из семейств рода *Bertellinia*, раковина которых образована двумя створками, соединенными связкой. Обороты спирали у гастропод со спиральной раковиной могут располагаться в одной плоскости (плакоспиральные) или в разных плоскостях (турбоспиральные). Различают правозакрученные

(дексиотропные) и левозакрученные (лейотропные) раковины. Эту характеристику можно определить, глядя на раковину сверху со стороны вершины. Если спираль закручена по часовой стрелке, то эта раковина правозакрученная, если против часовой стрелки, то левозакрученная. Ось спирали раковины обычно представлена плотным столбиком — колонкой (колумеллой), иногда полым столбиком с наружным отверстием — пупком. Иногда последний оборот спирали раковины широкий и закрывает предыдущие обороты. Это инволютные раковины (*Voluta*, *Surgaea*). Если все обороты спирали открытые, то раковина называется эволютной (*Planorbis*). У гастропод, относящихся к гребенчатожаберным, раковина обычно имеет крышечку, закрывающую отверстие раковины — устье. Крышечка образуется на спинной стороне задней части ноги. При втягивании ноги в раковину крышечка закрывает устье. Моллюски с закрытыми раковинами легче переносят неблагоприятные условия. Стенка раковины состоит из наружного слоя — периостракума, известкового фарфорового слоя — остракума. У некоторых гастропод выражен третий внутренний слой раковины (гипостракум), который может быть перламутровым или эмалевым с розовой, желтой или оранжевой окраской (*Cassis*). Под раковиной находится мантия, передний край которой свисает над туловищем, образуя мантийную полость, в которую открываются анальное, выделительное и половое отверстия. В мантийной полости находятся 1—2 ктении, представляющих перистые жабры моллюсков. Стенка мантийной полости у сухопутных улиток превращена в легкое. У основания ктений обычно расположены органы химического чувства — осфрадии. Край мантии может образовывать длинную трубку — сифон, выступающий из-под раковины. Моллюски, зарывающиеся в грунт, общаются с внешней средой через сифон.

Пищеварительная система. Брюхоногие моллюски питаются растительной пищей или детритом (разлагающимися растительными остатками) либо хищничают. У хищных видов имеется хобот, располагающийся в специальном влагалище на передней части туловища и способный выворачиваться через отверстие на нижней поверхности головы. Ротовое отверстие в данном случае располагается на конце хобота. У представителей отряда ядозубых (*Conus*) отдельные зубы радулы, часто имеющие форму стилетов или полых внутри гарпунов, могут выступать из ротового отверстия наружу. Моллюски вводят в тело жертвы яд и потом поедают ее. Так, например, конус (*Conus*) нападает на рыб и других животных. Хищные гастроподы (*Natica*) сверлят раковины двустворчатых и выделяют изо рта слюну с серной кислотой, растворяющей раковину жертв. Большинство видов гастропод детритофаги и фитофаги. При помощи радулы и челюстей они соскабливают пищу с субстрата. На рисунке 208 изображено строение пищеварительной системы виноградной улитки.

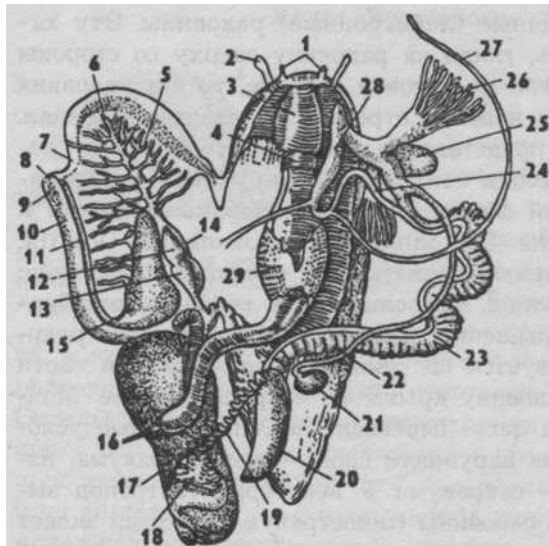


Рис. 208. Анатомия виноградной улитки (из Бриана):
 1 — губное щупальце, 2 — глазное щупальце, 3 — глотка, 4 — окологлоточное нервное кольцо, 5 — легкое, 6 — легочная вена, 7 — легочное отверстие, 8 — анус, 9 — выделительное отверстие, 10 — прямая кишка, 11 — мочеточник, 12 — предсердие, 13 — желудочек сердца, 14 — перикардий, 15 — почка, 16 — желудок, 17 — печень, 18 — гермафродитная железа, 19 — гермафродитный проток, 20 — белковая железа, 21 — семяприемник, 22 — канал семяприемника, 23 — яйцевод, 24 — семяпровод, 25 — мешок любовных стрел, 26 — пальцевидные железы, 27 — бич, 28 — пенис, 29 — слюнные железы

Изо рта пища поступает в глотку. В глотку впадают протоки одной или двух пар слюнных желез. От глотки отходит пищевод, нередко образующий расширение — зоб. С пищеводом связаны различные железы: слюнные, железа Лейблейна или другие, например ядовитая у *Toxoglossa*. Средний отдел кишечника, выстланный энтодермой, состоит из желудка, в который впадают протоки печени, и собственно средней кишки. Печень гастропод функционирует не только как пищеварительная железа, выделяющая ферменты, растворяющие углеводы, но и выполняет всасывательную функцию, подобно средней кишке. В дольках печени частично происходит внутриклеточное пищеварение — фагоцитоз. В желудке низших растительных гастропод нередко присутствует хрустальный столбик, выделяющий пищеварительные ферменты, подобный тому, который обнаружен у моноплакофор. Отходящая от желудка тонкая средняя кишка образует петли в туловище и переходит в эктодермальную заднюю кишку, заканчивающуюся анальным отверстием над головой.

Органы дыхания. Большинство гастропод — водные животные и дышат жабрами. Жабры, или ктенидии, представляют собой парные кожные выросты двоякоперистого строения, расположенные в мантийной полости. У некоторых примитивных форм два ктенидия, а у большинства видов имеется лишь один ктенидий в связи с редукцией органов правой стороны тела. У некоторых гастропод 1—2 ктенидия расположены в передней части тела и обращены вершинами вперед (переднежаберные), а у других ктенидий один, смещен кзади по правой стороне и обращен вершиной назад (заднежаберные). Некоторые брюхоногие утратили ктенидии, и у них образовались вторичные кожные адаптивные

жабры. У сухопутных и вторичноводных моллюсков имеется орган воздушного дыхания — легкое. Легкое моллюсков — это видоизмененная мантийная полость, стенки которой пронизаны густой сетью кровеносных сосудов (рис. 208). Воздух поступает в легкое через особое дыхательное отверстие. Кислород диффундирует через тонкие стенки мантии и сосудов в кровь. Вторичноводные легочные моллюски дышат также воздухом, всплывая или выползая на поверхность воды. При погружении в воду их дыхательное отверстие закрывается. Большое значение у всех водных моллюсков имеет кожное дыхание.

Кровеносная система незамкнутая. У примитивных форм сердце состоит из одного желудочка и двух предсердий, а у большинства видов сердце двухкамерное, состоящее из желудочка и одного предсердия. Положение сердца связано с положением ктенидиев или легкого. У переднежаберных и легочных гастропод сердце расположено предсердием вперед, а у заднежаберных сердце обращено предсердием назад. От желудочка отходит аорта, которая делится на головную и внутренностную артерии, которые ветвятся на более мелкие сосуды. Из них кровь изливается в паренхиму и промежутки между органами, теряет кислород и насыщается углекислым газом. От внутренних органов кровь собирается в венозные синусы, затем переходит в приносящие жаберные сосуды. В капиллярной системе жабер кровь обогащается кислородом и по выносящим сосудам возвращается в сердце.

Нервная система разбросанно-узлового типа и состоит из пяти пар нервных узлов или ганглиев: церебральных (головных), pedalных (ножных), pleuralных, parietальных и visceralных (рис. 209). Церебральные ганглии расположены в голове над глоткой и иннервируют органы чувств (щупальца, глаза). Pedальные ганглии иннервируют ногу, pleuralные — мантию, parietальные — ктенидии и осфрадии, visceralные — внутренние органы. Комиссуры (поперечные нервные тяжи) имеются между церебральными, pedalными и visceralными ганглиями. Коннективы (продольные тяжи) соединяют церебральные и pedalные ганглии, образуя pedalную петлю. Коннективами связаны также церебральные ганглии с pleuralными, parietальными и visceralными. Эта вторая крупная петля с ганглиями гомологична pleurovisceralным (боковым) стволам боконорных. Поперечные нервные тяжи между двумя петлями узлов соединяют pleuralные и pedalные ганглии. В связи с закручиванием туловищного мешка у многих гастропод образуется перекрест коннектив между pleuralными и parietальными ганглиями, называемый хиастоневрией (рис. 209 А, Б). Нервная система без перекреста коннективов называется эпиневральной, а с перекрестом — хиастоневральной. В ряде случаев наблюдается развитие асимметрии нервной системы с укорочением коннектив на правой стороне тела. Висце-

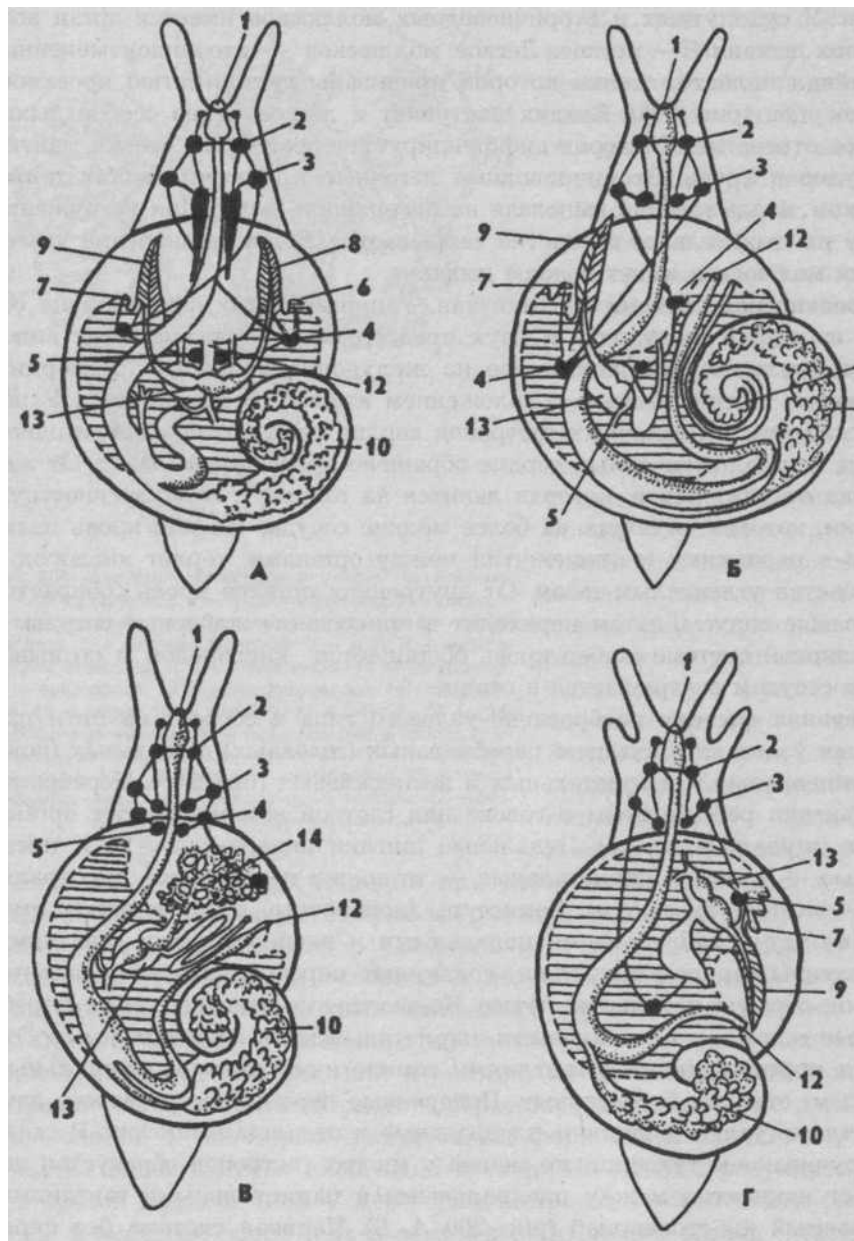


Рис. 209. Схема строения разных брюхоногих: *А, Б* — переднежаберные, *В* — легочные, *Г* — заднежаберные (по Штемпелю): 1 — рот, 2 — церебральный ганглий, 3 — плевральный ганглий, 4 — париетальный ганглий, 5 — висцеральный ганглий, 6, 7 — осфрадии, 8, 9 — ктенидии, 10 — печень, 11 — половая железа, 12 — анус, 13 — перикардий, 14 — сосудистая сеть легкого

ральные ганглии иногда слиты. У высших гастропод наблюдается концентрация всех ганглиев около глотки с образованием окологлоточного нервного кольца (виноградная улитка, рис. 209, В).

Органы чувств. У брюхоногих имеется пара глаз, расположенных у основания или на вершине щупалец. Это или простые глазные ямки, или глазные пузыри с хрусталиком. Передние головные щупальца у легочных выполняют функцию органов вкуса и обоняния. У основания жабер имеются осфрадии — органы химического чувства. Они имеют форму валика или двоякоперистое строение, подобное жабрам. Статоцисты — органы равновесия находятся в ноге рядом с pedalными ганглиями, но иннервируются от церебральных узлов. Статоцист представляет собой замкнутый пузырек, выстланный мерцательными и чувствующими клетками, в котором плавают статолиты из карбоната кальция. Органами осязания служат головные щупальца, но отдельные осязательные клетки рассеяны по всей коже.

Выделительная система брюхоногих представлена 1—2 почками типа целомодуктов. Две почки сохраняются только у низших гастропод. Почки внутренними концами в форме ресничных воронок связаны с перикардием (участком целома), а их протоки открываются в мантийную полость по бокам от анального отверстия.

Половая система. Среди брюхоногих моллюсков имеются раздельнополые животные и гермафродиты. Половая железа — гонада всегда непарная, от которой отходит один проток. Так, у самцов раздельнополых видов имеется семенник и семяпровод, а у самок — яичник и яйцевод. У гермафродитов половая система сложная, например у виноградной улитки (рис. 208). У нее имеется гермафродитная железа, где развиваются мужские и женские половые клетки. От железы отходит гермафродитный проток, в который впадает белковая железа. После впадения белковой железы гермафродитный проток расширяется и в нем образуются два желоба: широкий — яйцевод и узкий — семяпровод. Затем общий проток разделяется на самостоятельные каналы. Яйцевод переходит в матку, куда впадают протоки пальчатых желез, сумка с известковыми иголочками (мешок любовных стрел) и проток от семяприемника. Далее матка переходит во влагалище, открывающееся женским половым отверстием в половой атриум (кожное впячивание). В семяпровод впадает железа — бич, выделяющая секреты, формирующие часть сперматофора. Затем семяпровод переходит в более широкий семяизвергательный канал, пронизывающий совокупительный орган (пенис), открывающийся в половой атриум. При копуляции виноградных улиток сперма поступает в семяприемники каждой из копулирующих особей. Оплодотворение яиц происходит позднее. Яйца, поступающие в матку, оплодотворяются чужой спермой, поступающей из семяприемника.

Развитие. Большинство моллюсков — водные животные и развиваются с метаморфозом. Личинка — парусник, или велигер, сходная с трохофорой. У всех сухопутных моллюсков, большинства пресноводных и у многих морских форм наблюдается прямое развитие. Из отложенных яиц вылупляются молодые моллюски.

Класс брюхоногих моллюсков подразделяется на несколько подклассов: подкласс Переднежаберные (Prosobranchia), подкласс Заднежаберные (Opisthobranchia) и подкласс Легочные (Pulmonata).

В основу классификации брюхоногих положены особенности строения жабер, радулы, нервной, кровеносной, выделительной и половой систем органов. Подкласс переднежаберных (Prosobranchia) выделен на основе переднего расположения мантийной полости, положения жабер вперед вершинами, а также хиастоневрии. Подкласс заднежаберных (Opisthobranchia) характеризуется смещением мантийной полости назад по правой стороне, положением жабер, обращенных назад вершинами. Подкласс легочных (Pulmonata) объединяет сухопутных моллюсков с легочным дыханием.

Подкласс Переднежаберные (Prosobranchia)

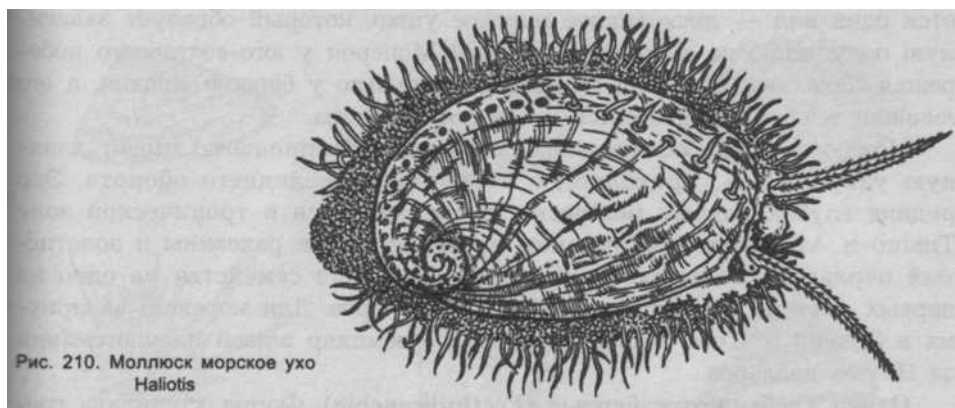
Переднежаберные характеризуются передним положением мантийного комплекса, хиастоневрией и раздельнополостью.

Ранее подкласс подразделяли на две отряда: отряд Двупредсердные (Diotocardia) и отряд Однопредсердные (Monotocardia). В настоящее время произведена ревизия системы переднежаберных, которых теперь подразделяют на три отряда на основе строения жаберного аппарата и радулы: отряд Кругожаберные (Cyclobranchia), отряд Кожножаберные (Scutibranchia), отряд Гребенчатожаберные (Pectinibranchia).

Состав двух первых отрядов в основном соответствует прежнему отряду Diotocardia, а гребенчатожаберные — отряду Monotocardia.

Отряд Кругожаберные (Cyclobranchia). Кругожаберные, или морские блюдца, представляют специализированную группу брюхоногих. Мантийные, или вторичные, жабры у них расположены в мантийной полости по кругу.

Раковина — вторично упрощенная, колпачковая. В личиночном состоянии у них закладывается спиральная раковина, которая позднее преобразуется в колпачок. Имеется пара или одна из жабер, сердце с двумя предсердиями (правое рудиментарно), две почки (правая меньше), непарная гонада. Раздельнополы. Характерна хиастоневрия. Радула примитивная — в виде плоской ленты с немногочисленными зубчиками с твердыми минерализованными коронками. На голове одна пара щупалец, глаза.



К отряду относится 350 современных видов. Представители отряда — эпилбионты, живущие на поверхности твердого субстрата, питаются водорослями и другими обрастаниями. Представитель подкласса — промысловый моллюск морское блюдо (*Patella*), живущий в полосе прибоя. У морского блюда выражен инстинкт «дома» (хоминг). Во время прилива блюдо ползает по камням, питается водорослями, а при отливе всегда возвращается на одно и то же место. Встречаются виды *Patella* практически во всех морях. В Черном море наиболее обычны *Patella pontica* и *P. vulgata*.

Отряд Кожножаберные (*Scutibranchia*). У кожножаберных раковина может быть колпачковидная (*Fissurella*), Уховидная (*Haliotis*) или турбоспиральная (*Pleurotomaria*). Характерна вырезка на раковине, из которой выступают кожные жаберы. У колпачковидных раковин вырезка имеет форму удлинено-овального отверстия, располагающегося у вершины. У моллюсков с уховидной раковиной вырезка преобразовалась в ряд отверстий по краю последнего оборота раковины. По мере роста моллюска ранее образованные отверстия зарастают (рис. 210). У турбоспиральных форм вырезка на раковине в виде щели проходит по последнему обороту спирали.

Мантийный комплекс органов симметричен. У них всегда имеются пара жабер, сердце с двумя одинаковыми предсердиями, пара почек, гонада непарная. Раздельнополы. Радула с многочисленными зубцами, складывается вдоль по нескольким перегибам в задней части.

К кожножаберным относится 450 видов. Морские ушки (*Haliotis*) и физуреллы (*Fissurella*) живут присасываясь крупной уплощенной ногой к камням или скалам. Отверстия в раковине служат для водообмена при дыхании. Мясо морского ушка употребляется в пищу в странах Азии и Северной Америки. Высоко ценится и раковина *Haliotis*, имеющая красивый перламутр розового, белого или сине-зеленого цвета. У нас встреча-

ется один вид — дисковидное морское ушко, который образует зависимую популяцию на небольшом острове Монерон у юго-восточного побережья Сахалина. Этот вид размножается только у берегов Японии, а его

личинки течением переносятся к берегам Сахалина.

Моллюски с турбоспиральной раковиной (*Pleurotomaria*) имеют длинную узкую щель, проходящую посередине последнего оборота. Это редкие глубоководные моллюски, встречающиеся в тропической зоне Тихого и Атлантического океанов. Красивая форма раковины и золотистый перламутр выдвигает представителей этого семейства на одно из первых мест по популярности у коллекционеров. Для морского аквариума в Японии (г. Тоба) был куплен один экземпляр живой плеуротомарии за 10 тыс. долларов.

Отряд Гребенчатожаберные (*Pectinibranchia*). Форма ктенидиев гребенчатая. Это наиболее разнообразный и многочисленный отряд переднежаберных, объединяющий растительноядных и хищных моллюсков. Представители отряда живут главным образом в морях, но имеются многочисленные пресноводные, реже наземные виды.

Раковина чаще спирально закрученная, без вырезки (рис. 211, Г, Д, Е). У большинства видов имеется крышечка на верхней стороне заднего конца ноги, которая закрывает устье при втягивании тела в раковину. У нескольких семейств крышечка утрачена.

Мантийный комплекс асимметричен: имеются одна жабра, одна почка, одно предсердие. Реже почек две или правая превращена в половой проток (гонодукт). Радула разнообразна по форме: с многочисленными зубами или с 3—7 зубами в каждом поперечном ряду.

К отряду относится более 100 семейств. Из морских форм сюда относятся самые крупные брюхоногие с красивой раковиной: *Strombus*, *Cassis*, *Murex*, *Nemifusus*. В Черном море встречается рапана (*Rapana*) с оранжевым внутренним слоем, завезенная из Тихого океана. Красивые раковины многих моллюсков из этого отряда используются как предметы украшения и для изготовления ювелирных изделий. В теплых морях многочисленны виды ципрей (*Cypraea*) с инволютной раковиной. Ранее мелкие раковины ципрей использовались людьми в качестве денег в Африке, Южной и Юго-Восточной Азии. Название вьетнамских денег «донг» в переводе означает раковину. К промысловым формам относятся трубачи (*Buccinum*). В России изготавливают консервы из трубачей, добываемых в дальневосточных морях. Среди морских форм обособленную группу представляют килевогие моллюски (*Heteropoda*). К ним относятся, например, каринария (*Carinaria*). У килевогих раковина редуцирована в связи с планктонным образом жизни. Нога видоизменилась в плавники — непарный брюшной и хвостовой. Килевогие распространены в теплых морях.

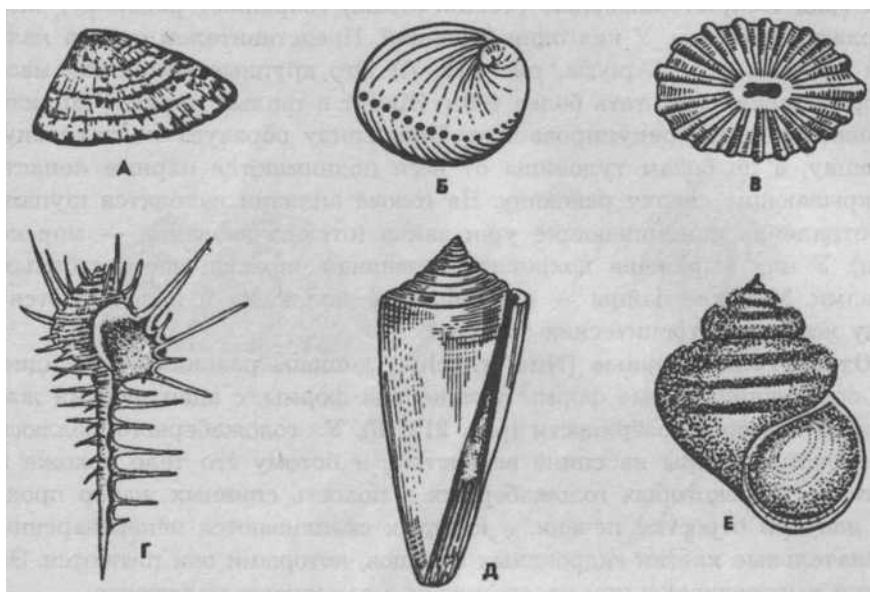


Рис. 211. Раковины переднежаберных моллюсков (из Догеля): А — морское блюдце *Patella*, Б — морское ухо *Haliotis*, В — физурелла *Fisurella*, Г — мурекс *Murex*, Д — конус *Conus*, Е — лужанка *Viviparus*

В пресных водах наиболее часто встречаются лужанки рода *Viviparus* (рис. 211, Е). У них спиральная раковина с крышечкой, жабры редуцированы, дыхание кожное. Развиваются без метаморфоза. Им свойственно живорождение. Яйца развиваются в мантийной полости, откуда выползают маленькие улитки. Похожи на лужанок моллюски рода *Littorina*, живущие в морях и во влажных местах на суше. Среди гребенчатожаберных встречаются и паразиты, например *Parenteroxenos*, паразитирующий у иглокожих. Его длина достигает более 1 м.

Подкласс Заднежаберные (*Opisthobranchia*)

У заднежаберных мантийная полость сдвинута на правую сторону, а ктений вершиной направлен назад. У некоторых форм ктении редуцированы и имеются адаптивные жабры. Раковина у многих отсутствует. Нервная система без хиастоневрии. Выражена асимметрия: имеются один ктений, одна почка и одно предсердие. Гермафродиты. Живут только в морях. Известно около 15 отрядов.

Отряд Покрытожаберные (Tectibranchia) сохраняют раковину, часто инволютной формы. У них один ктенидий. Представителем отряда является морской заяц (*Aplysia*, рис. 212, А). Это крупные моллюски, масса которых может достигать более 400 г. Живут в теплых морях. У аплизий раковина тонкая, редуцированная. Нога снизу образует ползательную подошву, а по бокам туловища от ноги поднимаются парные лопасти, прикрывающие сверху раковину. На голове аплизий находятся щупальца, отдаленно напоминающие уши зайца (отсюда название — морской заяц). У них выражена покровительственная окраска, часто с белыми пятнами. Морские зайцы — промысловые моллюски и используются в пищу жителями тропических областей.

Отряд Голожаберные (Nudibranchia) лишены раковины, ктенидиев. Это ползающие донные формы удлинённой формы, с адаптивными жабрами на спинной поверхности (рис. 212, Б). У голожаберного моллюска *Dendronotus* жабры на спине ветвистые, и потому его тело похоже на растение. У некоторых голожаберных в полость спинных жабр проходят изнутри отростки печени, в которых скапливаются непереваренные стрекательные клетки гидроидных полипов, которыми они питаются. Эти клетки выстреливают при раздражении и защищают моллюсков.

Отряд Крылоногие (Pteropoda) представляет уклонившуюся группу моллюсков в связи с планктонным образом жизни. У большинства из них раковина редуцирована. Тело прозрачное, а нога превратилась в парные плавники. Представителем крылоногих может служить морской ангел (*Clione*, рис. 212, В). Некоторые систематики выделяют крылоногих даже в самостоятельный подкласс правожабрных.

Подкласс Легочные (Pulmonata)

Это в основном сухопутные моллюски или вторичноводные обитатели пресных вод. Мантийная полость преобразована в орган воздушного дыхания — легкое. Нервная система эпиневральная, без перекреста коннективов (рис. 209, В). Ганглии сконцентрированы в окологлоточное кольцо. От правого париетального ганглия отходит нервная ветвь к дополнительному непарному ганглию. Билатеральная симметрия нарушена: имеются одна почка, одно легкое, одно предсердие. Раковина обычно спирально закрученная, без крышечки. Иногда раковина редуцирована — у слизней, способных зарываться в почву или прогрызать полости в тканях растений, грибов. Подкласс включает два надотряда: надотряд Стебельчатоглазые (*Stylommatophora*) и надотряд Сидячеглазые (*Basommatophora*).

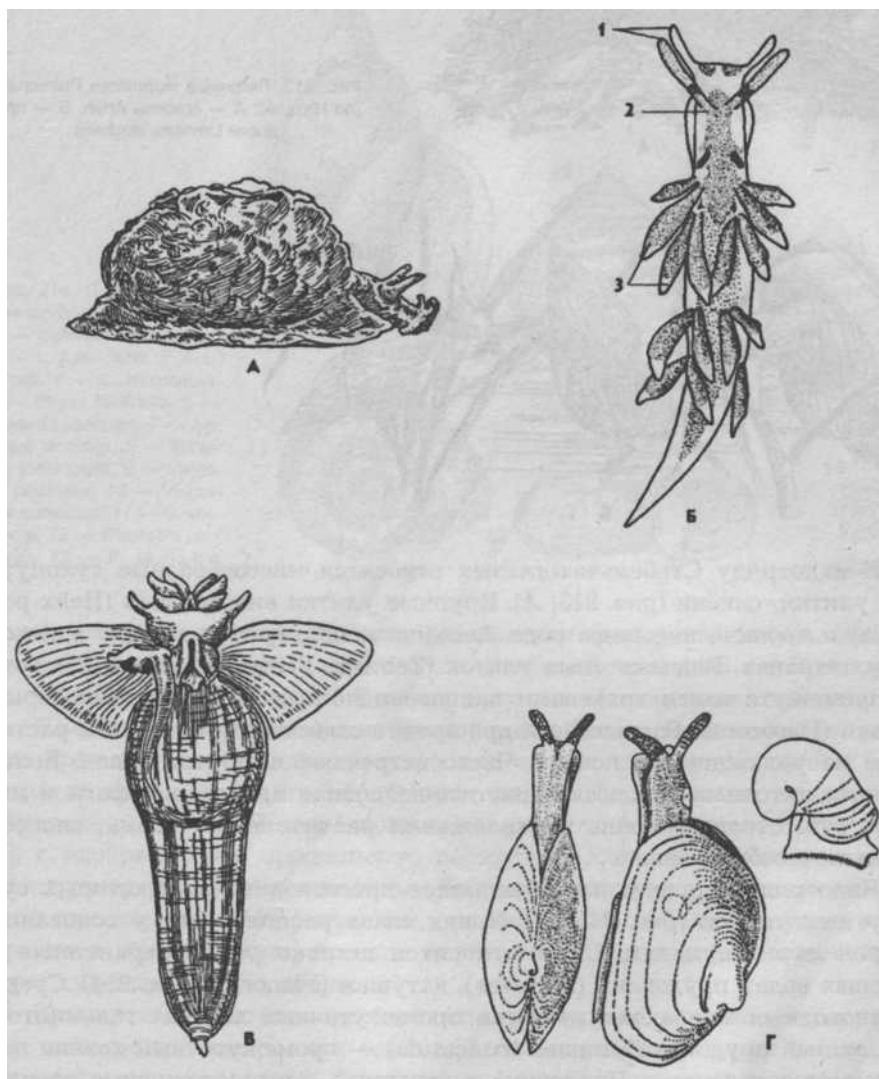
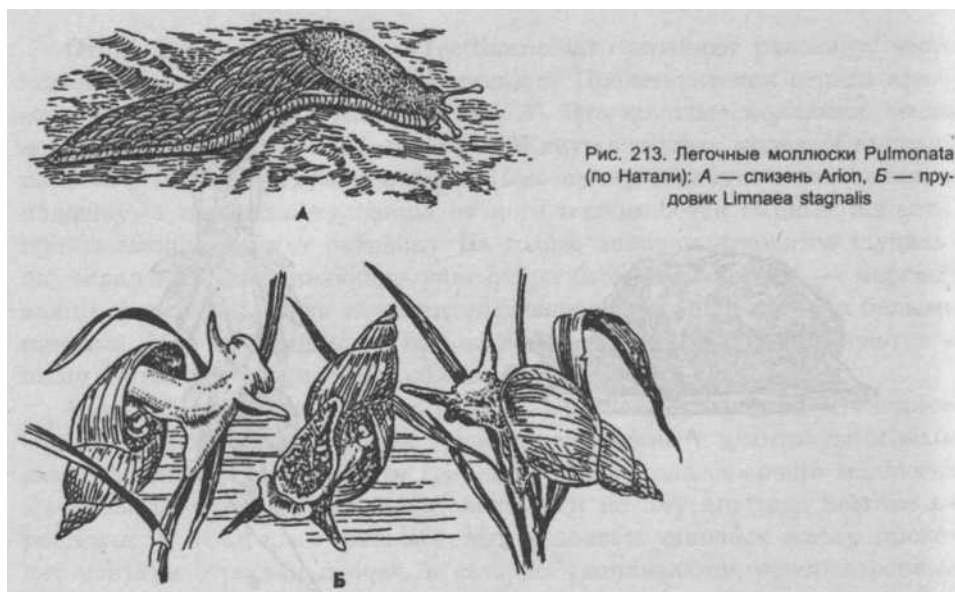


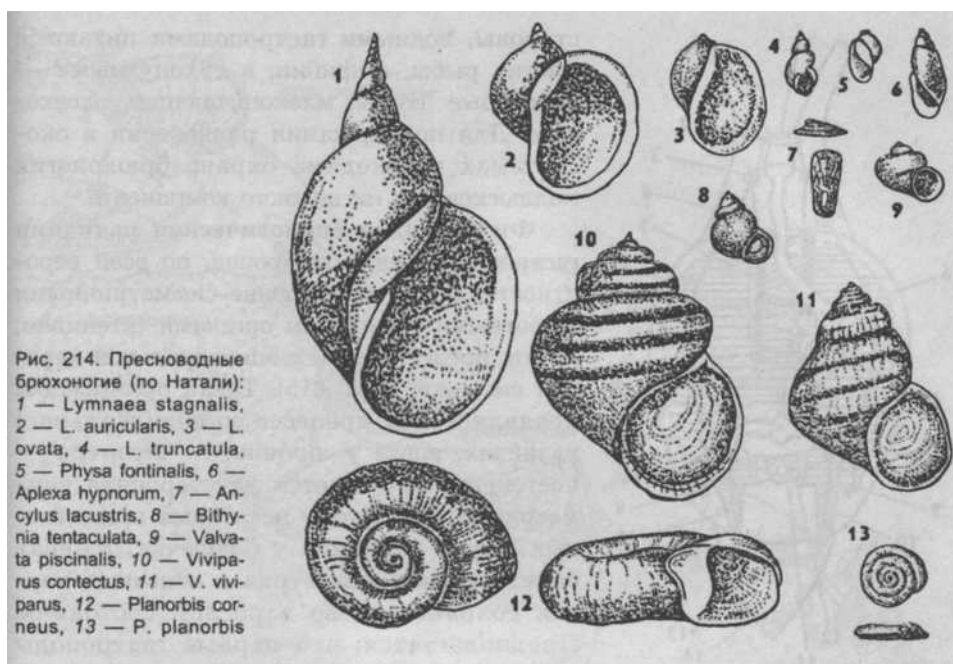
Рис. 212. Заднежаберные моллюски (по Догелю): А — морской заяц *Aplysia depilans*, Б — голожаберный моллюск *Catriona*; 1 — щупальца, 2 — голова, 3 — адаптивные жабры; В — морской ангел *Clione limacina*, Г — бертелиния Бертелиния



К надотряду Стебельчатоглазых относятся многообразные сухопутные улитки, слизни (рис. 213, А). Крупные улитки виноградная (*Helix pomatia*) и тропические виды рода *Achatina* используются в пищу в некоторых странах. Ряд наземных улиток (*Zebrina*, *Fruticicola* и др.) являются промежуточными хозяевами ланцетовидного сосальщика. Некоторые слизни (*Deroceras*, *Parmacella* и др.) вредят сельскохозяйственным растениям на увлажненных почвах. Часто встречаются слизни *Limax*. Большинство легочных моллюсков растительноядные или детритофаги и играют существенную роль в разложении растительного опада, способствуя почвообразованию.

Надотряд Сидячеглазые объединяет пресноводных и некоторых сухопутных улиток (рис. 213, Б). У них глаза расположены у основания второй пары щупалец. Сюда относятся широко распространенные в пресных водах прудовики (*Limnaea*), катушки (*Planorbis*, рис. 214). Среди пресноводных моллюсков имеются промежуточные хозяева гельминтов. Так, малый прудовик (*Limnaea truncatula*) — промежуточный хозяин печеночного сосальщика. Прудовики и катушки — вторичноводные животные, обладающие органом воздушного дыхания — легким.

Практическое значение гастропод. Промысел съедобных брюхоногих моллюсков уступает по объему промыслу двустворчатых и головоногих. Однако население морских побережий часто используют в пищу таких брюхоногих, как морское блюдце (*Patella*), морское ухо (*Haliotis*), трубачи (*Buccinum*), литторины (*Littorina*), морские зайцы (*Aplysia*) и др. В неко-



торых странах едят крупных сухопутных улиток родов *Achatina*, *Helix*, а также слизней. В России ведется планомерный промысел трубачей рода *Buccinum* в морях Дальнего Востока и из них изготавливают консервы.

Широко ведется промысел брюхоногих с целью использования раковин красивой формы и перламутра для изготовления украшений и ювелирных изделий. Из толстостенных раковин с розовым, оранжевым внутренним слоем (*Cassis*, *Strombus*) вырезают камеи (обычно это рельеф с изображением профильного портрета). Особенно красивы изделия из перламутра *Halotis*: ожерелья, броши. Перламутр раковин используется для изделий с инкрустацией, шкатулок, ваз, мебели. В музеях мира хранятся многие камеи, изделия из перламутра, представляющие большую художественную ценность.

Сухопутные улитки могут вредить культурным растениям. Так, вредит винограду виноградная улитка, а огородным культурам — слизни. Некоторые пресноводные брюхоногие (малый прудовик) и сухопутные улитки являются промежуточными хозяевами сосальщиков. Но не нужно забывать о главном биоценотическом значении брюхоногих моллюсков в природе. Их численность и видовое многообразие велики, и они играют существенную роль в биологическом круговороте. Большинство гастропод питается водорослями, детритом, и потому они имеют важное значение в разрушении и минерализации органических остатков. С другой

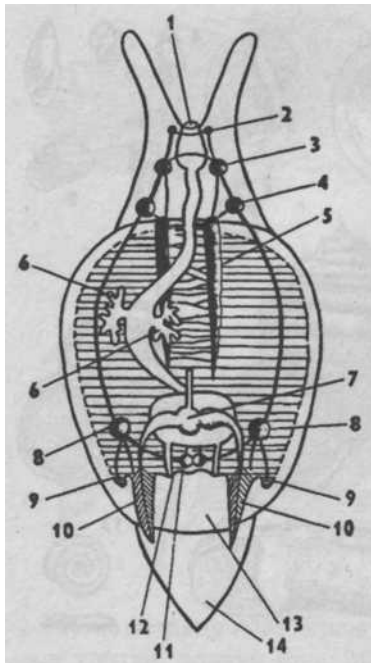


Рис. 215. Гипотетический предок брюхоногих (по Штемпелю): 1 — рот, 2 — буккальный ганглий, 3 — церебральный ганглий, 4 — плевральные ганглии, 5 — pedalный ствол, 6 — печень, 7 — желудочек сердца, 8 — париетальные ганглии, 9 — осфрадии, 10 — ктенидии, 11 — висцеральные ганглии, 12 — отверстие почки, 13 — мантийная полость, 14 — задний конец ноги

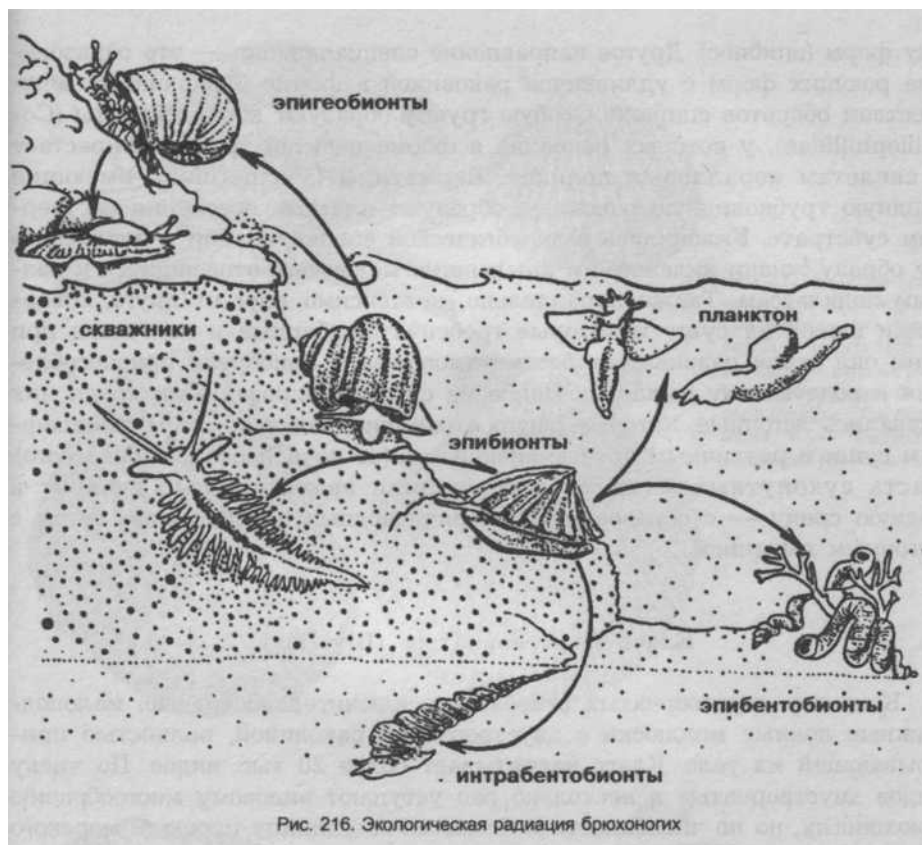
стороны, водными гастроподами питаются многие рыбы, амфибии, а сухопутными — некоторые птицы, млекопитающие, насекомые. Для поддержания равновесия в экосистемах необходима охрана брюхоногих моллюсков как их важного компонента.

Филогения и экологическая радиация гастропод. Предки гастропод, по всей вероятности, были двусторонне-симметричными животными с парными органами (ктенидии, почки, предсердия) и с эпинеуральной нервной системой (рис. 215). Такая организация проявляется в процессе индивидуального развития, когда у личинки — велигера — постепенно нарушается двусторонняя симметрия. Кроме того, у некоторых примитивных родов, например у блюдечка (*Patella*), билатеральная симметрия в основных чертах сохраняется во взрослом состоянии. Предполагается, что первые гастроподы внешне были подобны *Patella*, но небольших размеров, с раковиной в форме колпачка. В процессе эволюции происходило увеличение размеров моллюсков, удлинение туловища и образование спирально закрученной раковины, в которую могло втягиваться в случае опасности все тело животного. Спирально закрученная раковина в форме турбоспирали имела наиболее оптимальные показатели

емкости, прочности и расположения центра тяжести.

Среди современных подклассов брюхоногих моллюсков наиболее примитивными можно считать кругожаберных (*Cyclobranchia*) и кожножаберных (*Scutibranchia*), имеющих наибольшее число плезиоморфных особенностей. У них в меньшей степени нарушена билатеральная симметрия: сохранились парные ктенидии, почки, предсердия; наиболее полно представлены парные ганглии нервной цепочки. У отдельных видов вместо pedalных ганглиев имеются короткие pedalные стволы, напоминающие таковые у моноплакофор. Примитивное состояние радулы наблюдается у кругожаберных.

Следующую ступень по степени эволюционной продвинутости признаков представляют гребенчатожаберные (*Pectinibranchia*). Они утрачивают билатеральную симметрию (один ктенидий, одна почка, одно пред-



сердце), наблюдается слияние висцеральных ганглиев, укорачиваются правые коннективы, усложняется радула.

Нет сомнения, что подклассы легочных (Pulmonata) и заднежаберных (Opisthobranchia) представляют самостоятельные и наиболее продвину-тые ветви эволюции по сравнению с переднежаберными. Важным апо-морфным признаком легочных явилось образование легкого, а также гермафродитизм и обязательное прямое развитие. Заднежаберные —особо уклонившаяся группа с выраженной тенденцией к утрате ракови-ны и сложному преобразованию ноги.

Итак, схему филогении можно представить таким образом, что от ис-ходных примитивных билатеральных гастропод обособились три направ-ления: к предкам переднежаберных, легочных и заднежаберных.

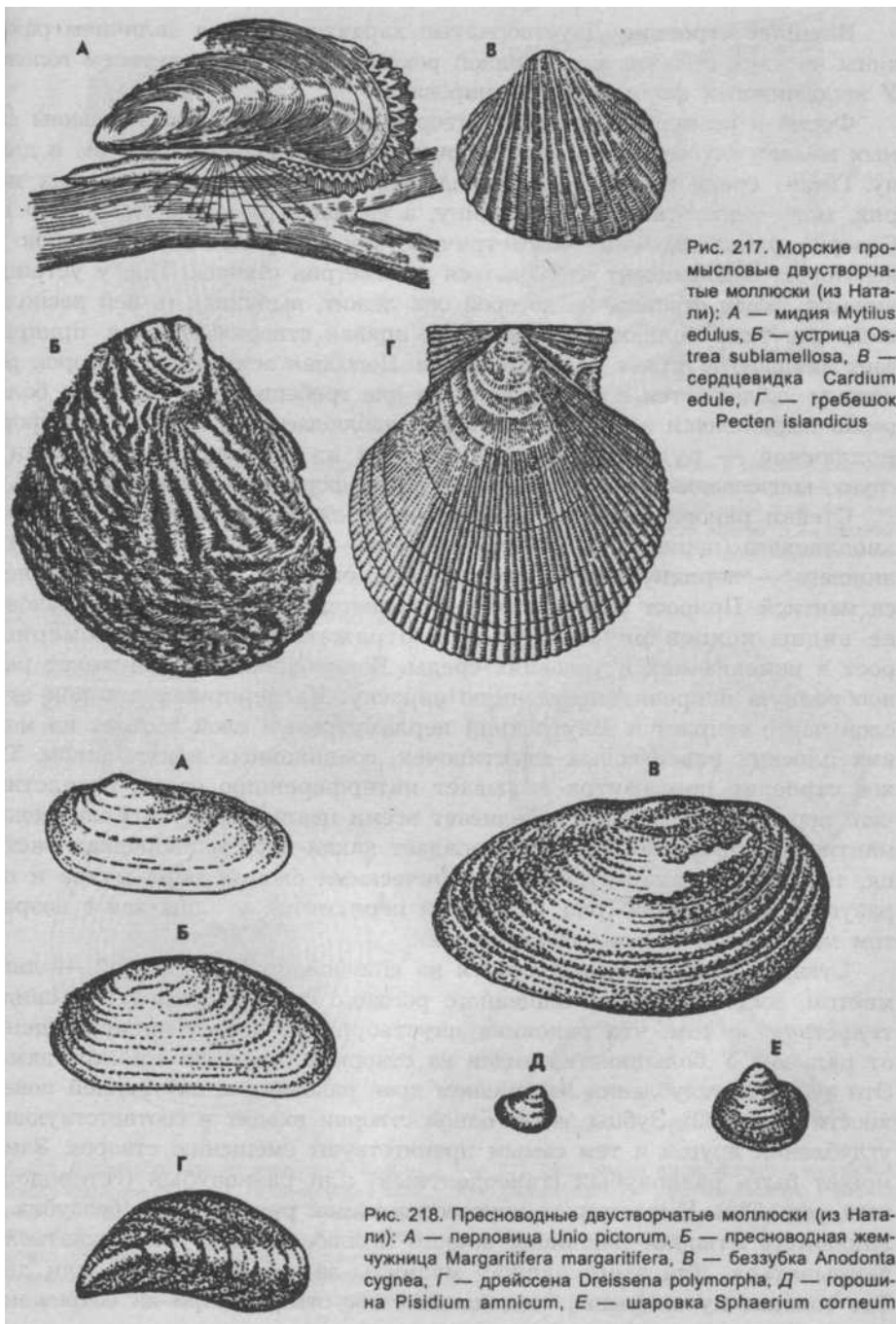
Экологическое разнообразие у гастропод превосходит все другие классы моллюсков (рис. 216). Основное направление экологической эво-люции проявилось в совершенствовании специализации ползающих по

дну форм (эпибиос). Другое направление специализации — это образование роющих форм с удлиненной раковиной в форме буравчика со множеством оборотов спирали. Особую группу образуют кораллобионты (*Coralliophilidae*), у которых раковина в форме извитой трубки прирастает к скелетам коралловых полипов. Верметиды (*Vermetidae*), имеющие сходную трубковидную раковину, образуют плотные поселения на твердом субстрате. Уклонились в экологической специализации к плавающему образу жизни килевогие и крылоногие моллюски, относящиеся к разным подклассам. Также параллельно, независимо друг от друга, совершили выход на сушу некоторые гребенчатожаберные и легочные; при этом они стали развиваться без метаморфоза и приобрели приспособления к воздушному дыханию. Наиболее специализированными среди них оказались легочные, которые распространились почти по всем ландшафтам суши и различным ярусам биоценозов (от почвенного до древесного). Часть сухопутных моллюсков совершили эволюционный возврат в водную среду — с образованием вторичноводных пресноводных форм с легочным дыханием.

Класс Двустворчатые (*Bivalvia*)

К классу двустворчатых относятся исключительно водные, малоподвижные донные моллюски с двустворчатой раковиной, полностью прикрывающей их тело. Класс насчитывает более 20 тыс. видов. По числу видов двустворчатые в несколько раз уступают видовому многообразию брюхоногих, но по численности и биомассе на единицу площади морского дна им нет равных. Они способны к агрегации и образуют массовые скопления. Двустворчатые в основном относятся к группе биофильтраторов, питающихся взвешенными в воде частицами органических веществ и мелким планктоном, и потому играют существенную роль в биологической очистке вод. У большинства видов сильно развиты пластинчатые жабры, выполняющие не только дыхательную, но и фильтрующую функцию. Поэтому этот класс имеет еще второе название — Пластинчатожаберные (*Lamellibranchia*). В связи с пассивным движением и питанием у двустворчатых редуцировалась голова. Все особенности их внешнего и внутреннего строения отражают их экологическую специализацию к малоподвижному или неподвижному образу жизни.

К двустворчатым относятся широко распространенные в морях промысловые моллюски: мидии, устрицы, гребешки, сердцевидки (рис. 217). В пресных водах часто встречаются: беззубки, перловицы, шаровки, дрейссены (рис. 218). Двустворчатые моллюски имеют большое промысловое значение. Люди их используют в пищу и как сырье. Кроме того, они представляют ценный корм для рыб и других животных.



Внешнее строение. Двустворчатые характеризуются наличием раковины из двух створок, клиновидной роющей ногой и отсутствием головы. У неподвижных форм нога редуцирована.

Форма и размеры раковин двустворчатых сильно варьируют. Раковины самых мелких глубоководных двустворчатых не превышают 2—3 мм в длину. Гигант среди моллюсков — тридакна, обитающая в тропических морях, может достигать 1,4 м в длину, а ее масса может быть до 200 кг. Створки раковины чаще симметричны, как у сердцевидок, беззубок. У некоторых видов может наблюдаться асимметрия створок. Так, у устрицы нижняя, левая створка, на которой она лежит, выпуклая (в ней расположено все тело моллюска), а верхняя, правая створка плоская, прикрывает нижнюю и играет роль крышечки. Подобная асимметрия створок раковины наблюдается и у лежащего на дне гребешка (*Pecten*). Еще более резко выраженная асимметрия створок наблюдается у ископаемых форм моллюсков — рудистов, у которых одна из створок, погруженная в грунт, конусовидная, а другая — плоская в форме крышечки (рис. 219).

Стенки раковины обычно состоят из трех слоев: наружного — конхиолинового (периостракум), внутреннего — известкового (остракум) и нижнего — перламутрового (гипостракум, рис. 220). Раковина выделяется мантией. Прирост раковины осуществляется краем мантии. На раковине видны концентрические линии, отражающие ее неравномерный рост в изменяющихся условиях среды. Конхиолиновый слой имеет разнообразную покровительственную окраску. На вершинах створок этот слой часто стирается. Внутренний перламутровый слой состоит из мелких плоских известковых пластинок, соединенных конхиолином. Такое строение перламутра вызывает интерференцию света, вследствие чего перламутровый слой переливается всеми цветами радуги. Если между мантией и створкой раковины попадает какая-нибудь инородная частица, то она обволакивается концентрическими слоями перламутра и образуется жемчужина (рис. 221). Слой перламутра утолщается с возрастом моллюска и ростом его раковины.

Створки раковины соединяются на спинной стороне связкой — лигаментом, состоящим из утолщенного рогового слоя раковины. Это свидетельствует о том, что раковина двустворчатых имеет происхождение от цельной. У большинства видов на створках раковины имеется замок. Это зубцы и углубления на спинном крае раковины с внутренней поверхности (рис. 222). Зубцы замка одной створки входят в соответствующие углубления другой и тем самым препятствуют смещению створок. Замок может быть равнозубый (таксодонтный) или разнозубый (гетеродонтный, рис. 222). У некоторых двустворчатых замок редуцирован (беззубка — *Anodonta*). Створки раковины живого моллюска могут раскрываться и закрываться. Для этого служат мускулы-замыкатели (один или два). Это толстые пучки мышц, соединяющие обе створки. При их сокращении

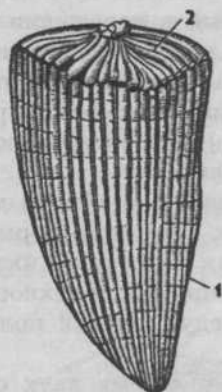


Рис. 219. Раковина ископаемого двустворчатого моллюска *Hippurites* (из Цителля): 1, 2 — асимметричные створки раковины

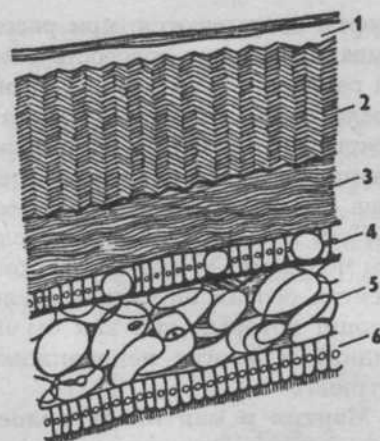


Рис. 220. Разрез через мантию и раковину беззубки (по Лейдигу): 1 — конхиолиновый слой, 2 — фарфоровидный слой, 3 — перламутровый слой, 4 — эпителий наружной поверхности мантии, 5 — соединительная ткань мантии, 6 — эпителий внутренней поверхности мантии

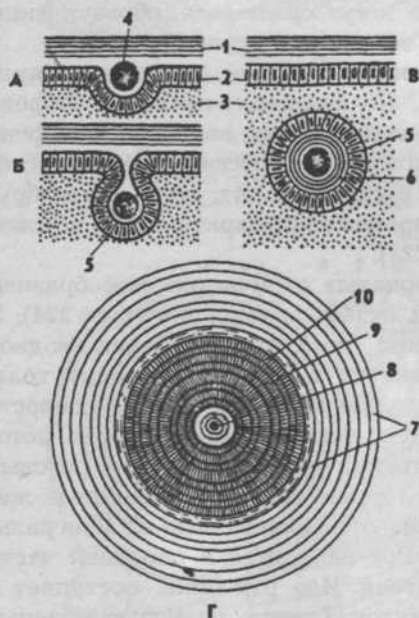


Рис. 221. Схема образования жемчуга: А, Б, В — последовательные стадии, Г — шлиф через жемчужину; 1 — перламутровый слой, 2 — мантийный эпителий, 3 — соединительная ткань, 4 — инородное тело, 5 — мантийный мешок, 6 — жемчужина, 7 — слои перламутра, 8 — ядро, 9 — конхиолиновые слои, 10 — призматические слои

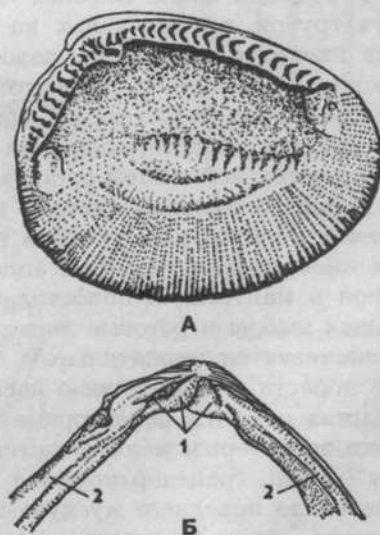


Рис. 222. Типы замков у двустворчатых моллюсков: А — равнозубый, Б — разнотoothed (по Ремане); 1 — главные зубы, 2 — второстепенные зубы

створки закрываются, при расслаблении открываются. Механизму раскрытия створок способствует лигамент, который в положении закрытой раковины находится в натянутом состоянии, подобно пружине, а при расслаблении мускулов-замыкателей приходит в исходное положение, раскрывая створки. В некоторых случаях раковина может быть редуцированной. Так, у моллюска-древоточца (*Teredo*) раковина прикрывает лишь 1/20 тела и представляет собой сверлящий аппарат.

Нога клиновидной формы служит для зарывания в грунт и медленного ползания. У некоторых прикрепляющихся к субстрату форм в ноге имеется особая биссусная железа, выделяющая биссусные нити, при помощи которых они как бы прирастают к твердой поверхности дна (мидия). У многих неподвижных форм нога редуцируется полностью (устрица).

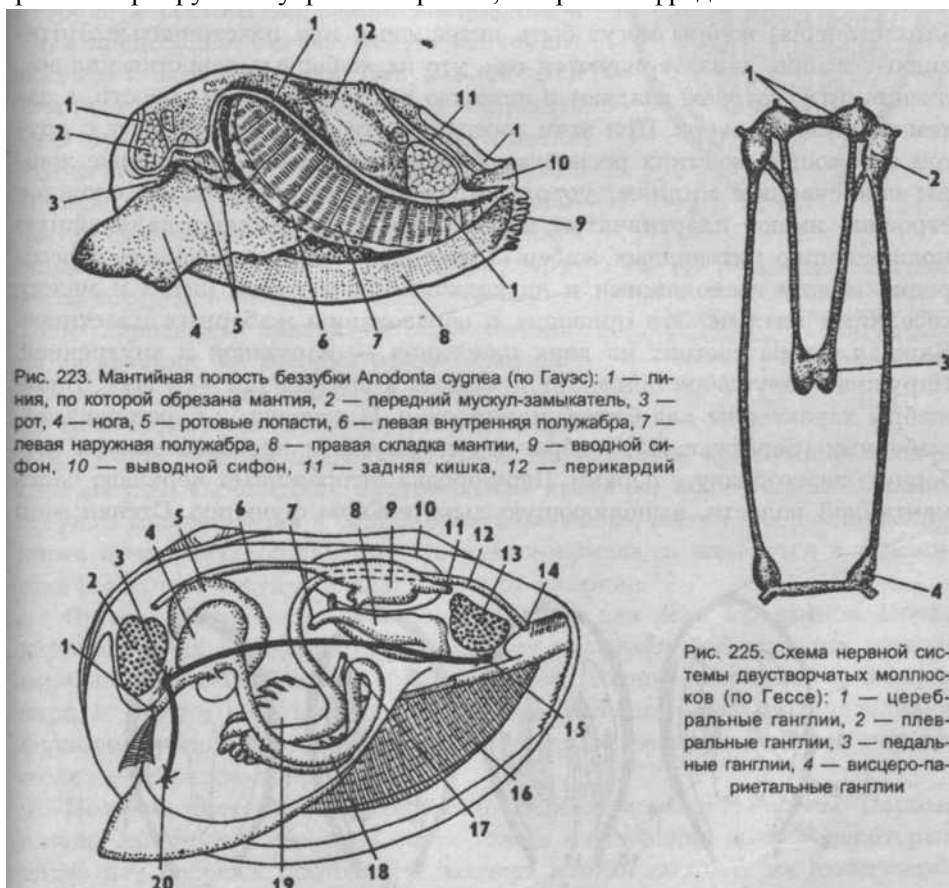
Мантия и мантийная полость. Мантия имеет форму двух складок кожи, свешивающихся со спины по бокам к брюшной стороне. Наружный слой мантии железистый, выделяет раковину. Внутренняя поверхность мантии покрыта мерцательным эпителием, движение ресничек которого обеспечивает ток воды в мантийной полости. Снизу складки мантии могут быть свободными, как у беззубки, а могут срастаться, образуя лишь отверстия для ноги в передней части и задние отверстия сифонов.

У роющих форм сифоны, образованные мантией, длинные, в виде двух трубок, выступающих из грунта. По нижнему, вводу сифону вода входит в мантийную полость, а по верхнему, выводу сифону выходит. Вода приносит в мантийную полость моллюска пищевые частицы и кислород. В мантийный комплекс органов входят: нога, две жабры, две ротовые лопасти, осфрадии и отверстия пищеварительной, половой и выделительной систем органов (рис. 223).

Пищеварительная система двустворчатых отличается своеобразием в связи с пассивным способом питания путем фильтрации (рис. 224). У них имеется фильтрующий аппарат. Вода, поступающая через вводной сифон в мантийную полость, направляется к переднему концу тела, омывая жабры и ротовые лопасти. Движение воды в мантийной полости обеспечивается мерцательным эпителием, покрывающим жабры, ротовые лопасти и внутреннюю поверхность мантии. На жабрах и ротовых лопастях имеются рецепторные клетки (органы вкуса) и ресничные желобки, по которым мелкие частицы пищи, отсортированные от минеральных частиц, транспортируются в рот. Рот находится в передней части тела около переднего мускула-замыкателя. Из рта пища поступает в пищевод, затем в энтодермальный желудок. Глотка, радула и слюнные железы в связи с редукцией головы у двустворчатых отсутствуют. В желудок впадают протоки двулопастной печени. Кроме того, в желудке имеется кристаллический стебелек, выделяющий пищеварительные ферменты. От желудка отходит средняя кишка, которая потом переходит в заднюю, открывающуюся анальным отверстием в мантийную полость.

Задняя кишка двустворчатых обычно пронизывает желудочек сердца. Экскременты из мантийной полости током воды выбрасываются через выводной сифон наружу.

Нервная система двустворчатых упрощена в сравнении с брюхоногими. В связи с редукцией глотки церебральные ганглии слились с плевральными и образовались цереброплевральные сдвоенные узлы (рис. 225). В ноге имеются педальные ганглии, связанные коннективами с первой парой узлов. В заднем конце тела, под задним мускулом-замыкателем располагается третья пара узлов — висцеропариетальные, которые иннервируют внутренние органы, жабры и осфрадии.



Органы чувств развиты слабо. В ноге имеютсястатоцисты — органы равновесия, иннервируемые церебральными ганглиями. У основания жабер находятся осфрадии — органы химического чувства. Рецепторные клетки располагаются на жабрах, ротовых лопастях, краях мантии и на сифонах. Имеются случаи образования глаз по краю мантии у гребешка или на сифонах у сердцевидок.

Органы дыхания представлены ктенидиями — жабрами. В пределах класса двустворчатых жаберный аппарат варьирует (рис. 226). У наиболее примитивных двустворчатых — первичножаберных (Protobranchia) имеется пара типичных ктенидиев с перистыми лепестками. У жаберных (Autobranchia) жабры могут быть нитевидные или пластинчатые. Нитевидные жабры характеризуются тем, что их жаберные лепестки удлинились в нити, которые спадают в нижнюю часть мантийной полости, а затем загибаются вверх. При этом соседние нити скрепляются друг с другом с помощью жестких ресничек, образуя пластинки. Нитевидные жабры свойственны мидиям, устрицам, гребешкам. Еще более сложное строение имеют пластинчатые жабры. Они представляют дальнейшую модификацию нитевидных жабер. У них возникают поперечные перегородки между восходящими и нисходящими участками нитей и между соседними нитями. Это приводит к образованию жаберных пластинок. Каждая жабра состоит из двух пластинок — наружной и внутренней. Наружная полужабра прилегает к мантии, а внутренняя — к ноге. Такие жабры характерны для беззубок, перловиц. И наконец, у перегородчатожаберных (Septibranchia) жабры редуцированы и преобразованы в жаберную перегородку с порами. Перегородка отгораживает верхнюю часть мантийной полости, выполняющую дыхательную функцию. Стенки этой

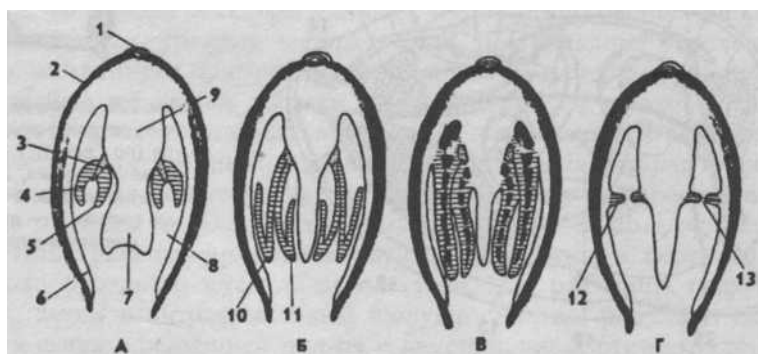


Рис. 226. Жаберный аппарат двустворчатых моллюсков: А — первичножаберные Protobranchia, Б, В — жаберные Autobranchia, Г — перегородчатожаберные Septibranchia (из Ланга); 1 — лигамент, 2 — створка раковины, 3 — ось ктенидия, 4 — наружный лепесток ктенидия, 5 — внутренний лепесток, 6 — мантия, 7 — нога, 8 — мантийная полость, 9 — туловище, 10 — наружная нить ктенидия, 11 — внутренняя нить, 12 — жаберная перегородка, 13 — отверстие в перегородке

дыхательной полости имеют густую сеть кровеносных сосудов, где происходит газообмен. Морфологический ряд жабер — от ктенидиев к нитевидным и пластинчатым жабрам — отражает основную эволюционную тенденцию в изменении органов дыхания у двустворчатых моллюсков.

Кровеносная система (рис. 227). Сердце двустворчатых расположено на спинной стороне и состоит из одного желудочка и двух предсердий. Сквозь желудочек сердца проходит задняя кишка. Это объясняется тем, что сердце закладывается в эмбриогенезе как парное по бокам кишки, а затем эти зачатки соединяются над и под кишкой. Парное происхождение сердца у двустворчатых подтверждается фактом наличия двух сердец у моллюска Агса. Кровь циркулирует по сосудам и лакунам. От желудочка отходят передняя и задняя аорты, ветвящиеся на артерии, из которых кровь переходит в лакуны. Венозная кровь от внутренних органов собирается в крупную продольную лакуну под сердцем. Из лакуны кровь переходит в приносящие жаберные сосуды. Окисленная артериальная кровь из жабер по выносящим сосудам возвращается в сердце. Частично кровь, минуя жабры, проходит через почки, освобождаясь от продуктов обмена, и вливается в выносящие жаберные сосуды, впадающие в предсердие.

Органы выделения — почки, типичные для всех моллюсков. Почки двустворчатых с железистыми стенками называют боянусовыми органами. Они имеют V-образную форму и одним концом открываются в перикард, а другим — в мантийную полость. Дополнительно выделительную функцию выполняет стенка перикарда, видоизмененная в виде парных желез — кеберовых органов.

Половая система. Двустворчатые моллюски раздельнополы. Парные гонады залегают в передней части тела и в основании ноги. У некоторых видов нет половых протоков и половые клетки выходят из гонад через разрывы тканей в мантийную полость. Но могут быть и парные половые протоки (яйцеводы или семяпроводы), открывающиеся половыми отверстиями в мантийную полость. Оплодотворение наружное. Мужские половые клетки из мантийной полости самцов выходят через сифон наружу, а затем током воды затягиваются в мантийную полость женских особей,

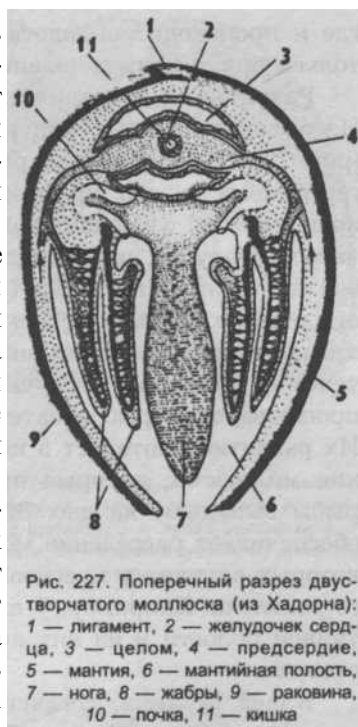


Рис. 227. Поперечный разрез двустворчатого моллюска (из Хадорна): 1 — лигамент, 2 — желудочек сердца, 3 — целом, 4 — предсердие, 5 — мантия, 6 — мантийная полость, 7 — нога, 8 — жабры, 9 — раковина, 10 — почка, 11 — кишка

где и происходит оплодотворение яиц. Такое оплодотворение возможно только при тесных скоплениях моллюсков.

Развитие. У большинства двустворчатых развитие с метаморфозом. Из оплодотворенных яиц развивается планктонная личинка — велигер (рис. 228), выполняющая расселительную функцию. Впоследствии велигер оседает на дно, прикрепляясь биссусной нитью, теряет парус и превращается во взрослого моллюска. У некоторых пресноводных двустворчатых (беззубка, перловица) метаморфоз протекает с образованием особой личинки — глохидия (рис. 229). Глохидий имеет тонкостенную двустворчатую раковину с крючками на брюшном крае. Он плавает в воде, хлопая створками, приводимыми в движение мощным мускулом-замыкателем. С помощью биссусной нити глохидий прикрепляются к жабрам проплывающих рыб и затем зубцами раковины внедряются в их ткани. Их развитие протекает в коже рыб. Из глохидиев формируются маленькие моллюски, которые через разрыв опухолевых бугорков на коже рыбы выпадают на дно. Эктопаразитизм личинок двустворок на рыбах обеспечивает расселение моллюсков вверх и вниз по течению рек. В некоторых случаях у пресноводных двустворок встречаются случаи прямого развития. Например, у шаровок (*Sphaerium*) яйца развиваются в мантийной полости и из них вылупляются сформированные маленькие двустворки.

Класс Bivalvia, согласно современной системе, подразделяется на три надотряда: надотряд Первичножаберные (Protobranchia), надотряд Жаберные (Autobranchia) и надотряд Перегородчатожаберные (Septibranchia).

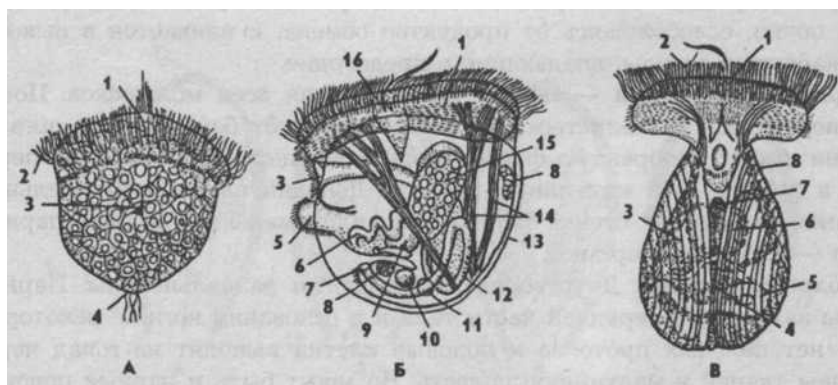


Рис. 228. Развитие дрейссены *Dreissena polymorpha* (по Мак-Брайду): А — трохофора, Б — велигер сбоку, В — велигер спереди; 1 — султан ресниц, 2 — прототрох, 3 — рот, 4 — задний султан ресниц, 5 — нога, 6 — зачаток жабры, 7 — анальное отверстие, 8 — мускул-замыкатель, 9 — педальный ганглий, 10 — висцеральный ганглий, 11 — зачаток сердца, 12 — средняя кишка, 13 — створка раковины, 14 — мускульные тяжи, 15 — печень, 16 — парус

Надотряд Первичножаберные (Protobranchia).

Включает наиболее примитивных двустворчатых. Для многих из них характерно примитивное строение жабер, которые представлены парными перистыми ктенидиями. Замок раковины многозубчатый, таксодонтный. Зубцы замка примерно одинаковые по форме; их число нарастает по мере роста раковины. Нога клиновидная, с небольшой подошвой, без биссусной железы. В ноге имеются статоцисты открытого типа. Плевральные ганглии обособлены от церебральных. Обитают преимущественно в северных морях. Большинство видов собиратели-грунтоеды. У них ротовые лопасти крупные и длинные придатки, при помощи которых они собирают детрит.

К первичножаберным относятся мелкие формы морских двустворок, например *Nuculana*, *Goldia*. Наиболее обычен вид *Nuculana pernula*, образующая плотные поселения (рис. 230).

Надотряд Жаберные (Autobranchia). Это самый многочисленный по числу видов надотряд двустворчатых с типичными для них жабрами — видоизмененными ктенидиями с нитевидными жаберными лепестками, образующими восходящие и нисходящие колена. Нити каждой стороны жабры образуют одну полужабру, и потому в мантийной полости имеются четыре пластинчатые полужаберы. Нити каждой полужаберы могут быть свободными и соединяться между собой лишь щетинками — это нитевидные жаберы. А в том случае,

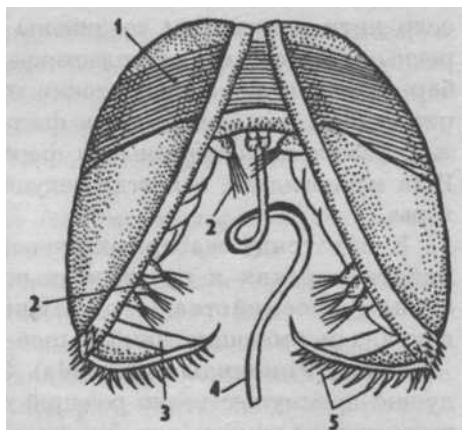


Рис. 229. Глохийдий беззубки *Anodonta celensis* (по Герберсу): 1 — мускул-замыкатель, 2 — чувствующие щетинки, 3 — зубец раковины, 4 — нить биссуса, 5 — краевые зубчики на зубце раковины

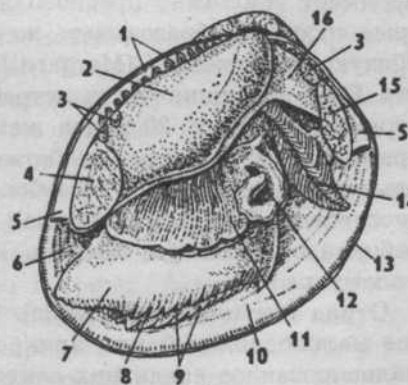


Рис. 230. Первичножаберный моллюск *Nuculana retula* (по Иванову): 1 — выросты мантии, 2 — туловище, 3 — мускулы ноги, 4 — передний мускул-замыкатель, 5 — часть обрезанной левой мантии, 6 — рот, 7 — нога, 8 — подошва ноги, 9 — папиллы ноги, 10 — правая мантия, 11 — ротовые лопасти, 12 — придатки ротовых лопастей, 13 — мантийные мышцы, 14 — левый ктенидий, 15 — задний мускул-замыкатель, 16 — слизистая мантийная железа

если нити полужабры соединены между собой многочисленными поперечными мостиками, это пластинчатые жабры. Между этими типами жабр имеются морфологические переходы. Кроме дыхательной функции жабры выполняют роль фильтра для выцеживания пищевых частиц. Замки разнообразны по форме, у некоторых форм редуцированы. Нога клиновидная, а иногда редуцирована. По типу питания — фильтраторы.

К надотряду жаберных относится восемь отрядов и более 100 семейств морских и пресноводных двустворок. Рассмотрим некоторые отряды и семейства, отражающие экологическое многообразие надотряда и имеющие наибольшее практическое значение.

Отряд Униониды (Unionida). Это пресноводные двустворчатые, ведущие преимущественно роющий образ жизни (рис. 218). Раковина с гетеродонтным замком или без замка. Нога клиновидная, без биссуса. Жабры пластинчатые. Развитие с личинкой — глохидием или прямое. Наиболее часто встречаются в реках такие двустворки, как беззубки (*Anodonta*), перловицы (*Unio*). В реках севера Евразии нередки пресноводные жемчужницы (*Margaritifera*), а на Дальнем Востоке крупные гребенчатки — кристарии (*Cristaria*). В некоторых странах унионид используют в пищу, особенно для откорма животных. Из раковин унионид раньше делали бельевые пуговицы. Наибольшее практическое значение имеет семейство пресноводных жемчужниц (*Margaritiferidae*), которые способны образовывать жемчуг. Издавна в России добывали европейскую жемчужницу (*Margaritifera margaritifera*) для получения жемчуга. Этот вид хищнически истреблен и занесен в Красную книгу. Всего встречается свыше 20 родов жемчужниц, обитающих в Евразии и Северной Америке. Среди семейства унионид (*Unionidae*) имеются промысловые виды перловниц и беззубок с красивым перламутром. К их числу относятся гребенчатки (*Cristaria*), раковина которых достигает 34 см. Из гребенчаток в Китае, Японии, Индокитае изготавливают изделия из перламутра.

Отряд Митилиды (Mytilida). В основном морские двустворки, ведущие малоподвижный или прикрепленный образ жизни. Наименее специализированное среди них семейство арок (*Arcidae*). Арки имеют симметричные створки с равнозубым замком. Нога хорошо развита и снабжена особой присоской для прикрепления. Преимущественно неподвижны. К числу более специализированных семейств относятся неподвижные устрицы (*Ostreidae*) и мидии (*Mytilidae*). Наряду с арками устрицы и мидии относятся к важнейшим промысловым видам моллюсков, используемых в пищу. Устрицы обладают несимметричной раковиной. У них один мускул-замыкатель, замка нет, жабры нитевидные, нога отсутствует. Известно около 50 видов устриц. Их мировая добыча достигает нескольких десятков тысяч тонн в год. Существует множество ферм с ус-

тричными банками, где разводят устриц. Мидии обладают раковиной с симметричными створками с сине-фиолетовым перламутром. Нога у мидий маленькая, с биссусной железой. Мидии прикрепляются ко дну при помощи биссусных нитей. Из мускулов-замыкателей передний мускул меньше заднего. Жабры нитевидные. Мировая добыча мидий в год составляет около 250 тыс. т.

Мидии и устрицы — эффективные биофильтраторы, имеющие существенное значение в биологической очистке вод.

К митилидам относятся также камнеточцы из семейства морских фиников (*Lithophagidae*), близкие к мидиям. Они протачивают ходы в известняке при помощи кислого секрета мантийной железы и прикрепляются к стенкам ходов биссусом, выставляя наружу сифоны. Наиболее широко известна средиземноморская литофага (*Lithophaga lithophaga*). Камнеточцы могут служить доказательством вековых колебаний уровня моря.

Особый подотряд составляют морские жемчужницы (*Pteriina*). Самый лучший жемчуг дают пинктады (*Pinctada*) и птерии (*Pteria*). У них раковины крупные, с толстым перламутром, с прямым замковым краем. Эти неподвижные моллюски прикрепляются ко дну при помощи биссуса.

Отряд Пектинида (Pectinida). Пектинида включают ряд семейств, среди которых центральное место занимает семейство морских гребешков (*Pectinidae*). Это крупные моллюски с асимметричными створками раковины. Замковый край прямой, с угловатыми выступами. Наружный край раковины с радиальными ребрами. Нога рудиментарна. Развит один мускул-замыкатель. Гребешок может переплывать на небольшие расстояния, сокращая мускул-замыкатель и хлопая створками. При захлопывании створок вода выталкивается из раковины и гребешок приобретает реактивное движение. Среди гребешков много промысловых видов. На Дальнем Востоке в пищу употребляют *Patinopecten yessoensis*.

Отряд Люцинида (Lucinida). Это обитатели морей и пресных вод. Сюда относится около 30 семейств, из которых часто встречаются в пресных водах семейство горошин (*Pisidiidae*) и семейство шаровок (*Euperidae*). Это мелкие двустворки с прямым развитием. Яйца у них развиваются в выводковых камерах на внутренних жабрах.

Отряд Венериды (Venerida). Самый обширный отряд двустворчатых, включающий около 40 семейств. Сюда относятся самые крупные двустворки семейства тридакн (*Tridacnidae*). Среди них самый крупный вид — *Tridacna gigas* из Индо-Тихоокеанского региона. Тридакны лежат на спинной стороне раскрытыми створками вверх. Мускул-замыкатель один. В утолщенном крае мантии тридакн живут симбиотические водоросли — зооксантеллы, которых они частично переваривают. Семейства сердцевидок (*Cardiidae*) и венерид (*Veneridae*) — обширные группы морских тепловодных двустворок. Раковина сердцевидок напоминает по фор-

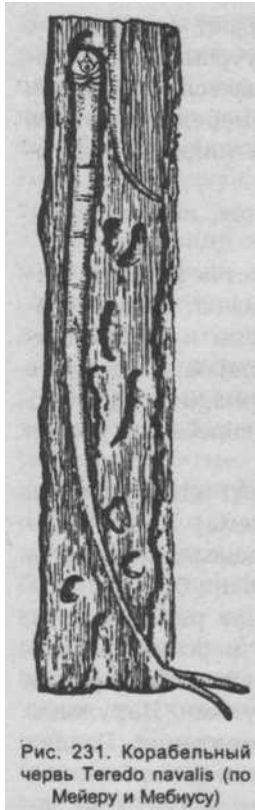


Рис. 231. Корабельный червь *Teredo navalis* (по Мейеру и Мебиусу)

ме сердце. Замок хорошо развит. Нога длинная, и с ее помощью сердцевидки зарываются и даже подпрыгивают, спасаясь от врагов. Сердцевидки и венериды съедобны. Крупные виды являются промысловыми.

В пресных и солоноватых водах встречаются представители семейства дрейссен (*Dreissenidae*). Раковины дрейссен внешне похожи на мидий и прикрепляются к субстрату также при помощи биссуса. Однако они отличаются по своему строению. Наиболее широко распространена *Dreissena polymorpha*, встречающаяся в реках, а также в опресненных участках Черного и Каспийского морей. Они образуют плотные поселения и нередко наносят вред, засоряя водотоки и трубы.

Среди венерид имеются экологически уклонившиеся семейство камнеточцев — фолад (*Pholadidae*) и семейство древоточцев (*Teredinidae*). Они обладают сверлильным аппаратом на раковине и длинными сифонами. Фолады — довольно крупные моллюски, до 12 см в длину. Они повреждают известняки, песчаники и даже бетон. Древоточцы обладают червеобразным телом, поэтому их называют «корабельными червями». На переднем конце тела у них находится маленькая раковина, а на заднем — длинные сифоны. В наших морях пять видов древоточцев. В Черном море наиболее распространен *Teredo navalis* (рис. 231).

Надотряд Перегородчатожаберные (*Septibranchia*). Это небольшие морские, преимущественно глубоководные моллюски. Типичным представителем является *Cuspidaria*. У них вместо жабер, видоизмененных в перегородки, функционируют наджаберные участки мантийной полости. Раковина с оттянутым задним концом, из которого выдаются сифоны. Замок редуцирован. Нога клиновидная, с бороздой. Преимущественно хищники.

Практическое значение двустворчатых моллюсков

Промысловое значение. Издавна люди, живущие по берегам морей и рек, использовали двустворчатых моллюсков в пищу себе и домашним животным, а из их раковин изготавливали домашнюю утварь и украшения. Остатки моллюсков археологи находят на древних стоянках людей. С ростом населения на Земле и с развитием технических способов добы-

чи моллюсков на кораблях-тральщиках объем мировой добычи моллюсков вначале непрерывно возрастал. Например, в 1962 г. мировая добыча двустворчатых составляла 17 млн. ц (50% от всех добываемых морских беспозвоночных), а затем их добыча резко стала падать. Это стимулировало рост и развитие марикультуры двустворчатых моллюсков. Мари-культура — это искусственное разведение морских животных, которое имеет тысячелетнюю историю. Особенно больших успехов достигло разведение мидий и устриц в США, Японии и европейских странах — Франции, Испании, Италии. У нас возникли подобные хозяйства на берегах Черного, Белого, Баренцева и Японского морей. В питомниках по выращиванию устриц половозрелых самок моллюсков помещают в небольшие искусственные морские бассейны, где путем повышения температуры воды стимулируют вымет их половых продуктов. Оплодотворенную икру переносят в конические емкости, где развиваются личинки устриц. Личинок сортируют с помощью сит и самых крупных выпускают в бассейн, в котором поддерживается температура выше 20°C. При этом в бассейн постоянно поступает культура одноклеточных водорослей для их питания. Наконец, личинок, готовых к оседанию, переводят в бассейны с чистыми створками устриц или специальными коробками, где происходит формирование молодых устриц.

Но в последнее время на заводах по выращиванию устриц, мидий и морских гребешков используется более простая технология. На огороженной территории моря устанавливают плоты, к которым подвешивают коллекторы (веревки, метелки, поддоны), на которых оседают личинки моллюсков и дорастают за 2—3 года до товарных размеров. Морских гребешков обычно снимают с коллекторов и доращивают в индивидуальных сетках, погруженных в море. Однако на таких фермах невозможно проводить селекцию моллюсков, как в питомниках первого типа. В нашей стране в последние годы налажено разведение мидий, из которых делают консервы, при этом отходы производства идут на корм животным, а раковины — на удобрения.

Промысел моллюсков для получения перламутра и жемчуга еще существует, но сильно сократился за последние сто лет в связи с истощением природных ресурсов. Еще не так давно в России добывали в северных реках жемчужниц (*Margaritifera margaritifera*), от которых получали мелкий жемчуг — русский бисер, а перламутр раковин использовали для изготовления пуговиц и других поделок. Численность морских жемчужниц *Pteria*, *Pinctada* также резко сократилась.

Большим достижением в Японии явилось развитие марикультуры морской жемчужницы (*Pinctada*). Впервые производство искусственного жемчуга в промышленных масштабах было основано в Японии в 1907 г. на полуострове Сима. Но первоначально для получения жемчуга жемчужниц добывали в открытом море, и это тормозило производство. И только с се-

редины 50-х годов было налажено выращивание и самих моллюсков - жемчужниц. Это привело к резкому повышению эффективности производства жемчуга. В 80-х годах добыча жемчуга в Японии стала достигать 90 тыс. жемчужин в год. Технология жемчуговодства состоит в следующем.

Одни хозяйства выращивают жемчужниц до трехлетнего возраста и передают их в жемчуговодческие хозяйства. Там жемчужниц подвергают операции введения ядрышка (бусинки) в раковину жемчужницы. Вслед за ядрышком вводится еще и кусочек тела другого моллюска, что стимулирует выделение перламутра именно в этом участке мантии. Такая методика основана на основе физиологической реакции жемчужниц к изоляции живого инородного тела путем обволакивания его перламутром. Оперированных моллюсков помещают в сита, которые подвешивают к деревянным плотам. Глубину погружения моллюсков в морскую воду регулируют в зависимости от условий сезона. Через 1—2 года снимают «урожай»: извлекают из жемчужниц жемчужины. Затем проводится тщательная сортировка жемчуга по размерам и оттенкам, и из них изготавливаются различные ювелирные изделия.

Значение двустворчатых моллюсков в биологической очистке вод. В настоящее время резко возрастает значение двустворчатых моллюсков как биофильтраторов, очищающих водоемы от органического загрязнения. Выяснено, что моллюски поглощают и накапливают в своем теле тяжелые металлы и очищают воды от химического загрязнения. Фильтрующая активность двустворчатых очень велика — в среднем 1 л в час. Беззубки и перловицы в реках также представляют мощный биофильтр. При средних по объему поселениях этих моллюсков в реках на расстоянии 10 км ниже по течению от крупного поселка или небольшого города вода полностью очищается от органического загрязнения. Поэтому в настоящее время ставится вопрос не о промысле пресноводных ракушек, а об их охране для очистки вод. Искусственное разведение морских промысловых моллюсков также способствует биологической очистке морской воды и накоплению донного ила, в котором развивается богатая фауна донных беспозвоночных. Замечено, что в районе разведения моллюсков повышается общая продуктивность океана, в том числе и рыб, которые питаются моллюсками и другими беспозвоночными, развивающимися в их скоплениях.

Роль двустворчатых моллюсков велика в образовании осадочных пород. Отмирая, моллюски образуют на дне морей и океанов мощные пласты известковых осадочных пород. Ископаемые остатки двустворчатых моллюсков известны с кембрия. Во все геологические периоды они составляли господствующую группу морских беспозвоночных. Наиболее многочисленные виды ископаемых двустворок являются руководящими

формами, по которым определяют возраст пластов Земли. Из раковин моллюсков состоят горные породы: мрамор, известняки, ракушечник.

Вредные двустворчатые моллюски. Двустворчатые моллюски участвуют в обрастании днищ морских кораблей и гидротехнических сооружений. Разрабатываются составы покрытий, предохраняющих корабли от обрастания моллюсками.

Приносят вред моллюски-древоточцы, например корабельный червь (*Teredo navalis*), который протачивает ходы в деревянных сваях пристаней, днищах лодок. В борьбе с древоточцем дерево просмаливают. Каменным сооружениям на море вредят камнеточцы.

Мелкий двустворчатый моллюск дрейссена (*Dieissena polymorpha*) встречается в реках и опресненных морских водах (в Черном и Каспийском морях). Этот моллюск прикрепляется к твердому субстрату с помощью биссуса и образует значительные скопления, часто поселяется в водопроводных трубах и в водоводах, засоряя гидросооружения.

Филогенетические отношения и экологическая радиация двустворчатых моллюсков. Среди современных двустворчатых наиболее примитивны первичножаберные (*Protobranchia*). У них проявляются признаки предков: узловая нервная система с неслившимися церебральными и плевральными ганглиями, рудимент плоской подошвы на клиновидной ноге, настоящие перистые ктенидии, парные зачатки сердца.

От древних первичножаберных явно ведут свое начало *Autobranchia* с нитевидными или пластинчатыми жабрами — видоизмененными ктенидиями. Исходно у них нога с биссусной железой, хотя у многих видов биссусная железа существует только на фазе личинки. У многих видов, перешедших к неподвижному образу жизни, нога редуцирована. Экологическая специализация *Autobranchia* шла по пути совершенствования прикрепленного или роющего образа жизни, а также изменения жаберного аппарата, выполняющего дыхательную, фильтрующую и даже половую функции (на жабрах происходит развитие молоди). Наиболее уклонившийся надотряд представляют перегородчатожаберные (*Septibranchia*), у которых жабры редуцировались, а дыхательную функцию стали выполнять наджаберные полости.

Двустворчатые, по-видимому, ведут начало от гипотетических предков, имевших цельную раковину. Переход таких форм от жизни на камнях к более мягким субстратам привел к необходимости защиты тела с боков. Раковина перегнулась пополам и затем разделилась на две створки, связанные лигаментом. При этом образовался передний мускул-замыкатель. Первичные двустворчатые должны были отличаться от современных наличием головы с переднекишечными образованиями, а также прямым спинным краем без вершинных макушек. Переход к современным формам был связан с редукцией головы, с образованием заднего мускула-замыкателя, образованием ротовых лопастей. Позднее возник замок.

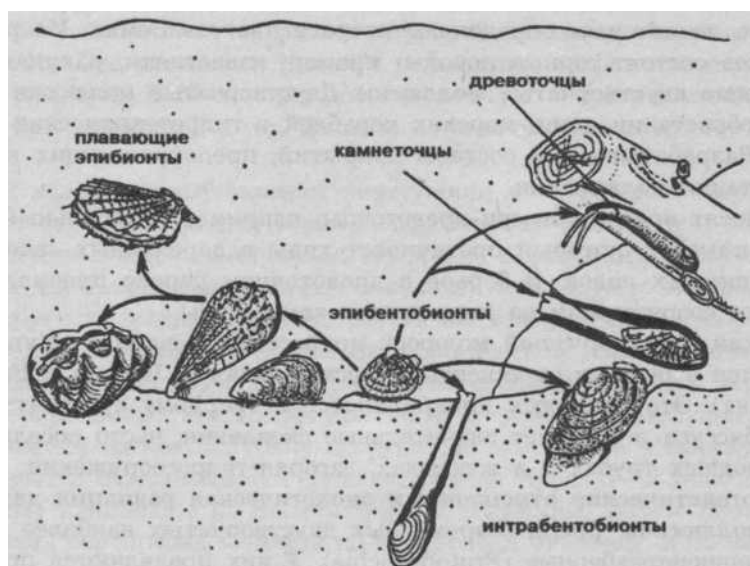


Рис. 232. Экологическая радиация двустворчатых моллюсков

Переход от Protobranchia к Autobranchia связан с приспособлением к сидячему образу жизни, с образованием биссусного прикрепления. Лабильные пальпы замещаются фильтрационным жаберным аппаратом. В связи с этим связано развитие сифонов, усложнение желудка (кристаллический стебелек). Autobranchia усилили вододвижущий аппарат, и это привело к образованию перегородчатожаберных. Они перешли от фильтрации к хищничеству. Это привело к усложнению желудка. От биссусного прикрепления они перешли к подвижному образу жизни.

Экологическая радиация класса отражена на рисунке 232. Центральную группу двустворчатых представляют донные полуповерхностные и слабозарывающиеся формы (типа *Nuculana*), от которых прослеживаются два основных пути специализации — к прикрепленным фильтраторам (типа мидий, устриц) и к роющим формам с длинными сифонами, среди которых наиболее узкоспециализированными являются древоточцы и камнеточцы. Неподвижные формы проявляют особенно большое многообразие. Одни из них прикрепляются к грунту биссусом и расположены вниз брюшной стороной (мидия). Другие оседают на мягкий грунт вниз заостренной вершиной раковины, подобно пинне (*Pinna*), а их створки торчат брюшной стороной вверх. Тяжелые тридакны лежат на спине, приоткрыв створки. Большинство неподвижных двустворок лежат либо на правой створке, как гребешок (*Pecten*), либо на левой створке, как устрица (*Ostrea*). Таким образом, среди двустворок использованы все возможные способы прикрепления и положения тела на грунте.

Среди двустворчатых моллюсков имеются примеры преодоления неподвижности и проявления способности к плаванию. Так, морской гребешок, лежащий на дне на одной из створок, может всплывать, хлопая створками и выстреливая воду из вырезок раковины по бокам от замка. Это подобно реактивному движению. Имеются двустворки-комменсалы, сожительствующие с другими животными.

В процессе эволюции происходила и смена типов питания. Исходно двустворчатые — собиратели-детритофаги, собирающие частицы пищи при помощи ротовых лопастей. Большинство двустворок специализировались к биофильтрации, осуществляемой при помощи нитевидных или пластинчатых жабер.

Класс Лопатоногие (Scaphopoda)

Это морские роющие моллюски. У них имеется голова, цельная раковина. В связи с роющим образом жизни у них выработались приспособления, сходные с двустворчатыми: роющая нога, только не клиновидная, а лопатовидная; отверстие на заднем конце раковины, через которое осуществляется ток воды из мантийной полости. Это узкоспециализированная к рытью группа моллюсков. Раковина в форме изогнутой трубки, сужающейся назад и напоминающей клык. Широким концом раковина погружена в грунт, а узким выступает над ним. Питаются лопатоногие мелкими организмами, живущими в песке, которых они захватывают нитевидными головными щупальцами (рис. 233). У них отсутствуют жабры, сердце рудиментарное. У личинок лопатоногих раковина закладывается в виде тонкой пластинки, которая перегибается на спинной стороне, а ее свободные края постепенно смыкаются на брюшной. Онтогенез лопатоногих показывает на возможное образование в процессе эволюции трубчатой раковины.

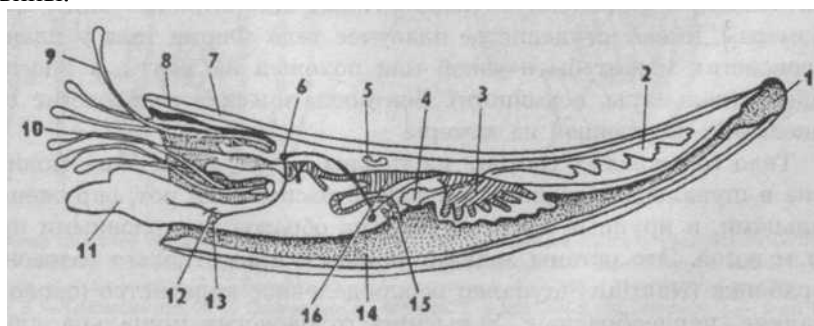


Рис. 233. Лопатоногий моллюск (из Кестнера): 1 — вершинное отверстие раковины, 2 — гонада, 3 — печень, 4 — почка, 5 — перикардий с сердцем, 6 — церебральный ганглий, 7 — раковина, 8 — мантия, 9 — ловчие щупальца, 10 — рот, 11 — нога, 12 — педальный ганглий, 13 — статокст, 14 — мантийная полость, 15 — анус, 16 — желудок

Класс Головоногие (Cephalopoda)

Головоногие — самые высокоорганизованные моллюски. Их справедливо называют «приматами» моря среди беспозвоночных животных за совершенство их приспособлений к жизни в морской среде и сложность поведения. Это в основном крупные хищные морские животные, способные активно плавать в толще воды. К ним относятся кальмары, осьминоги, каракатицы, наutilusы (рис. 234). Их тело состоит из туловища и головы, а нога преобразована в щупальца, расположенные на голове вокруг рта, и особую двигательную воронку на брюшной стороне тела (рис. 234, А). Отсюда произошло название — головоногие. Доказано, что часть щупалец головоногих образуется за счет головных придатков.

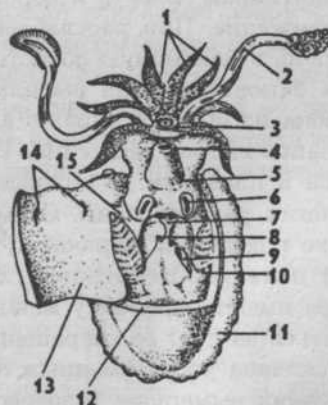
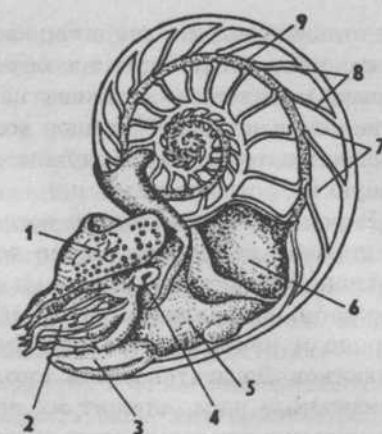
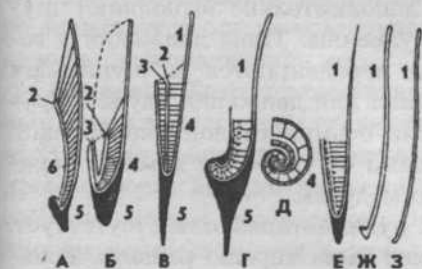
У большинства современных головоногих раковина отсутствует или рудиментарна. Только у рода наutilus (*Nautilus*) имеется спирально закрученная раковина, разделенная на камеры (рис. 235).

К современным головоногим относится всего 650 видов, а ископаемых видов насчитывают около 11 тыс. Это древняя группа моллюсков, известная с кембрия. Вымершие виды головоногих были преимущественно раковинными и имели наружную или внутреннюю раковину (рис. 236).

Для головоногих характерны многие прогрессивные черты организации в связи с активным образом жизни морских хищников. Вместе с тем у них сохраняются некоторые примитивные признаки, свидетельствующие об их древнем происхождении.

Внешнее строение. Особенности внешнего строения головоногих разнообразны в связи с различным образом жизни. Их размеры колеблются от нескольких сантиметров до 18 м у некоторых кальмаров. Нектонные головоногие обычно торпедовидной формы (большинство кальмаров), бентосные имеют мешковидную форму тела (многие осьминоги), некто-бентосные — уплощенную (каракатицы). Планктонные виды мелкие по размерам, имеют студенистое плавучее тело. Форма тела у планктонных головоногих может быть узкой или похожей на медуз, а иногда шаровидной (кальмары, осьминоги). Бентопелагические головоногие обладают раковиной, поделенной на камеры.

Тело головоногих состоит из головы и туловища. Нога модифицирована в щупальца и воронку. На голове расположен рот, окруженный щупальцами, и крупные глаза. Щупальца образованы головными придатками и ногой. Это органы захвата пищи. У примитивного головоногого — кораблика (*Nautilus*) щупалец неопределенное количество (около 90); они гладкие, червеобразные. У высших головоногих щупальца длинные, с мощной мускулатурой и несут крупные присоски на внутренней поверхности. Число щупалец 8—10. У головоногих с 10 щупальцами два щупальца — ловчие, более длинные, с присосками на расширенных концах,



а остальные восемь щупалец более короткие (кальмар, каракатица). У осьминогов, обитающих на морском дне, восемь щупалец одинаковой длины. Они служат осьминогу не только для захвата пищи, но и для передвижения по дну. У самцов осьминогов одно щупальце видоизменено в половое (гектокотиль) и служит для переноса половых продуктов в мантийную полость самки.

Воронка — производное ноги у головоногих, служит для «реактивного» способа движения. Через воронку вода с силой выталкивается из мантийной полости моллюска, и его тело движется реактивно в противоположном направлении. У кораблика воронка не срослась на брюшной стороне и напоминает свернутую в трубку подошву ноги ползающих моллюсков. Доказательством того, что щупальца и воронка головоногих — производные ноги, служит их иннервация от педальных ганглиев и эмбриональная закладка этих органов на брюшной стороне зародыша. Но, как уже отмечалось, часть щупалец головоногих — производные головных придатков.

Мантия на брюшной стороне образует как бы карман — мантийную полость, открывающуюся наружу поперечной щелью (рис. 237). Из этой щели выступает воронка. На внутренней поверхности мантии имеются хрящевые выступы — запонки, которые плотно входят в хрящевые углубления на теле моллюска, и мантия как бы пристегивается к телу.

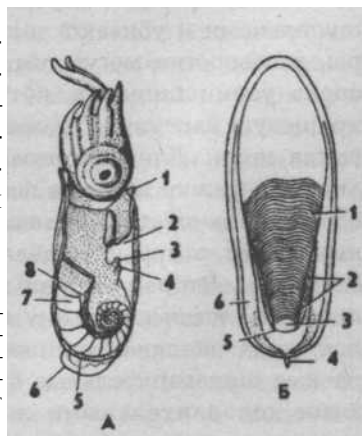
Мантийная полость и воронка в совокупности обеспечивают реактивное движение. При расслаблении мускулатуры мантии вода входит через щель в мантийную полость, а при ее сокращении полость закрывается на запонки и вода выталкивается через воронку наружу. Воронка способна изгибаться вправо, влево и даже назад, что обеспечивает разное направление движения. Роль руля дополнительно выполняют щупальца и плавники — кожные складки туловища. Типы движения у головоногих разнообразны. Осьминоги чаще передвигаются на щупальцах и реже плавают. У каракатиц кроме воронки для движения служит круговой плавник. Некоторые глубоководные осьминоги зонтикообразной формы имеют перепонку между щупальцами — умбреллу и могут передвигаться за счет ее сокращений, подобно медузам.

Раковина у современных головоногих рудиментарна или отсутствует. У древних вымерших головоногих раковина была хорошо развита. Только один современный род *Nautilus* сохранил развитую раковину. Раковина *Nautilus* и у ископаемых форм обладает существенными морфофункциональными особенностями, в отличие от раковин других моллюсков. Это не только защитное приспособление, но и гидростатический аппарат. У наутилуса спирально закрученная раковина разделена перегородками на камеры. Тело моллюска размещается только в последней камере, открывающейся устьем наружу. Остальные камеры заполняются газом и камерной жидкостью, что обеспечивает плавучесть тела моллюска. Че-

рез отверстия в перегородках между камерами раковины проходит сифон — задний отросток тела. Клетки сифона способны выделять газы. При всплывании моллюск выделяет газы, вытесняя камерную жидкость из камер; при опускании на дно моллюск заполняет камеры раковины камерной жидкостью. Движителем у наutilus является воронка, а раковина поддерживает его тело во взвешенном состоянии в воде. Ископаемые наутилиды имели подобную раковину, как у современного наutilus. У полностью вымерших головоногих — аммонитов также была наружная, спирально закрученная раковина с камерами, но у них перегородки между камерами имели волнистое строение, что увеличивало прочность раковины. Именно поэтому аммониты могли достигать очень крупных размеров, до 2 м в диаметре. У другой группы вымерших головоногих — белемнитов (*Belemnnoidea*) раковина была внутренняя, обросшая кожей. Белемниты по внешнему облику напоминали безраковинных кальмаров, но в их туловище находилась коническая раковина, поделенная на камеры. Вершина раковины заканчивалась острием — рострумом. Рострумы раковин белемнитов часто встречаются в меловых отложениях, и их называют «чертовыми пальцами». У некоторых современных безраковинных головоногих имеются рудименты внутренней раковины. Так, у каракатицы на спине под кожей сохраняется известковая пластинка, имеющая на срезе камерное строение (238, Б). Только у спидулы (*Spirula*) под кожей находится вполне развитая спирально закрученная раковина (рис. 238, А), а у кальмара под кожей сохранилась от раковины лишь роговая пластинка. У самок современных головоногих — аргонавтов (*Argonauta*) развита выводковая камера, напоминающая по форме спиральную раковину. Но это лишь внешнее сходство. Выводковая камера выделяется эпителием щупалец, очень тонкая и предназначена для защиты развивающихся яиц.

Покровы. Кожа представлена однослойным эпителием и слоем соединительной ткани. В коже имеются пигментные клетки — хроматофоры. Головоногим свойственна способность быстро изменять окраску. Этот механизм контролируется нервной системой и осуществляется за счет изменения формы

Рис. 238 Рудименты раковины у головоногих (по Натани и Догелю): А — спидула (*Spirula*); 1 — воронка, 2 — мантийная полость, 3 — анус, 4 — выделительное отверстие. 5 — орган свечения. 6 — плавник, 7 — раковина, 8 — сифон; Б — раковина *Sepia*; 1 — перегородки, 2 — боковой край, 3 — сифональная ямка, 4 — рострум, 5 — рудимент сифона, 6 — задний край проостракума



пигментных клеток. Так, например, каракатица, проплывая над песчаным грунтом, принимает светлую окраску, а над каменистым грунтом — темную. При этом в ее коже пигментные клетки с темным и светлым пигментом попеременно то сжимаются, то расширяются. Если перерезать зрительные нервы у моллюска, то он теряет способность изменять

окраску. За счет соединительной ткани кожи образуются хрящи: в запонках, основаниях щупалец, вокруг мозга.

Защитные приспособления. Головоногие, утратив в процессе эволюции раковину, приобрели другие защитные приспособления. Во-первых, от хищников многих из них спасает быстрое движение. Кроме того, они могут защищаться щупальцами и «клювом», представляющим собой видоизмененные челюсти. Крупные кальмары и осьминоги могут вступать в борьбу с крупными морскими животными, например с кашалотами. У малоподвижных и мелких форм развита покровительственная окраска и способность быстро изменять окраску. И наконец, у некоторых головоногих как, например, у каракатицы, имеется чернильный мешок, проток которого открывается в заднюю кишку. Выпрыскивание чернильной жидкости в воду вызывает как бы дымовую завесу, позволяющую моллюску скрыться от хищников в безопасное место. Пигмент чернильной железы каракатиц используется для изготовления высококачественной художественной туши.

Внутреннее строение головоногих

Пищеварительная система головоногих несет черты специализации к питанию животной пищей (рис. 239). Пищей им служат главным образом рыбы, крабы и двустворчатые моллюски. Добычу они схватывают щупальцами и убивают челюстями и ядом. Несмотря на крупные размеры, головоногие могут питаться только жидкой пищей, так как у них очень узкий пищевод, который проходит через мозг, заключенный в хрящевую капсулу. У головоногих имеются приспособления для перетирания пищи. Для разгрызания добычи им служат твердые роговые челюсти, похожие на клюв попугая. В глотке пища перетирается радулой и обильно смачивается слюной. В глотку впадают протоки 1—2 пар слюнных желез, которые выделяют ферменты, расщепляющие белки и полисахариды. Вторая задняя пара слюнных желез выделяет яд. Жидкая пища из глотки по узкому пищеводу поступает в энтодермальный желудок, куда впадают протоки парной печени, вырабатывающей разнообразные пищеварительные ферменты. Печеночные протоки усажены мелкими дополнительными железами, совокупность которых называют поджелудочной железой. Ферменты этой железы действуют на полиса-

харида, и, следовательно, эта железа функционально отличается от поджелудочной железы млекопитающих. Желудок головоногих обычно со слепым мешковидным отростком, увеличивающим его объем, что позволяет им поглощать большую порцию пищи. Как и другие хищные животные, они едят много и относительно редко. От желудка отходит тонкая средняя кишка, которая потом переходит в заднюю, открывающуюся анальным отверстием в мантийную полость. В заднюю кишку у многих головоногих впадает проток чернильной железы, секрет которой имеет защитное значение.

Нервная система головоногих наиболее высокоразвита среди моллюсков. Нервные ганглии образуют крупное окологлоточное скопление — мозг (рис. 240), заключенный в хрящевую капсулу. Имеются дополнительные ганглии. В состав мозга прежде всего входят: пара крупных церебральных ганглиев, иннервирующих голову, и пара висцеральных ганглиев, посылающих нервные тяжи к внутренним органам. По бокам от церебральных ганглиев расположены дополнительные крупные оптические ганглии, иннервирующие глаза. От висцеральных ганглиев отходят длинные нервы к двум мантийным ганглиям звездчатой формы, развивающиеся у головоногих в связи с функцией мантии в их реактивном способе движения. В состав мозга головоногих входят кроме церебральных и висцеральных педальные ганглии, которые подразделены на парные ганглии щупалец (брахиальные) и воронки (инфудибулярные). Прimitивная нервная система, сходная с лестничной системой боконервных и моноплакофор, сохранилась только у *Nautilus*. Она представлена нервными тяжами, образующими окологлоточное кольцо без ганглиев и педальную дугу. Нервные тяжи покрыты нервными клетками. Такое строение нервной системы свидетельствует о древнем происхождении головоногих от примитивных раковинных моллюсков.

Органы чувств головоногих хорошо развиты. Особенно сложного развития у них достигают глаза, имеющие наибольшее значение для ориентации в пространстве и охоты за добычей. У *Nautilus* глаза имеют простое строение в виде глубокой глазной ямки (рис. 241, А), а у остальных головоногих глаза сложные — в форме глазного пузыря и напоминают строение глаза у млекопитающих. Это интересный пример конвергенции между беспозвоночными и позвоночными животными. На рисунке 241, Б изображен глаз каракатицы. Сверху глазное яблоко покрыто роговицей, в которой имеется отверстие в переднюю камеру глаза. Связь передней полости глаза с внешней средой предохраняет глаза головоногих от действия высокого давления на больших глубинах. Радужная оболочка образует отверстие — зрачок. Свет через зрачок попадает на шаровидный хрусталик, образованный эпителиальным телом — верхней оболочкой глазного пузыря. Аккомодация глаза у головоногих происходит иначе,

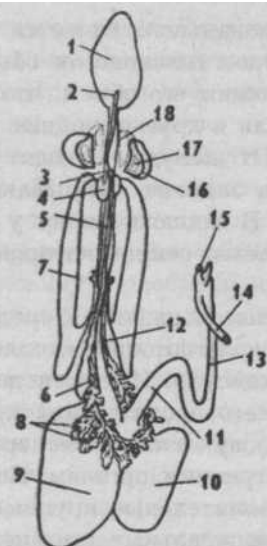


Рис. 239. Пищеварительная система каракатицы *Sepia officinalis* (по Резелеру и Лампрехту): 1 — глотка, 2 — общий слюнный проток, 3 — слюнные протоки, 4 — задняя слюнная железа, 5 — пищевод, 6 — головная аорта, 7 — печень, 8 — поджелудочная железа, 9 — желудок, 10 — слепой мешок желудка, 11 — тонкая кишка, 12 — печеночный проток, 13 — прямая кишка, 14 — проток чернильного мешка, 15 — анус, 16 — головная хрящевая капсула (разрезана), 17 — статоцист, 18 — нервное кольцо (разрезано)

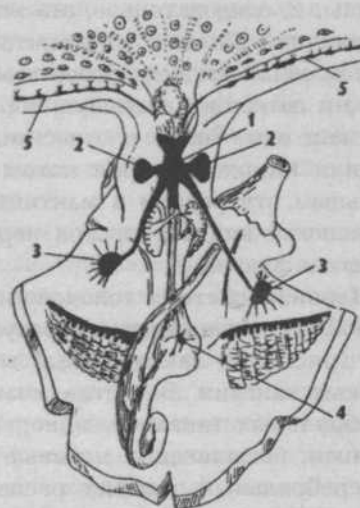


Рис. 240. Нервная система головоногих: 1 — мозг, 2 — оптические ганглии, 3 — мантийные ганглии, 4 — кишечный ганглий, 5 — нервные тяжи в щупальцах

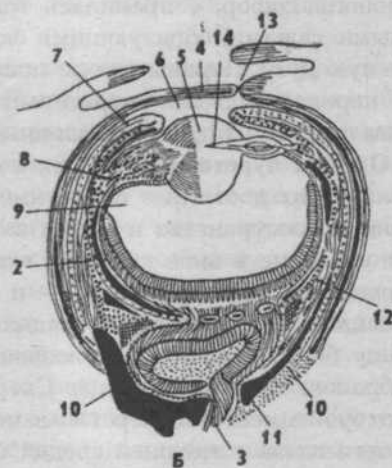
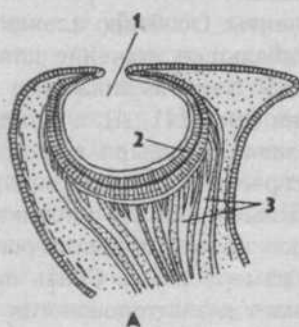


Рис. 241. Глаза головоногих: А — *Nautilus*, Б — *Sepia* (по Генсену); 1 — полость глазной ямки, 2 — сетчатка, 3 — зрительные нервы, 4 — роговица, 5 — хрусталик, 6 — передняя камера глаза, 7 — радужина, 8 — ресничный мускул, 9 — стекловидное тело, 10 — глазные отростки хрящевой капсулы, 11 — оптический ганглий, 12 — склера, 13 — отверстия камеры глаза, 14 — эпителиальное тело

чем у млекопитающих: не за счет изменения кривизны хрусталика, а путем его приближения или удаления от сетчатки (подобно фокусированию фотоаппарата). К хрусталику подходят особые ресничные мышцы, приводящие его в движение. Полость глазного яблока заполнена стекловидным телом, имеющим светопреломляющую функцию. Дно глаза выстлано зрительными — ретинальными и пигментными — клетками. Это сетчатка глаза. От нее отходит короткий зрительный нерв к оптическому ганглию. Глаза вместе с оптическими ганглиями окружены хрящевой капсулой. У глубоководных головоногих на теле имеются органы свечения, построенные по типу глаз.

Органы равновесия — статоцисты расположены в хрящевой капсуле мозга. Органы обоняния представлены обонятельными ямками под глазами или типичными для моллюсков осфрадиями у основания жабер — у наутилуса. Органы вкуса сосредоточены на внутренней стороне концов щупалец. Осьминоги, например, при помощи щупалец различают съедобные объекты от несъедобных. На коже головоногих множество осязательных и светочувствительных клеток. В поисках добычи они руководствуются сочетанием зрительных, осязательных и вкусовых ощущений.

Органы дыхания представлены ктенидиями. У большинства современных головоногих их два, а у наутилуса — четыре. Они расположены в мантийной полости по бокам туловища. Ток воды в мантийной полости, обеспечивающий газообмен, определяется ритмичным сокращением мускулатуры мантии и функцией воронки, через которую вода выталкивается наружу. Во время реактивного способа движения ток воды в мантийной полости ускоряется, а интенсивность дыхания возрастает.

Кровеносная система головоногих почти замкнутая (рис. 242). В связи с активным движением у них хорошо развиты целом и кровеносные сосуды и, соответственно, слабо выражена паренхиматозность. В отличие от остальных моллюсков, они не страдают гипокемией — слабой подвижностью. Скорость движения крови у них обеспечивается работой хорошо развитого сердца, состоящего из желудочка и двух (или четырех — у *Nautilus*) предсердий, а также пульсирующими участками сосудов. Сердце окружено обширной перикардиальной полостью,



Рис. 242. Кровеносная система головоногих моллюсков (из Абрикосова): 1 — сердце, 2 — аорта, 3, 4 — вены, 5 — жаберные сосуды, 6 — жаберные сердца, 7, 8 — воротная система почек, 9 — жаберные вены

которая выполняет многие функции целома. От желудочка сердца отходят головная аорта — вперед и внутренностная аорта — назад. Головная аорта разветвляется на артерии, снабжающие кровью голову и щупальца. От внутренностной аорты отходят сосуды к внутренним органам. Кровь от головы и внутренних органов собирается в полую вену, расположенную продольно в нижней части туловища. Полая вена подразделяется на два (или четыре у *Nautilus*) приносящих жаберных сосудов, которые образуют сокращающиеся расширения — жаберные «сердца», способствующие жаберному кровообращению. Приносящие жаберные сосуды прилегают вплотную к почкам, образуя мелкие слепые впячивания в ткань почек, что способствует освобождению венозной крови от продуктов обмена. В жаберных капиллярах происходит окисление крови, которая затем поступает в выносящие жаберные сосуды, впадающие в предсердия. Частично кровь из капилляров вен и артерий вытекает в мелкие лакуны, и потому кровеносную систему головоногих следует считать почти замкнутой. Кровь головоногих содержит дыхательный пигмент — гемоцианин, в состав которого входит медь, поэтому при окислении кровь голубеет.

Выделительная система представлена двумя или четырьмя (у *Nautilus*) почками. Внутренними концами они открываются в околосердечную сумку (перикард), а наружными — в мантийную полость. Продукты выделения поступают в почки из жаберных вен и из обширной перикардальной полости. Дополнительно выделительную функцию выполняют перикардальные железы, образованные стенкой перикарда.

Половая система, размножение и развитие. Головоногие — раздельнополые животные. У некоторых видов хорошо выражен половой диморфизм, например у аргонавта (*Argonauta*). Самка аргонавта крупнее самца (рис. 243) и в период размножения выделяет вокруг тела при помощи особых желез на щупальцах тонкостенную пергаментоподобную выводковую камеру для вынашивания яиц, похожую на спиральную раковину. Самец аргонавта в несколько раз меньше самки и имеет особое удлиненное половое щупальце, заполняемое в период размножения половыми продуктами.

Гонады и половые протоки непарные. Исключение составляет наутилус, у которого сохранились парные протоки, отходящие от непарной гонады. У самцов семяпровод переходит в сперматофорную сумку, где сперматозоиды склеиваются в особые пакеты — сперматофоры. У каракатицы сперматофор имеет форму шашки; его полость заполнена сперматозоидами, а выходное отверстие закрыто сложной пробкой. В период размножения самец каракатицы при помощи полового щупальца с ложковидным концом передает сперматофор в мантийную полость самки.

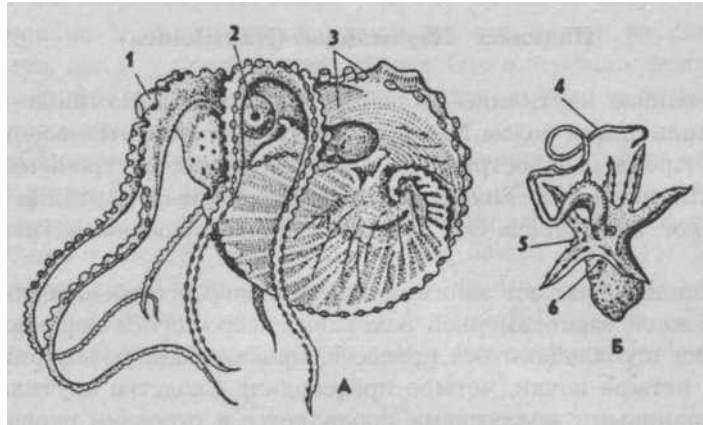


Рис. 243. Моллюск Аргонавт (*Argonauta*): А — самка, Б — самец; 1 — воронка, 2 — глаз, 3 — раковина, 4 — гектокотиль, 5 — воронка, 6 — глаз (по Догелю)

Там пробка разбухает и взрывается. Спермии входят в мантийную полость, где и происходит оплодотворение яиц. У самца аргонанта во время брачного поведения половое щупальце автоматически отрывается (ауто-томия), плывет направленно и активно заползает в мантийную полость самки. Сперматофоры выходят из полости полового щупальца, раскрываются и спермии оплодотворяют яйца. Зоолог XIX в. Жорж Кювье обнаружил в мантийной полости самок аргонантов половое щупальце с присосками, принял его за новый вид паразита, относящегося к плоским червям, и назвал его *Hectocotylus*. Это название — гектокотиль — сохранилось за половым щупальцем головоногих. У самок головоногих имеются особые нидаментальные железы, впадающие в яйцевод и выделяющие оболочку вокруг яиц. Оплодотворение у головоногих наружно-внутреннее и происходит не в половых путях самки, а в ее мантийной полости.

Головоногие откладывают яйца обычно на дне. У некоторых видов наблюдается забота о потомстве. Так, самка аргонанта вынашивает яйца в выводковой камере, а осьминоги охраняют кладку яиц, которую размещают в укрытиях из камней или в пещерах. Развитие прямое, без метаморфоза. Из яиц выходят маленькие, вполне сформированные головоногие моллюски.

Современные головоногие относятся к двум подклассам: подкласс Наутилиды (*Nautiloidea*) и подкласс Колеоидеи (*Coleoidea*). К вымершим подклассам относятся: подкласс Аммониты (*Ammonoidea*), подкласс Бактриты (*Bactritoidea*) и подкласс Белемниты (*Belemnoida*).

Подкласс Наутилиды (Nautiloidea)

Современные наутилиды включают один отряд Nautilida. Он представлен лишь одним родом Nautilus, к которому относится всего несколько видов. Ареал распространения Nautilus ограничен тропическими областями Индийского и Тихого океанов. Ископаемых наутилид насчитывается более 2500 видов. Это древняя группа головоногих, известная с кембрия.

Наутилиды обладают многими примитивными особенностями: наличием наружной многокамерной раковины, несросшейся воронкой, многочисленными щупальцами без присосок, проявлением метамерии (четыре ктенидия, четыре почки, четыре предсердия). Сходство наутилид с низшими раковинными моллюсками проявляется в строении нервной системы из тяжей без обособленных ганглиев, а также в строении целомодуктов.

Наутилус относится к бенто-пелагическим головоногим. Он плавает в толще воды «реактивным» способом, выталкивая воду из воронки. Многокамерная раковина обеспечивает плавучесть его тела и опускание на дно. Наутилус издавна был объектом промысла из-за красивой перламутровой раковины. Из раковин наутилуса изготовлено много изысканных ювелирных изделий.

Подкласс Колеоидеи (Coleoidea)

Coleoidea в переводе с латинского означает «жесткие». Это жесткокожие моллюски, лишенные раковины. Колеоидеи — процветающая группа современных головоногих, включает четыре отряда, к которым относится около 650 видов.

Общими особенностями подкласса являются: отсутствие развитой раковины, сросшаяся воронка, щупальца с присосками.

В отличие от наутилид у них только два ктенидия, две почки и два предсердия. Coleoidea обладают высоким развитием нервной системы и органов чувств. Наибольшим числом видов характеризуются следующие три отряда.

Отряд Каракатицы (Sepiida). Наиболее характерными представителями отряда являются каракатицы (Sepia) и спинула (Spirula) с рудиментами внутренней раковины. У них 10 щупалец, два из которых ловчие. Это некто-бентосные животные, держатся у дна и способны активно плавать.

Отряд Кальмары (Teuthida). Сюда относятся многие промысловые кальмары: Todarodes, Loligo и др. У кальмаров иногда сохраняется руди-

мент раковины в виде роговой пластинки под кожей на спине. У них 10 щупалец, как и у предыдущего отряда. Это в основном нектонные животные, активно плавающие в толще воды, имеющие торпедовидную форму тела (рис. 244).

Отряд Восьминогие (Octopoda). Это эволюционно продвинутая группа головоногих без следов раковины. У них восемь щупалец. Выражен половой диморфизм. У самцов развивается половое щупальце — гектокотиль. Сюда относятся разнообразные осьминоги (рис. 245). Большинство осьминогов ведет придонный образ жизни. Но среди них имеются нектонные и даже планктонные формы. К отряду Octopoda относится род *Argonauta* — аргонавт, у которого самка выделяет особую выводковую камеру.

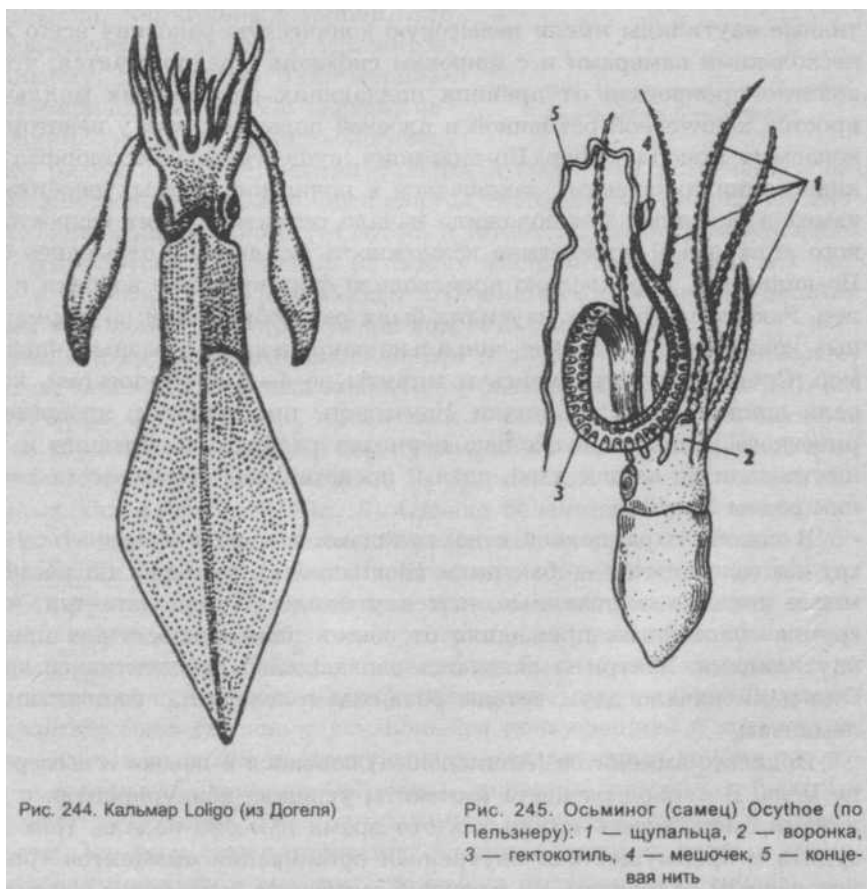


Рис. 244. Кальмар *Loligo* (из Догеля)

Рис. 245. Осьминог (самец) *Ocythoe* (по Пельзнеру): 1 — щупальца, 2 — воронка, 3 — гектокотиль, 4 — мешочек, 5 — концевая нить

Практическое значение головоногих

Головоногие моллюски — промысловые животные. Мясо каракатиц, кальмаров и осьминогов используется в пищу. Мировой улов головоногих в настоящее время достигает более 1600 тыс. т. в год. Каракатиц и некоторых осьминогов добывают также с целью получения чернильной жидкости, из которой изготавливают натуральную тушь и чернила высшего качества.

Палеонтология и филогения головоногих

Самой древней группой головоногих считают наутилид, ископаемые раковины которых известны уже по кембрийским отложениям. Прimitивные наутилиды имели невысокую коническую раковину всего лишь с несколькими камерами и с широким сифоном. Предполагается, что головоногие произошли от древних ползающих раковинных моллюсков с простой конической раковиной и плоской подошвой, как у некоторых ископаемых моноплакофор. По-видимому, существенный ароморфоз в возникновении головоногих заключался в появлении первых перегородок и камер в раковине, что положило начало развитию у них гидростатического аппарата и определило возможность всплывать, отрываясь от дна. По-видимому, параллельно происходило формирование воронки и щупалец. Раковины древних наутилид были разнообразными по форме: длинные конические и плоские спирально закрученные с разным числом камер. Среди них встречались и гиганты до 4—5 м (*Endoceras*), которые вели придонный образ жизни. Наутилиды претерпели в процессе исторического развития несколько периодов расцвета и угасания и просуществовали до наших дней, хотя и представлены сейчас всего лишь одним родом *Nautilus*.

В девоне параллельно с наутилидами начинает встречаться особая группа головоногих — бактриты (*Bactritoidea*), меньшие по размерам и менее специализированные, чем наутилиды. Предполагается, что эта группа головоногих произошла от общих пока неизвестных предков с наутилидами. Бактриты оказались эволюционно перспективной группой. Они дали начало двум ветвям развития головоногих: аммонитам и белемнитам.

Подкласс аммонитов (*Ammonoidea*) появился в девоне и вымер в конце мела. В период расцвета аммониты успешно конкурировали с наутилидами, численность которых в это время заметно падала. Нам трудно судить о преимуществах внутренней организации аммонитов только по ископаемым раковинам. Но раковина аммонитов была более совершенной,

чем у наутилид: более легкой и прочной. Перегородки между камерами у аммонитов были не гладкими, а волнистыми, а линии перегородок на раковине зигзагообразными, что увеличивало прочность раковины. Раковины аммонитов были спирально закрученными. Чаще обороты спирали раковин аммонитов располагались в одной плоскости, а реже имели форму турбоспирали (рис. 246, А). По некоторым отпечаткам тела ископаемых остатков аммонитов можно предполагать, что у них имелось до 10 щупалец, возможно, были два ктенидия, клювообразные челюсти, чернильный мешок. Это свидетельствует о том, что у аммонитов, по-видимому, произошла олигомеризация метамерных органов. По данным палеонтологии, аммониты были экологически более разнообразными, чем наутилиды, и среди них встречались нектонные, бентосные и планктонные формы. Большинство аммонитов имели небольшие размеры, но встречались и гиганты с диаметром раковины до 2 м. Аммониты были одними из самых многочисленных морских животных в мезозое, а их ископаемые раковины служат руководящими формами в геологии для определения возраста пластов.

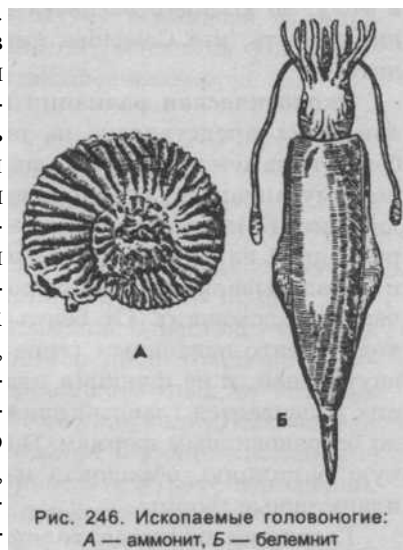


Рис. 246. Ископаемые головоногие:
А — аммонит, Б — белемнит

Другая ветвь эволюции головоногих, гипотетически выводимая от бактригов, была представлена подклассом белемнитов (*Belemnoidea*). Белемниты появились в триасе, процветали в меловом периоде и вымерли в начале кайнозойской эры. По своему внешнему облику они уже ближе к современному подклассу *Coleoidea*. По форме тела они напоминают современных кальмаров (рис. 246, Б). Однако белемниты существенно отличались от них наличием тяжелой раковины, которая обрастала мантией. Раковина белемнитов была коническая, многокамерная, покрытая кожей. В геологических отложениях сохранились остатки раковин и особенно их концевые пальцеобразные рострумы, которые образно названы «чертовыми пальцами». Белемниты нередко были очень крупными: их длина достигала нескольких метров. Вымирание аммонитов и белемнитов, вероятно, было связано с усилившейся конкуренцией с костистыми рыбами. И вот в кайнозое на арену жизни выходит новая группа головоногих — колеоидеи (подкласс *Coleoidea*), лишенные раковин, с быстрым реактивным движением, со сложноразвитой нервной системой и органами чувств. Они-то и стали «приматами» моря и могли на равных конкурировать как хищники с рыбами. Эта группа головоногих появилась еще

в мелу, но высшего расцвета достигла в кайнозойскую эру. Есть основание считать, что Coleoidea имеют общие корни происхождения с белемнитами.

Экологическая радиация головоногих. Экологическая радиация головоногих представлена на рисунке 247. От примитивных раковинных бенто-пелагических форм, способных всплывать благодаря гидростатическому аппарату, определилось несколько путей экологической специализации. Наиболее древние экологические направления были связаны с радиацией наutilus и ammonites, которые плавали на разных глубинах и образовывали специализированные раковинные формы бенто-пелагических головоногих. От бенто-пелагических форм прослеживается переход к бенто-нектонным (типа белемнитов). У них раковина становится внутренней, и ее функция плавательного аппарата ослабевает. Взамен у них развивается главный движитель — воронка. Позднее они дали начало безраковинным формам. Последние претерпевают бурную экологическую радиацию, образовав некто-бентосные, нектонные, бентосные и планктонные формы.

Главными представителями нектона являются кальмары, но есть и быстроплавающие с узким торпедовидным телом осьминоги, каракатицы. К составу некто-бентоса в основном относятся каракатицы, часто пла-

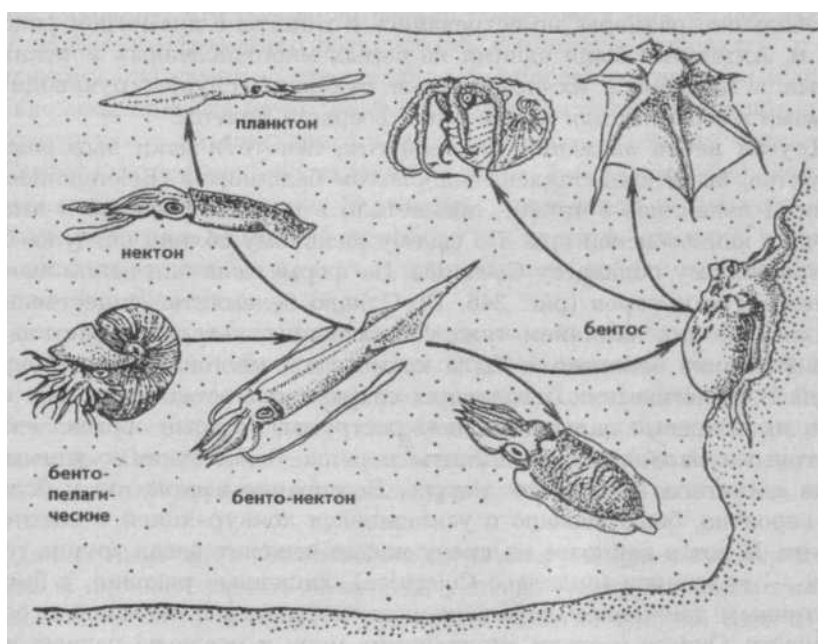


Рис. 247. Экологическая радиация головоногих 336

вающие или лежащие на дне, к бенто-нектону — осьминоги, которые больше ползают по дну, чем плавают. К планктону относятся зонтикообразные, или студенистые, осьминоги, палочковидные кальмары.

Филогения типа моллюсков и пути их экологической радиации

Проблема происхождения типа моллюсков одна из самых дискуссионных в зоологии. Одни авторы выводили гипотетического предка моллюсков от кольчатых червей, другие — от плоских. В настоящее время наиболее аргументированной считается гипотеза происхождения моллюсков от первичных целомических трохофорных животных, от которых берут начало и кольчатые черви. Но если эволюция кольчатых червей сопровождалась усилением метамерности строения (принцип полимеризации), то эволюционная линия моллюсков привела к утрате метамерии, или исходно они произошли от аметамерных предков.

О родстве моллюсков и кольчатых червей свидетельствуют общие черты организации и сохранения у низших моллюсков некоторых примитивных признаков трохофорных животных. Так, у боконервных и моноплакофор имеются черты метамерии в строении некоторых органов, лестничная нервная система. Проявления метамерии у боконервных явно вторичны (пластинки панциря, множество пар ктенидиев) и затрагивают лишь эктодермальные структуры, а у моноплакофор метамерны не только ктенидии, но и почки, гонады. Целом более всего развит у моноплакофор и представлен парными перикардальными и дорсальными участками, а также полостями двух пар гонад. В эмбриогенезе моллюсков также проявляется сходство с кольчатыми червями, унаследованное от общих предков: спиральное дробление, телобластическая закладка мезодермы, метамерность некоторых зачатков. Для низших моллюсков характерна трохофорная личинка, похожая на трохофору полихет. Облик гипотетической группы первичных моллюсков строится на основе плезиоморфных (первичных) признаков, проявляющихся у современных моллюсков. Схема филогении моллюсков изображена на рисунке 248.

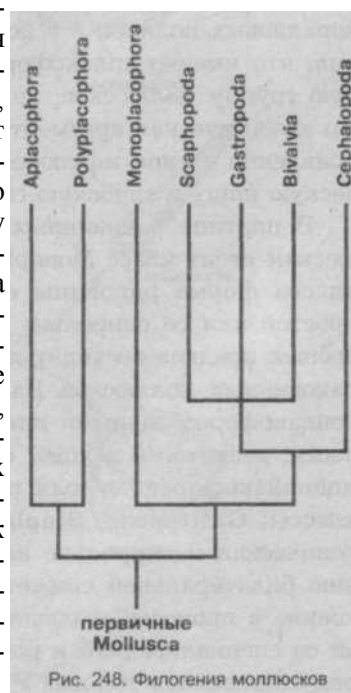


Рис. 248. Филогения моллюсков

Предполагается, что первичные моллюски (Archimollusca) были билатерально-симметричными животными с невысоким туловищем, с мускулистой плоской ногой, слабо обособленной головой и с примитивной слабо выпуклой раковиной. Возможно, что предковые формы моллюсков были амерными — без следов метамерии. По мнению многих ученых, проявление неупорядоченной метамерии у боконервных и моноплакофор — явление вторичное. Однако такая позиция не может считаться бесспорной, так как метамерия моноплакофор затрагивает производные целома и потому может рассматриваться как первичная. Вместе с тем на основе существующих доказательств можно допустить общее происхождение моллюсков и других трохофорных животных от первичных целомических животных (с амерным или олигомерным строением).

От первичных моллюсков определились две линии эволюционного развития, приведшие к образованию двух групп: боконервных (Amphineura) с защитным панцирем и раковинных (рис. 249). Среди боконервных центральную группу образует класс панцирных (Polyplacophora), сохраняющий еще многие предковые черты. Класс беспанцирных (Aplousophora) — вторично упрощенная группа боконервных с рудиментом ноги, мантийной полости. Они утратили раковину и приобрели в процессе эволюции червеобразную форму как приспособление к обитанию в колониях коралловых полипов и в донных отложениях. Однако имеется точка зрения, что именно аплакофоры представляют собой предковую примитивную группу моллюсков, лежащую в основе их филогенетического древа. Но экологическая аргументация не позволяет вывести эволюционные направления в типе моллюсков от предков, имевших столь узкую экологическую нишу и глубокую специализацию.

В подтипе раковинных (Conchifera) ближе всего к первичным моллюскам стоит класс Monoplacophora. У ископаемых представителей этого класса форма раковины варьирует от чашевидной к конусовидной с простой или со спирально закрученной вершиной. От моноплакофороподобных предков восходят линии эволюции ко всем современным классам раковинных моллюсков. На родственную связь класса Cephalopoda с моноплакофороподобными предками указывают тип нервной системы с тяжами, развитость целома, следы метамерии у Nautilus. От примитивных моноплакофороподобных предков, по-видимому, произошли остальные классы: Gastropoda, Scaphopoda и Bivalvia. У брюхоногих развивалась коническая и спирально закрученная раковина, что привело к нарушению билатеральной симметрии. У двустворчатых исходная цельная раковина в процессе эволюции модифицировалась в двустворчатую. В связи со специализацией к роющему образу жизни и биофильтрации у них редуцировалась голова. У лопатоногих исходно цельная раковина за-

мкнулась в трубку. Эволюционная возможность образования двустворчатой раковины из цельной может быть проиллюстрирована на примере брюхоногого моллюска — бертелинии (*Bertelinia*) с двустворчатой раковиной (рис. 212, Г). В процессе онтогенеза у этого моллюска вначале закладывается цельная раковина шапочковидной формы, а потом она расщепляется на две створки, каждая из которых начинает независимый рост.

В процессе эволюции моллюски осуществили широкую экологическую радиацию, образовав множество жизненных форм с разнообразными адаптациями к обитанию в разных условиях (рис. 216, 232, 247, 249). Исходная жизненная форма моллюсков — это водные, ползающие по дну эпибентобионты. К таким медленно ползающим моллюскам с панцирем или раковиной относятся Polyplacophora, Monoplacophora, многие

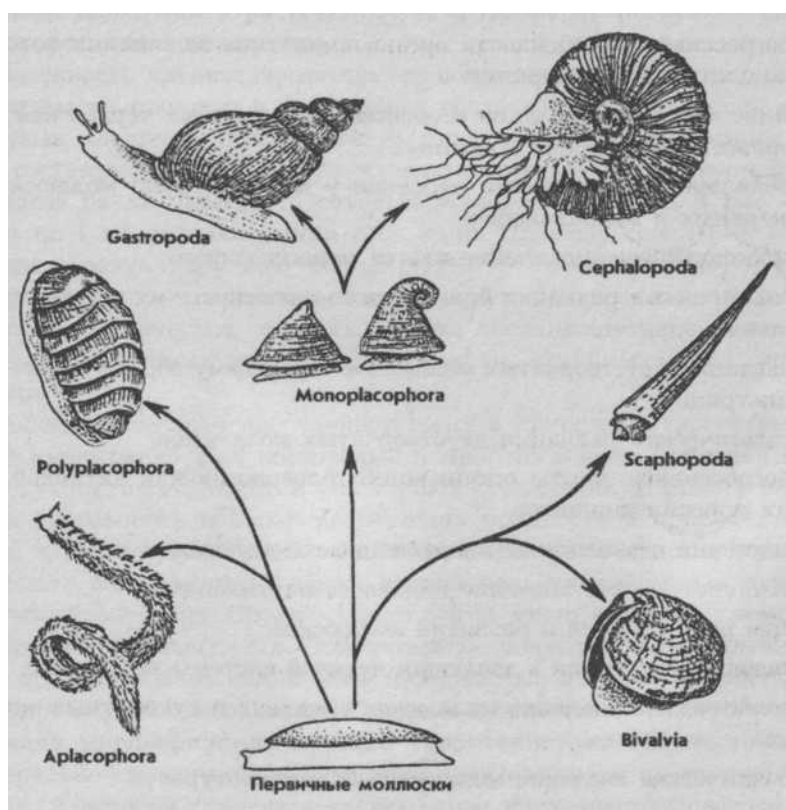


Рис. 249. Эволюция раковины моллюсков

Gastropoda. От ползающих форм прослеживаются главные линии экологической специализации моллюсков: к нектонному свободноплавающему образу жизни (большинство Cephalopoda), роющему (большинство Bivalvia, Scaphopoda), прикрепленному (частично Bivalvia и реже Gastropoda), планктонному (некоторые Gastropoda и Cephalopoda). Особый путь специализации прошли ползающие водные формы с выходом на сушу (Pulmonata из Gastropoda), из которых отдельные группы видов снова вернулись в воду. Даже краткая характеристика путей экологической эволюции моллюсков показывает, какое существенное место они занимают в различных биоценозах водной среды и суши.

Темы для обсуждения

1. Прогрессивные особенности организации типа моллюсков по сравнению с кольчатыми червями.
2. Общие черты организации моллюсков и кольчатых червей как трохофорных целомических животных.
3. Проявление метамерности строения у низших групп моллюсков: боконервных и моноплакофор.
4. Филогенетическое значение класса моноплакофор.
5. Экологическая радиация брюхоногих моллюсков и их морфофункциональные адаптации.
6. Адаптации двустворчатых моллюсков к роющему образу жизни и биофильтрации.
7. Экологическая радиация двустворчатых моллюсков.
8. Прогрессивные черты организации головоногих как активноплавающих морских хищников.
9. Филогения и экологическая радиация головоногих.
10. Филогенетическое значение подкласса наутилоидей.
11. Типы размножения и развития моллюсков.
12. Основные тенденции в эволюции нервной системы моллюсков.
13. Экологическое значение моллюсков в водных и сухопутных экосистемах.
14. Практическое значение моллюсков. Марикультуры.
15. Филогения моллюсков и направления их экологической специализации.

Тип Членистоногие (Arthropoda)

К типу членистоногих относятся сегментированные животные с плотным хитиновым покровом и членистыми конечностями. Это самая процветающая группа животных на Земле, отличающаяся большим видовым разнообразием и высокой численностью. В настоящее время известно более 1 млн. видов членистоногих, что в несколько раз превышает число видов всех остальных типов животных.

Нет равных членистоногим и по экологическому многообразию. Они населяют моря, океаны, пресные воды, почву, поверхность суши. Немало среди них и паразитических форм. Среди членистоногих имеются плавающие, ползающие, бегающие, роющие, летающие, реже малоподвижные и неподвижные формы. Нет таких органических веществ, которыми бы не питались членистоногие. Пищей им могут служить не только живые ткани животных и растений, но и трудноперевариваемые: древесина, воск, рог, кожа, волос, перо.

Численность членистоногих чрезвычайно высока. Так, в перегнойном слое почвы на площади в 1 м² может обитать до 1 млн. особей мелких почвенных клещей и ногохвосток. В толще морской воды основу планктона составляют также мелкие членистоногие. Особенно многочисленны веслоногие рачки, плотность которых может составлять 30 тыс. экземпляров на 1 м³ поверхностного слоя воды. Плотные скопления на морском дне образуют крупные членистоногие — крабы. Множество членистоногих обитает на растениях и внутри растительных тканей, в разлагающихся органических остатках. Высока численность многих летающих насекомых: многомиллионные стаи саранчи, «тучи» комаров, мошек и москитов.

Биологическое значение членистоногих в природных экосистемах велико и многогранно. Как постоянные и многочисленные компоненты водных и сухопутных экосистем они играют существенную роль в биологическом круговороте и биоэнергетических процессах в природе. Многие водные членистоногие важны как биофильтраторы в очистке вод от органического загрязнения. В почве велика роль членистоногих в процессах почвообразования. Среди членистоногих много объектов промысла и промышленного разведения. Отрицательное значение имеют членистоногие — вредители сельского и лесного хозяйства, а также паразиты и переносчики опасных заболеваний человека и животных.

Общая морфофизиологическая характеристика.

Членистоногие — билатерально-симметричные, целомические животные из группы трохофорных, к которой относятся также ранее изученные кольчатые черви (Annelida) и моллюски (Mollusca). Черты трохофорных животных у членистоногих проявляются в хорошо выраженной метамерности строения и

в особенностях эмбриогенеза. По плану организации членистоногие очень близки к кольчатым червям. И не случайно в XIX в. зоолог Ж. Кювье объединял кольчатых червей и членистоногих в один тип — *Articulata*, что означает «членистые». (Это свидетельствует о родстве этих групп животных.) Несмотря на большое сходство в организации с кольчатыми червями, членистоногие в процессе эволюции приобрели много прогрессивных особенностей, которые обеспечили им широкое освоение экологических ниш на Земле, выход на сушу и в воздушную среду. Рассмотрим эти прогрессивные особенности типа членистоногих.

1. Главная специфическая особенность членистоногих — *хитиновая кутикула*, которая выделяется кожей — гиподермой. Кутикула состоит из хитина — сложного полисахарида, задубленных белков и других веществ. Она обладает большой эластичностью, прочностью и защищает тело членистоногих от хищников и от различных внешних воздействий. У некоторых видов членистоногих кутикула особенно прочная, так как пропитана солями кальция, железа, кремния.

Кутикула состоит из нескольких слоев (рис. 250): наружного слоя — экзокутикулы с поперечно-волокнутой структурой и внутреннего — эндокутикулы столбчатой структуры, пронизанной поровыми каналцами. У сухопутных членистоногих дополнительно имеется еще один поверхностный слой — эпикутикула, который состоит из липидных соединений и предохраняет тело от потери влаги. В хитиновом покрове различают уплотненные участки — склериты и тонкие мягкие — мембраны, располагающиеся между сегментами, что обеспечивает подвижность тела. Хитиновая кутикула, кроме защитной функции, выполняет еще и роль наружного и внутреннего скелета. К внутренним впячиваниям хитиновой кутикулы изнутри прикрепляется мускулатура. Твердый наружный скелет членистоногих имеет существенные преимущества в прочности по сравнению с позвоночными, имеющими внутренний скелет. Это сопоставимо с прочностью технических конструкций: железной трубы и железобетонной сваи. Рост членистоногих из-за нерастяжимости кутикулы прерывистый и сопровождается линькой. В период линьки старая кутикула отслаивается и сбрасывается. Новая тонкая

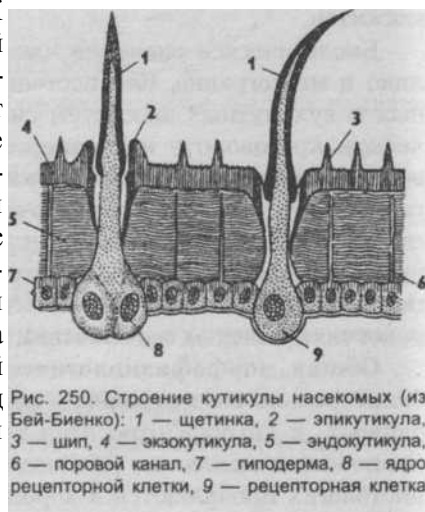


Рис. 250. Строение кутикулы насекомых (из Бей-Биенко): 1 — щетинка, 2 — эпикутикула, 3 — шип, 4 — экзокутикула, 5 — эндокутикула, 6 — поровой канал, 7 — гиподерма, 8 — ядро рецепторной клетки, 9 — рецепторная клетка

кутикула, образовавшаяся под старой, некоторое время не препятствует росту животного до отвердевания покровов.

2. Сегментация тела членистоногих гетерономная. Группы сегментов различаются морфофункционально и обособлены в отделы тела, или тагмы. Обычно в теле членистоногих различают три отдела: голову, грудь и брюшко. На голове расположены рот и органы чувств.

Головной отдел состоит из акрона и четырех сегментов. По последним данным, акрон тоже сложное образование, состоящее из слившихся предротовой лопасти, соответствующей простомииуму аннелид, и двух сегментов.

Грудной отдел несет в основном локомоторную функцию, а в брюшке расположены внутренние органы. В пределах типа расчленение тела варьирует от почти гомономной сегментации у вымерших трилобитов до гетерономной у большинства видов.

Сегментарный состав грудного и брюшного отделов изменчив. Число сегментов туловища колеблется от 3—5 до нескольких десятков. Брюшко заканчивается анальной лопастью, или тельсоном, который соответствует пигидию кольчецов.

3. Членистые конечности — важная прогрессивная особенность типа членистоногих. Они покрыты кутикулой, и потому их подвижность обеспечивается членистостью строения. Конечности членистоногих дополнительно выполняют многочисленные функции, кроме локомоторной. Некоторые конечности видоизменены в органы чувств — антенны, другие — в челюсти или выполняют дыхательную или половую функции. Конечности по типу многочленного рычага у членистоногих представляют один из совершенных типов органов движения среди животных.

4. Мускулатура членистоногих дифференцирована на систему мышц, выполняющих разные функции. В голове наиболее сильно развиты жевательные мышцы, а в грудном отделе — локомоторные. Отдельные пучки продольных и дорсовентральных мышц обеспечивают подвижность сегментов тела. Это существенно отличает членистоногих от червей, имеющих кожномускульный мешок и передвигающихся за счет сокращения всей мускулатуры тела. Мышечная ткань членистоногих поперечнополосатая, в отличие от гладкой мускулатуры червей. Это пример конвергенции в строении мускулатуры с позвоночными животными. Однако относительная сила мышц членистоногих часто в несколько раз превышает мышечную силу млекопитающих. Например, насекомые могут передвигать груз, в 14—25 раз превышающий их собственный вес. Для мускулатуры членистоногих характерна исключительно высокая частота сокращений, особенно для крыловых мышц у насекомых.

5. Полость тела у членистоногих — *миксоцель* — смешанного происхождения, образующаяся за счет слияния целома с первичной полостью.

Полостная жидкость, заполняющая миксоцель, называется гемолимфой. Миксоцель подразделена двумя диафрагмами на синусы: перикардиальный, висцеральный и периневральный. В перикардиальном синусе расположено сердце, в периневральном — брюшная нервная цепочка, а в висцеральном — остальные внутренние органы. Остатки целома сохраняются в гонадах и почках.

6. Пищеварительная система состоит из трех отделов. В переднем отделе обособлены пищевод, жевательный желудок. В среднем отделе кишечника происходит пищеварение и всасывание пищи. Роль пищеварительных желез может выполнять печень или особые пилорические придатки.

7. Кровеносная система членистоногих незамкнутая. Кровеносные сосуды развиты слабо. Гемолимфа циркулирует частично по сосудам, а также по синусам миксоцеля в промежутках между органами. Имеется трубчатое многокамерное сердце — видоизмененный спинной кровеносный сосуд. Кровь поступает в камеры сердца через парные боковые отверстия — остии с закрывающимися клапанами, а выталкивается через артерии в синусы миксоцеля.

8. Нервная система членистоногих, как и у кольчатых червей, представлена парными надглоточными ганглиями, образующими мозг, и брюшной нервной цепочкой, или лестницей, — у примитивных видов. Однако функционально она более прогрессивна, чем у кольчатых червей. У членистоногих сильно развит мозг и развиты нейросекреторные клетки, обеспечивающие нейрогуморальную регуляцию функций организма. В пределах типа наблюдается тенденция к слиянию ганглиев брюшной нервной цепочки (принцип олигомеризации) с последующей функциональной дифференциацией нервных клеток. Членистоногие характеризуются сложным поведением и ориентируются в пространстве при помощи развитой системы органов чувств. У них имеются сложные — фасеточные глаза или простые — глазки, органы осязания, слуха, равновесия, химического чувства.

9. Органы дыхания членистоногих представлены жабрами у водных форм, легкими или трахеями — у обитателей наземной среды. У некоторых мелких видов может быть кожное дыхание.

10. Органы выделения у большинства членистоногих представлены почками — видоизмененными целомодуктами (1—2 пары). Для сухопутных форм характерны особые органы выделения — мальпигиевы сосуды, экономящие влагу в организме.

И. Размножение половое. Большинство членистоногих раздельнополы, реже встречаются гермафродиты. Некоторым видам свойственно партеногенетическое размножение.

12. Развитие чаще происходит с метаморфозом, реже прямое, без образования личинок.

Тип Членистоногие подразделяют на четыре подтипа: подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha), подтип Жабродышащие (Branchiata), подтип Хелицеровые (Chelicerata) и подтип Трахейные (Tracheata).

Знакомство с типом членистоногих удобнее начать с наиболее древних и во многом более примитивных подтипов — трилобитообразных и жабродышащих, а в дальнейшем продолжить изучение более прогрессивных подтипов — хелицеровых и трахейных.

Подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha)

Это примитивная вымершая группа морских членистоногих. Известны в ископаемом состоянии с докембрия до конца палеозоя. К подтипу относятся несколько классов. Наиболее обширным по числу видов и более изученным является класс трилобитов (Trilobita). Характерными особенностями подтипа трилобитообразных являются: подразделение тела на голову и туловище с гомономной сегментацией; наличие одной пары одноветвистых усиков — антеннул; двуветвистые мультифункциональные конечности; жаберное дыхание.

Класс Трилобиты (Trilobita)

Известно около 10 тыс. видов ископаемых трилобитов, населявших моря и океаны на протяжении всего палеозоя. Это важная группа для решения вопросов об историческом происхождении типа членистоногих. Морфология тела трилобитов полностью соответствует организации типа членистоногих, и вместе с тем у трилобитов особенно четко проявляются черты сходства с родственным типом кольчатых червей.

Тело трилобитов состоит из цельной головы и сегментированного туловища (рис. 251). Длина тела трилобитов не превышает 20 см. Они вели придонный образ жизни. У трилобитов голова хорошо обособлена и состоит из акрона и четырех сегментов. Голова слитная, однако у некоторых трилобитов на поверхности головы видны границы слившихся сегментов. Акрон несет одноветвистые усики — антеннулы. Это органы осязания трилобитов. Остальные сегменты головы несут четыре пары головных конечностей, сходных по строению с туловищными. Каждая конечность трилобитов состоит из базального членика — протоподита с жевательной поверхностью по внутренней стороне, от вершины которого отходят членистый отросток ноги и членистый жаберный придаток (рис. 251). Конечности трилобитов мультифункциональные, т. е. выполняли несколько функций: двигательную, дыхательную и жевательную. При помощи ног

трилобиты ползали, плавали и захватывали пищевые частицы. Пищу размельчали жевательными поверхностями протоподитов ног, транспортируя ее по продольной брюшной борозде между ногами ко рту.

Туловище трилобитов состоит из множества гомономных сегментов. У многих трилобитов последние сегменты тела и анальная лопасть (тельсон) сливаются вместе, образуя хвостовой щит — пигидий. На голове сверху у трилобитов имеются два сложных фасеточных глаза и один непарный простой глазок на темени. Хитиновые покровы трилобитов были прочными, пропитанными солями кальция и кремния. Такая броня служила надежной защитой от врагов. По спинной поверхности тела трилобитов проходят две продольные борозды, отделяющие центральную, выпуклую часть — рахис и две боковые полосы — плевры (рис. 251). На ископаемых панцирях трилобитов хорошо видны эти три продольные полосы тела — отсюда и название (трилобиты — трехлопастные). Рахис представляет как бы спину туловища с внутренними органами, а плевры — это оттянутые боковые края стенки тела, превратившиеся в своеобразные жаберные крышки, под которыми располагались ноги с жаберным отростком.

Развитие трилобитов проходило с метаморфозом. В ископаемом состоянии сохранились их мелкие яйца и личинки — протасписы. Их тело состояло из акрона, четырех сегментов и анальной лопасти — тельсона. По такой сегментации тела протаспис сходен с метатрохофорой полихет. В период развития трилобиты последовательно линяли, и у них после каждой линьки увеличивалось число туловищных сегментов (рис. 252). При этом зона формирования сегментов находилась перед анальной лопастью, как и у личинок кольцецов.

Трилобиты, несомненно, одна из самых примитивных групп членистоногих. Им свойственны: гомономность сегментации туловища, следы сегментации на голове, наличие антеннул — придатков акрона и однотипные конечности с жаберным придатком. Эти особенности свидетельствуют о близости трилобитов к первичным членистоногим и их предкам — древним кольцецам. Вместе с тем у трилобитов наблюдаются черты специализации к донному образу жизни. Мощный панцирь, уплощенность тела, сложные глаза на верхней стороне тела, расположение рта и ног на брюшной стороне тела — эти особенности представляли собой приспособления к медленному ползанию или скольжению по дну. Трилобиты питались, по-видимому, планктоном и мелкими донными организмами. Образование слитного пигидия — также защитное приспособление. В случае опасности трилобиты могли сворачиваться в кольцо, и при этом их голова и пигидий плотно смыкались, защищая мягкую брюшную сторону тела. Личинки трилобитов вели планктонное существование и обеспечивали их расселение. В геологии и стратиграфии трилобитов используют в качестве руководящих форм.

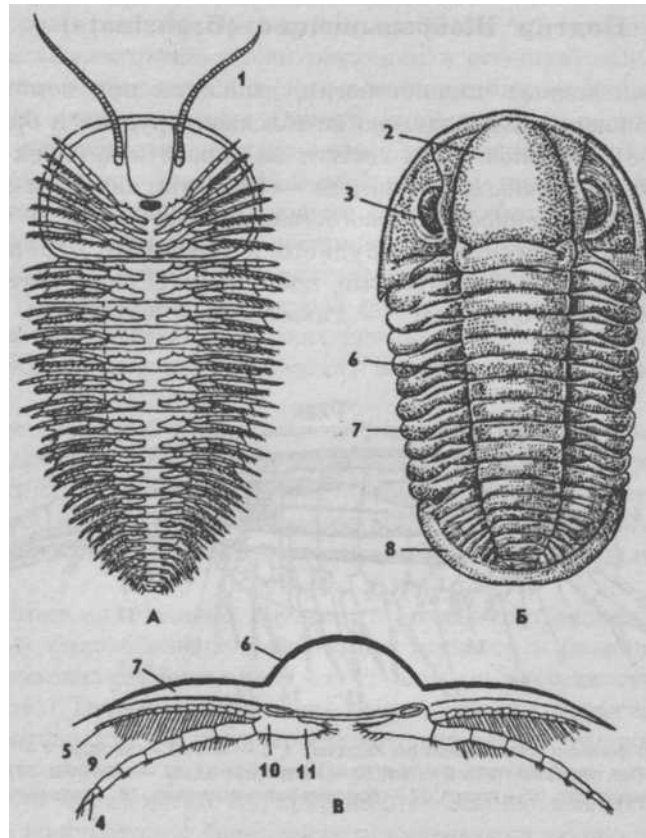


Рис. 251. Строение трилобитов: А — схема строения примитивного трилобита (вид с брюшной стороны, по Гандлиршу), Б — трилобит с развитым хвостовым щитом (из Грассе и Тюзе), В — схема поперечного разреза через туловище трилобита (по Снодграссу); 1 — антеннула, 2 — головной щит, 3 — сложные глаза, 4 — нога. 5 — эпиподит, 6 — рахис, 7 — плевры, 8 — хвостовой щит, 9 — жаберные лепестки, 10 — основной членик ноги, 11 — жевательный выступ

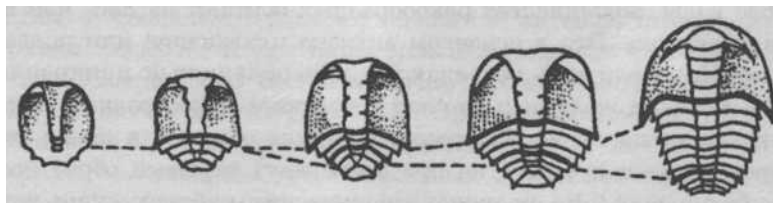


Рис. 252. Постэмбриональное развитие трилобита (по Барранде)

Подтип Жабродышащие (Branchiata)

Это подтип водных членистоногих, дышащих при помощи жабер. Тело жабродышащих подразделено на головной, грудной и брюшной отделы (рис. 253). Головной отдел состоит из акрона и четырех сегментов. На голове две пары усиков: антеннулы — придатки акрона и антенны — видоизмененные конечности первого головного сегмента, а также три пары челюстей. Сегментация грудного и брюшного отделов сильно варьирует. Конечности двуветвистые, кроме первой пары антенн. К подтипу относится лишь один класс — Ракообразные (Crustacea).

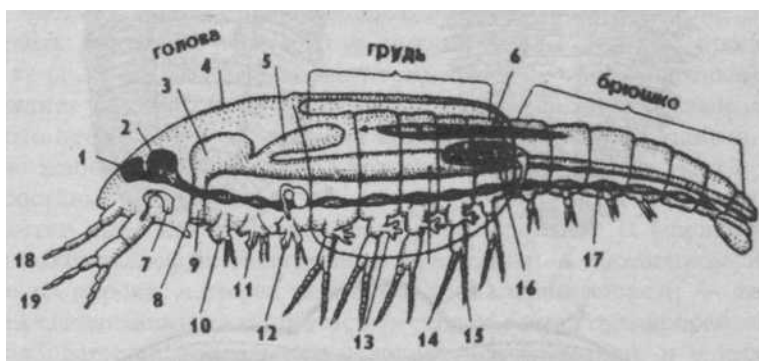


Рис. 253. Схема организации ракообразных (из Хадорна): 1, 2 — мозг, 3 — желудок, 4 — голова, 5 — печень, 6 — сердце, 7 — почка, 8 — губа, 9 — рот, 10 — мандибулы, 11, 12 — максиллы, 13 — эпиподит, 14, 15 — экзоподит и эндоподит, 16 — гонада, 17 — брюшная нервная цепочка, 18 — антеннула, 19 — антенна

Класс Ракообразные (Crustacea)

Ракообразные — многочисленная и многообразная группа в основном водных членистоногих. К ним относится около 40 тыс. современных видов. Ракообразные занимают практически все типы водоемов: моря и океаны до самых больших глубин, реки, озера, пересыхающие лужи, подземные воды. Большинство ракообразных обитают на дне или входят в состав планктона. Это в основном активно плавающие или ползающие животные. Но среди них встречаются и неподвижные прикрепленные формы — морские желуди и утолчки. Некоторые ракообразные приспособились к жизни на суше. Например, мокрицы обитают в почве различных широт, даже в пустыне, но при этом ведут скрытый образ жизни и роют глубокие норы. Во влажных тропических районах суши встречаются в почве бокоплавы и наземные формы крабов и крабоидов. Среди ракообразных немало паразитов водных беспозвоночных и рыб.

Велика роль ракообразных в биологическом круговороте в водных экосистемах. Планктонные рачки питаются в основном одноклеточными водорослями и взвешенными в воде органическими частицами, а ими в свою очередь питаются рыбы. Основу пищи для рыб во всех водоемах составляют ракообразные или животные, питающиеся ими. Даже такие крупные морские животные, как беззубые киты, питаются мелкими рачками, которых выеживают из воды в огромном количестве.

Важна роль ракообразных в биологической очистке вод. Они представляют одну из самых многочисленных групп биофильтраторов и детритофагов. Ракообразные — важный объект промысла и используются человеком в пищу. Особенно развит промысел креветок, крабов, langoustes. На рыбоводных заводах разводят мелких рачков в качестве корма для рыб.

Внешнее строение. Размеры и форма тела ракообразных разнообразны. Среди них встречаются мелкие планктонные формы, до 1 мм длиной, и крупные бентосные раки, крабы до 80 см в длину, а, например, японский краб в размахе ног достигает 1,5—2 м. Сильно видоизменены по облику сидячие формы с известковым панцирем и паразитические раки.

Тело состоит из головного, грудного и брюшного отделов. У некоторых примитивных ракообразных сегментация грудного и брюшного отделов почти гомономная. Сегменты тела несут по паре двуветвистых конечностей (рис. 254). Типичная конечность ракообразных состоит из базальной части — протоподита, от которого отходят две ветви: наружная — экзоподит и внутренняя — эндоподит. Протоподит состоит из двух члеников: коксоподита и базиподита. На коксоподите обычно имеется жаберный придаток — эпиподит, а к базиподиту причленяются экзоподит и эндоподит. Экзоподит нередко редуцируется, и ноги становятся одноветвистыми. Первично конечности ракообразных мультифункциональны и выполняют несколько функций: двигательную, дыхательную и вспомогательную при питании. Но у большинства ракообразных наблюдается морфофункциональная дифференциация конечностей.

Голова ракообразных состоит из головной лопасти — акрона и четырех сегментов. На голове имеются придатки акрона — антенны первые (антеннулы) и конечности четырех сегментов: антенны вторые, мандибулы (верхние челюсти) и две пары максилл (нижних челюстей). Голова может быть слитной или состоять из двух сочлененных отделов: протоцефалона и гнатоцефалона (рис. 255). Протоцефалон образуется путем слияния акрона и одного головного сегмента и несет две пары антенн, а гнатоцефалон — слиянием трех челюстных сегментов. У многих высших ракообразных, как, например, у речного рака, гнатоцефалон срастается с грудным отделом, что приводит к образованию челюстегруды (гнатоторакса), покрытой спинным панцирем — карапаксом. В этом случае тело

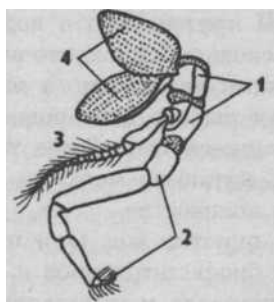


Рис. 254. Схема строения конечности ракообразных (по Снодграссу): 1 — протоподит, 2 — эндоподит, 3 — экзоподит, 4 — эпиподиты

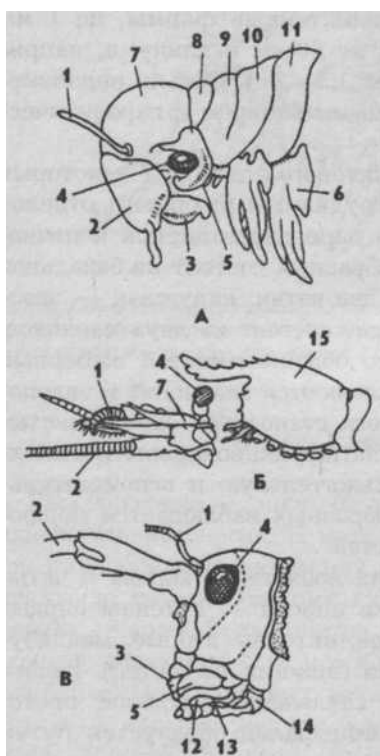
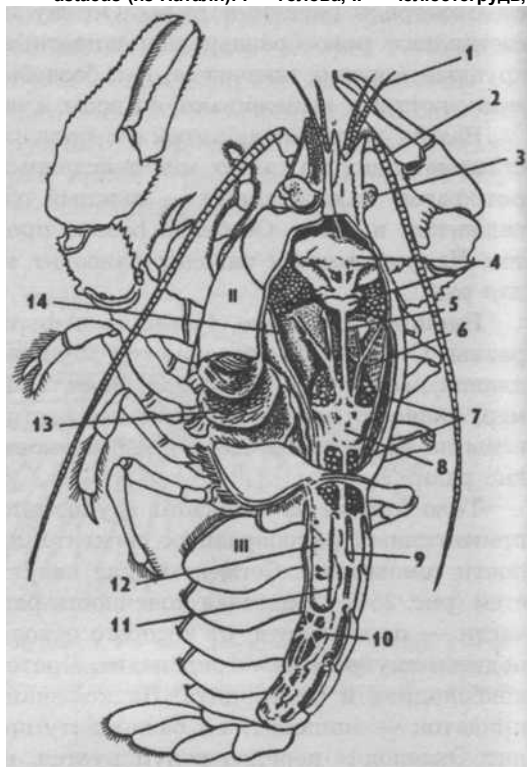


Рис. 255. Строение головы ракообразных (по Снодграссу): А — жаброног *Eubranchipus vernalis* (протоцефалон обособлен), Б — креветка *Spirontocaris polaris* (протоцефалон отделен), В — бокоплав *Orchestoidea californica* (голова сложная); 1 — антеннула, 2 — антенна, 3 — верхняя губа, 4 — сложный глаз, 5 — мандибула, 6 — фудные ноги, 7 — протоцефалон, 8 — 2-й сегмент головы, 9 — слитные 3-й и 4-й сегменты головы, 10—11 — 1-й и 2-й сегменты груди, 12, 13 — максиллы, 14 — ногочелюсть, 15 — челюстегрудь

Рис. 256. Вскрытый речной рак (самка) *Potamobius astacus* (из Натали): I — голова, II — челюстегрудь,



III — брюшко; 1 — антеннулы, 2 — антенна, 3 — глаз, 4 — желудок, 5, 6 — артерии, 7 — яичник, 8 — сердце, 9 — брюшная артерия, 10 — брюшная нервная цепочка, 11 — задняя кишка, 12 — мышцы, 13 — жабры, 14 — печень

подразделяется на следующие отделы: голова — протоцефалон (акрон и один сегмент), челюстегрудь — гнатоторакс (три головных и восемь грудных сегментов) и брюшко (шесть сегментов и тельсон) (рис. 256). У других раков весь головной отдел сливается с одним или несколькими сегментами груди, образуя головогрудь, а затем следует грудь и брюшко.

Грудной и брюшной отделы ракообразных могут состоять из разного числа сегментов (от 5—8 до 50). Грудной отдел в основном локомоторный. У одних раков грудные конечности мультифункциональные, как у жабронога, и выполняют плавательную, дыхательную функции и отфильтровывания пищи; у других наблюдается разделение функций. Например, у речного рака из восьми пар грудных ног первые три пары — это двуветвистые ногочелюсти (удерживают и отцеживают пищу), три последующие пары ног одноветвистые ходильные и одновременно хватательные с клешней на конце. Вместе с тем все грудные конечности рака несут у основания жабры и выполняют дополнительно функцию дыхания (рис. 257).

Брюшной отдел состоит из нескольких сегментов и тельсона и чаще лишен конечностей. Однако у большинства высших раков на брюшке имеются двуветвистые конечности. У креветок они выполняют плавательную функцию, у ротоногих раков — дыхательную. У самцов речного рака первые две пары брюшных ног видоизменены в копулятивные органы, а остальные — плавательные. У самок рака первая пара ног редуцирована, а остальные брюшные ножки служат для плавания и вынашивания молоди. Последняя пара брюшных ног у большинства десятиногих раков имеет форму сдвоенных широких пластинок (уроподы). Вместе с уплощенным тельсоном уropоды образуют как бы пятилопастной «плавник». Подгибая и распрямляя мускулистое брюшко с «плавником», речной рак плавает задом наперед, а ползает по дну на пяти ходильных ногах в любом направлении. У ракообразных без

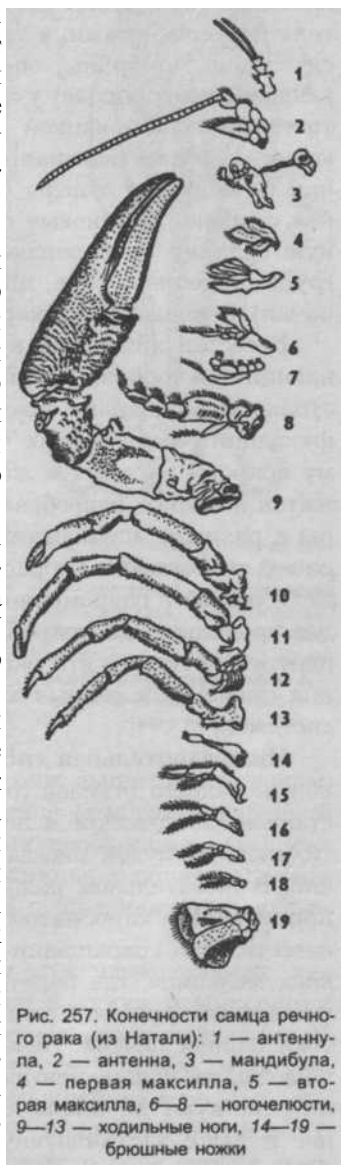


Рис. 257. Конечности самца речного рака (из Натали): 1 — антеннула, 2 — антенна, 3 — мандибула, 4 — первая максилла, 5 — вторая максилла, 6—8 — ногочелюсти, 9—13 — ходильные ноги, 14—19 — брюшные ножки

брюшных конечностей на конце тела обычно имеются членистые придатки тельсона — вилочка (*furca*). Только у рака *Nebalia* присутствуют одновременно брюшные конечности и вилочка. У крабов брюшной отдел редуцирован.

Хитиновые покровы многих ракообразных пропитаны карбонатом кальция, что придает им большую прочность. Между слитными отделами тела или сегментами, а также между члениками ног и придатков имеются мягкие мембраны, обеспечивающие их подвижность. Склеротизированные (уплотненные) участки сегментов образуют на спинной поверхности тергиты, на брюшной — стерниты. Тергиты нередко широкие, нависающие по бокам, как например, у морских тараканов, мокриц. При слиянии сегментов в отделы образуется общий хитиновый панцирь на спинной стороне. Хитиновые покровы головы в ряде случаев образуют спинную складку — карапакс, который прикрывает не только голову, но и грудь (у речного рака, щитня), или даже все тело (дафнии, ракушковые рачки). Боковые части карапакса у высших раков прикрывают жабры.

В состав хитиновой кутикулы входят разнообразные пигменты, придающие ракообразным покровительственную окраску. Особо большой стойкостью обладают красные пигменты, которые сохраняются даже при фиксации ракообразных в формалине и проваривании в кипятке. Поэтому покровы вареных и жареных раков, крабов красные. Пигменты содержатся и в коже ракообразных — гиподерме. Имеются клетки-хроматофоры с разными пигментами. Некоторые ракообразные могут изменять окраску, что зависит от распределения пигментных зерен в хроматофорах. Если пигмент равномерно распределяется в клетке, то эта окраска и будет проявляться в покровах. И наоборот, если пигмент концентрируется в центре клетки, то эта окраска исчезает. Процесс изменения распределения пигмента в разных хроматофорах регулируется нервно-гуморальной системой.

Пищеварительная система ракообразных состоит из переднего, среднего и заднего отделов (рис. 258). Эктодермальная передняя кишка представлена пищеводом и жевательным желудком; выстлана хитиновой кутикулой. Желудок иногда подразделяется на жевательный и пилорический. В жевательном желудке у речного рака имеются хитиновые зубцы, пропитанные карбонатом кальция, и особые «жерновки» — конкреции извести. При сокращении мышечных стенок желудок подобен «жевательной» мельнице, где перетирается пища. В пилорическом отделе желудка пища фильтруется. Средняя кишка энтодермальная; в нее впадают протоки парной печени. Печень выполняет не только роль пищеварительной железы, но и функцию всасывания переваренной пищи. Ферменты печени действуют на жиры, белки и углеводы. В печени происходит полостное и даже частично внутриклеточное пищеварение. Имеется обратная

корреляция между развитием средней кишки и печени. Например, у дафний маленькая печень, но длинная средняя кишка, а у речного рака сильно развита печень, а средняя кишка имеет вид короткого слепого отростка и пища в основном переваривается и всасывается в трубочках печени. Задняя кишка прямая, выстлана кутикулой. Во время линьки у раков сбрасывается не только наружный хитиновый покров, но и хитиновая выстилка переднего и заднего отделов кишки. В этот период ракообразные не питаются до отвердевания нового хитинового покрова.

Органы дыхания. У большинства ракообразных органами дыхания служат кожные жабры в форме перистых или пластинчатых выростов. Обычно жабры находятся на грудных конечностях, и только у ротоногих (рак-богомол) и равноногих (водяные ослики) брюшные ножки полностью превращены в жабры. У высших ракообразных (раков, крабов) жабры образуются не только на ногах, но и на стенке тела в жаберных полостях под карапаксом (рис. 259). Многие мелкие ракообразные с тонкой кутикулой лишены жабр и дышат всей поверхностью тела. У сухопутных ракообразных имеются специальные органы дыхания. Так, у мокриц на брюшных ножках имеются глубокие ветвящиеся впячивания — псевдотрахеи, в которых происходит газообмен. У сухопутных крабов под боковыми частями панциря долго сохраняется влага, и они дышат кислородом, растворенным в пленке воды, покрывающей тонкие мембраны жаберной полости. Для дыхания сухопутных ракообразных необходима повышенная влажность воздуха. Даже пустынные мокрицы, роющие в песке норы до 1 м глубиной, живут в микроусловиях с 90-процентной влажностью воздуха.

Кровеносная система ракообразных, как и у всех членистоногих, незамкнутая: кровь (гемолимфа) течет по сосудам и лакунам миксоцеля (рис. 260). Имеется трубчатое сердце, расположенное над кишечником. У примитивных форм, например у жаброногов, сердце длинное, многокамерное, с парными отверстиями — остиями в каждой камере. У большинства ракообразных сердце в форме короткой спинной трубки всего с несколькими камерами и остиями. Например, у речного рака сердце ком-

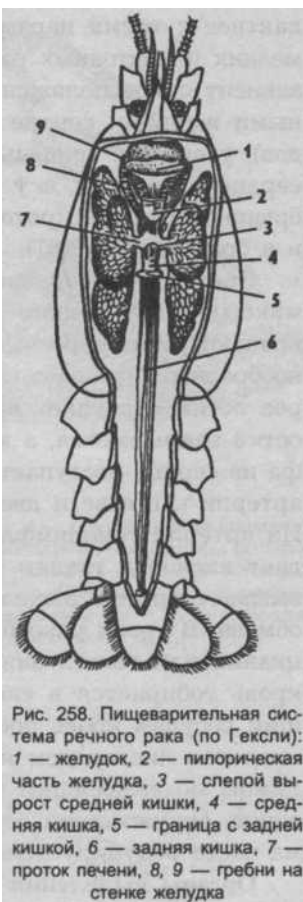


Рис. 258. Пищеварительная система речного рака (по Гексли): 1 — желудок, 2 — пилорическая часть желудка, 3 — слепой вырост средней кишки, 4 — средняя кишка, 5 — граница с задней кишкой, 6 — задняя кишка, 7 — проток печени, 8, 9 — гребни на стенке желудка

пактное с тремя парами остий. В ряде случаев сердце редуцируется у мелких планктонных рачков (циклопы) и у паразитов. Положение сердца зависит от расположения органов дыхания. Например, у раков, с грудными жабрами сердце находится в грудном отделе (у большинства видов), у видов с брюшными органами дыхания (мокрицы, водяные ослики) сердце в брюшке, а у раков, у которых жабры находятся в грудном и брюшном отделах (ротоногие), сердце длинное, расположенное и в груди и в брюшке (рис. 261).

Сердце ракообразных находится в особом перикардиальном синусе миксоцеля. У речного рака перикардиальный синус замкнутый, в него впадают лишь венозные жаберные сосуды. Схема кровообращения у ракообразных изображена на рисунке 260. Гемолимфа из перикардия через остии поступает в сердце. При сокращении камер сердца клапаны остий закрываются, а клапаны сердечных камер открываются. Гемолимфа из сердца поступает в артерии. У речного рака от сердца отходят три артерии к голове и две назад к внутренним органам и к концу брюшка. Из артерий гемолимфа выливается в промежутки между органами, отдает кислород тканям и насыщается углекислым газом. Частично кровь омывает органы выделения — почки, где освобождается от продуктов обмена. В крови ракообразных содержатся дыхательные пигменты; гемоцианин или гемоглобин, связывающие кислород. От внутренних органов кровь собирается в систему венозных сосудов. По жаберным приносящим сосудам кровь поступает в систему капилляров в жабрах, где обогащается кислородом и освобождается от углекислого газа. Затем гемолимфа по выносящим жаберным сосудам поступает в перикардиальный синус, окружающий сердце. У мелких ракообразных кровеносная система часто редуцируется.

Органы выделения — две пары почек, представляющие собой видоизмененные целомодукты. Почки расположены в головном отделе. Первая пара почек — антеннальные железы, вторая пара — максиллярные. Каждая почка состоит из концевой мешочки целомического происхождения и извитого выделительного канальца, который может расширяться, образуя мочевой пузырь (рис. 262). Выделительные поры первой пары почек открываются у основания вторых антенн, а второй пары почек — у основания второй пары максилл. Внутренние отверстия выделительных канальцев, открывающиеся в целом, соответствуют воронкам целомодуктов кольчатых червей. Обе пары почек одновременно присутствуют только у одного рачка — *Nebalia* из высших раков, а также у морских ракушковых рачков, а у остальных имеется лишь одна из двух пар почек: антеннальные или максиллярные.

В процессе индивидуального развития ракообразных происходит смена выделительных желез. Так, у многих высших раков в личиночном со-

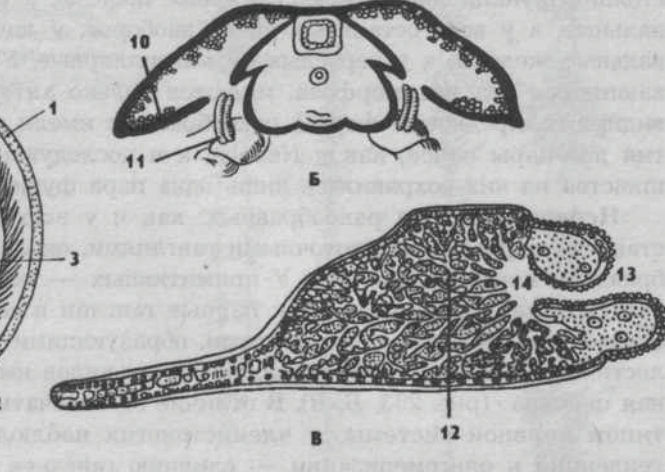


Рис. 259. Органы дыхания у ракообразных: А — речного рака (из Матвеева), Б — краба пальмового вора *Birgus latro* (из Натали), В — мокрицы (из Натали); 1 — карапакс, 2 — миксоцель. 3 — жабры, 4 — сердце, 5 — гонады, 6 — кишка, 7 — кровеносный сосуд, 8 — нервная цепочка, 9 — поднервная артерия, 10 — губчатый эпителий, 11 — рудименты жабер, 12 — псевдотрахеи, 13 — дыхальце, 14 — дыхательная камера

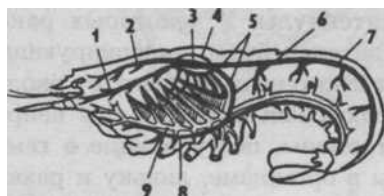


Рис. 260. Кровеносная система речного рака (по Гегенбауэру): 1 — антеннальная артерия, 2 — передняя аорта, 3 — сердце, 4 — перикардий, 5 — выносящие жаберные сосуды, 6 — нисходящая артерия, 7 — задняя (брюшная) артерия, 8 — поднервная артерия, 9 — брюшной венозный сосуд



Рис. 261. Положение сердца у ракообразных: А — бокоплав, Б — краб

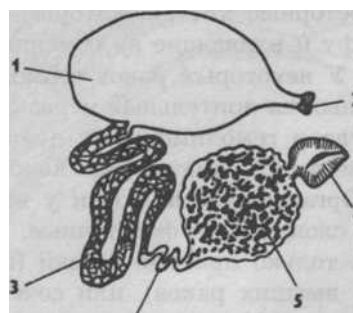


Рис. 262. Антенальная почка речного рака (из Вальса): 1 — мочевой пузырь, 2 — выделительная пора, 3 — белый канал, 4 — прозрачный канал, 5 — зеленый канал, 6 — целомический мешок

стоянии функционируют максиллярные железы, а во взрослом — антеннальные, а у всех остальных видов наоборот: у личинок развиты антеннальные железы, а у взрослых — максиллярные. У речного рака, развивающегося без метаморфоза, имеются только антеннальные почки. По-видимому, предковые формы ракообразных имели на всех фазах развития две пары почек, как у *Nebalia*, а в последующей эволюции у большинства из них сохранилась лишь одна пара функционирующих почек.

Нервная система ракообразных, как и у всех членистоногих, представлена парными надглоточными ганглиями, окологлоточным кольцом и брюшной нервной цепочкой. У примитивных — жаброногих раков нервная система лестничного типа; парные ганглии в сегментах широко расставлены и соединены комиссурами, образующими перекладины нервной лестницы (рис. 263, *A*). У большинства же видов имеется брюшная нервная цепочка (рис. 263, *Б, В*). В отличие от кольчатых червей с таким же типом нервной системы, у членистоногих наблюдается эволюционная тенденция к олигомеризации — слиянию ганглиев из разных сегментов (рис. 263 *Г, Д, Е*). У речного рака, тело которого состоит из акрона, 18 сегментов и тельсона, имеется лишь 12 нервных узлов в цепочке: один подглоточный, пять грудных и шесть брюшных. А у циклопов и крабов все ганглии брюшной цепочки сливаются в один нервный узел.

Головной мозг ракообразных состоит из парных долей протоцеребрума с грибовидными телами и дейтоцеребрума. Протоцеребрум иннервирует акрон и глаза, дейтоцеребрум — антеннулы. У некоторых раков обособлен еще и третий отдел мозга — тритоцеребрум, иннервирующий антенны, а у всех остальных видов нервы к антеннам отходят от окологлоточного кольца. В состав ганглиев у ракообразных входят еще нейросекреторные клетки, которые выделяют гормоны, поступающие в гемолимфу и влияющие на обменные процессы в организме, линьку и развитие. У некоторых раков гормоны из нейросекреторных клеток, расположенных на зрительных нервах, поступают в особую синусовую железу, а оттуда в гемолимфу. Их действие вызывает сгущение или дисперсию пигмента в хроматофорах кожи, что приводит к изменению окраски.

Органы чувств. Почти у всех раков хорошо развиты глаза: простые или сложные — фасеточные. У одних ракообразных могут присутствовать только простые глазки (циклопы), или только сложные (большинство высших раков), или сочетается присутствие тех и других (рачки-карпеды). У глубоководных, а также у сидячих и паразитических раков глаза отсутствуют. Простые глазки инвертированного типа. Они группируются по 2—4 и образуют непарный — науплиусов глаз, характерный для личинки ракообразных — науплиуса. Простой глазок представляет собой пигментный бокал, внутрь которого обращены зрительные клетки; от их наружных концов отходят нервные окончания, соединяющиеся в зрительный нерв (рис. 264, *A*). Глаз покрыт прозрачной кутикулой, обра-

Рис. 263. Нервная система ракообразных (по Гизбрехту): А — Anostraca (жаброногие), Б — Euphasia (зуфазиевые), В — Decapoda десятиногие — раки, Г — Decapoda десятиногие — крабы, Д — Coeperoda (веслоногие), Е — Ostracoda (ракушковые)

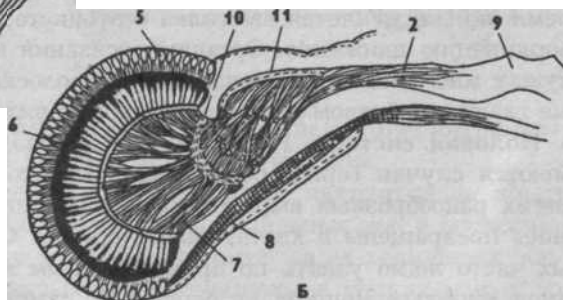
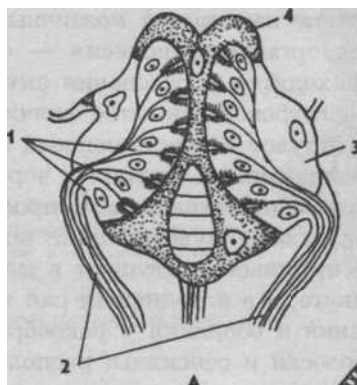
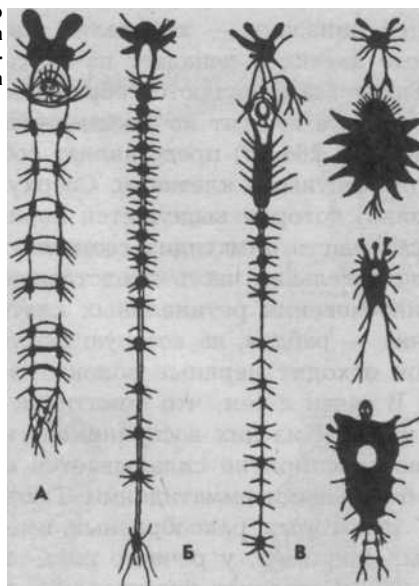


Рис. 264. Глаза ракообразных: А — простой науплиальный глаз (из Бючли), Б — сложный глаз жабронога (из Клауса), В — участок сложного глаза с омматидиями; 1 — ретинальные клетки, 2 — зрительный нерв, 3 — хрусталик, 4 — пигментные клетки, 5 — хрустальные конусы, 6 — слой ретинальных и пигментных клеток, 7 — нервные волокна, 8 — мускул глазного стебелька, 9 — мозг, 10, 11 — ганглиозные скопления клеток, 12 — хитиновая кутикула, 13 — дистальные части ретинальных клеток, 14 — ретинальные клетки, 15 — базальная мембрана, 16 — нервные волокна, 17 — прослойки пигмента между омматидиями

зующей линзочку — хрусталик. Свет проходит через хрусталик, зрительные клетки и попадает на их светочувствительные внутренние концы. Такие глаза являются обращенными, или инвертированными. Фасеточные глаза состоят из простых глазков — омматидиев. Каждый омматидий (рис. 264, В) представляет собой конусовидный бокал, ограниченный пигментными клетками. Сверху имеется роговица в форме шестигранника, которая выделяется корнеагенными клетками. Светопреломляющую часть омматидия составляют клетки хрустального конуса. Светочувствительная часть представлена ретинальными клетками. В месте соприкосновения ретинальных клеток образуется светочувствительная палочка — рабдом, на которую фокусируется луч света. От ретинальных клеток отходят нервные волокна, из которых образуется зрительный нерв. В связи с тем, что омматидии изолированы друг от друга пигментом, каждый из них воспринимает небольшую часть изображения. Зрительное восприятие складывается из отдельных частей, воспринимаемых отдельными омматидиями. Такое зрение называется мозаичным.

У некоторых ракообразных имеются органы равновесия — статоцисты. Например, у речного рака они находятся у основания антеннул (рис. 265). Статоцист представляет собой глубокое открытое впячивание покровов, выстланное изнутри тонкой кутикулой с чувствующими волосками. Статолитами служат песчинки, попадающие в статоцист через его наружное отверстие. При изменении положения тела рака в пространстве статолиты (песчинки) раздражают разные чувствующие волоски статоциста, и соответствующие нервные импульсы поступают в мозг. Во время линьки меняется выстилка статоциста, и в этот период рак теряет координацию движения. Органами осязания и обоняния у ракообразных служат многочисленные осязательные волоски и сенсиллы, расположенные главным образом на антеннах, ногах, вилочке.

Половая система. Ракообразные — раздельнополые животные. Но имеются случаи гермафродитизма у некоторых неподвижных форм. У многих ракообразных выражен половой диморфизм. У самцов иногда антенны превращены в хватательные органы. Самок некоторых ракообразных часто легко узнать по прикрепленным яйцевым мешкам. У высших раков яйцевых мешков не бывает. У самцов речного рака 1—2 пары брюшных ног выполняют роль копулятивных органов. У паразитических и сидячих усюногих раков самцы в несколько раз мельче самок. Гонады парные, иногда частично срастаются (рис. 266). Половые протоки и отверстия парные. Иногда у самок имеются семяприемники, куда поступает сперма самца при спаривании. При этом оплодотворение яиц происходит позднее, когда самка приступает к яйцекладке и опрыскивает откладываемые яйца спермой из отверстий семяприемников. У самцов некоторых видов имеются железистые участки семяпроводов — семенные пузырьки, которые выделяют клейкое вещество, склеивающее сперму в

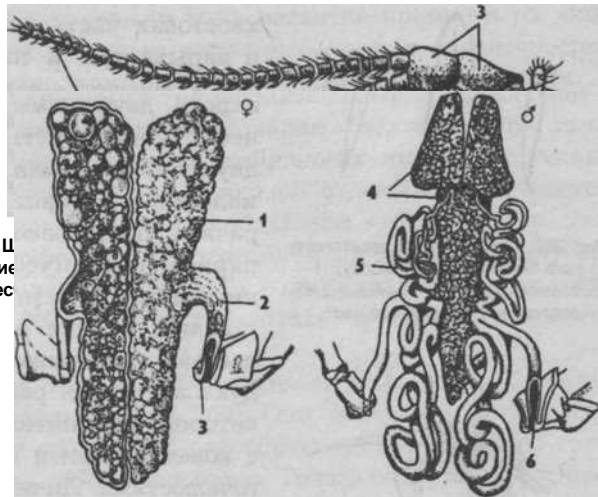


Рис. 265. Статоцист речного рака (из Ц
3 — основные членики, 4 — отверстие
волоски, б — пес

Рис. 266. Половая система самки и
самца речного рака (из Натали):
1 — яичник, 2 — яйцевод, 3 — жен-
ские половые отверстия, 4 — се-
менники, 5 — семяпроводы, 6 —
мужское половое отверстие

сперматофоры. При спаривании самцы приклеивают сперматофоры к телу самки или вводят их в женские половые отверстия.

У речного рака женские половые отверстия находятся на шестом грудном сегменте у основания третьей пары ходильных ног, а мужские — на восьмом грудном сегменте у основания пятой пары ходильных ног. У самцов рака 1—2 пары брюшных ног превращены в копулятивные трубочки. В период размножения они заполняются спермой, вытекающей из половых отверстий самца. При спаривании при помощи копулятивных трубочек самец вводит сперму в половые отверстия самок.

Форма и размеры сперматозоидов ракообразных сильно варьируют. У некоторых мелких ракушковых рачков сперматозоиды в 10 раз длиннее самого животного и достигают 6 мм. У рачка-галатеи и высших раков сперматозоид похож на песочные часы — с перетяжкой посередине и с тремя длинными отростками в форме треножника (рис. 267). При оплодотворении такой спермий прикрепляется к яйцу отростками; его

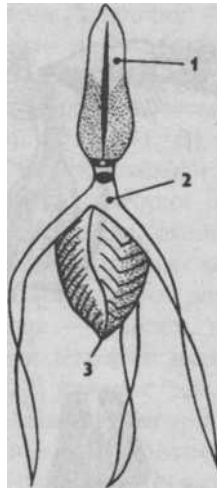


Рис. 267. Сперматозоид десятиногого рака *Galathea* (по Кольцову): 1 — хвостовая часть, 2 — шейка с 3 отростками, 3 — головная часть

хвостовая часть, впитывая влагу, разбухает и взрывается, и тогда его головной конец с ядром вонзается в яйцо.

Развитие. Эмбриональное развитие сходно с кольчатыми червями: спиральное неравномерное детерминированное дробление, телобластическая закладка мезодермы. Постэмбриональное развитие обычно происходит с метаморфозом. У многих ракообразных из яйца выходит планктонная личинка — науплиус. Это наиболее характерная личинка для ракообразных. Тело науплиуса состоит из акрона, двух сегментов и анальной лопасти и несет одноветвистые антеннулы и две пары двуветвистых плавательных ног, которые гомологичны антеннам и мандибулам взрослых рачков. На головной лопасти расположен непарный

науплиусов глаз. У науплиуса есть кишечник, антеннальные почки, головные ганглии. В зоне роста, перед анальной лопастью, закладываются новые сегменты. Следующая стадия развития — метанауплиус, у которого

уже имеются все головные сегменты с конечностями и передние грудные — с ногочелюстями. Личинки несколько раз линяют, и у них постоянно дифференцируются все сегменты, конечности, и внутренние органы, свойственные взрослому животному.

У высших раков, например у креветок, из яйца выходит также науплиус, который затем развивается в метанауплиус, но потом появляется особая личиночная стадия — зоеа, характерная для высших раков (рис. 268). У зоеа имеются, кроме развитых головных и переднегрудных конечностей, зачатки остальных грудных ног, сформированное брюшко с последней парой ног. Зоеа отличается от предыдущих

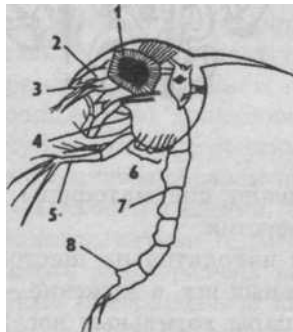


Рис. 268. Личинка зоеа краба *Мaja* (по Клаусу): 1 — сложный глаз, 2 — антеннула, 3 — антенна, 4, 5 — ногочелюсти, 6 — зачатки грудных ног, 7 — брюшко, 8 — последняя пара брюшных ножек

личиночных стадий еще наличием фасеточных глаз. За стадией зоеа у креветок следует мизидная стадия с развитыми грудными ножками и зачатками всех брюшных конечностей. После линьки мизидной личинки формируется взрослое животное. У других высших раков, например у многих крабов, из яйца сразу

выходит личинка — зоеа, а у речного рака развитие прямое и из яйца вылупляется молодой рачок с полным составом сегментов и конечностей. Дальнейшее развитие связано с ростом, сопровождающимся линьками.

Классификация. Класс ракообразных делят на пять подклассов: подкласс Жаброногие (Branchiopoda), подкласс Цефалокариды (Cephalocarida), подкласс Максиллоподы (Maxillopoda), подкласс Ракушковые (Ostracoda) и подкласс Высшие раки (Malacostraca).

Подкласс Жаброногие (Branchiopoda)

Это самые примитивные ракообразные. У них наиболее гомономная сегментация тела; листовидные мультифункциональные грудные конечности, выполняющие функции движения, дыхания и захвата пищи; голова не слита с грудными сегментами. У жаброногих имеются сложные глаза и непарный науплиусов глазок. Брюшной отдел без конечностей. Тельсон заканчивается фуркой — вилочкой. Почки максиллярные. Развитие протекает с метаморфозом с образованием личинок: науплиуса и метанауплиуса. Нередко развитие прямое. К подклассу жаброногих относятся два отряда: отряд Жаброногие (Anostraca) и отряд Листоногие (Phyllopoda).

Отряд Жаброноги, или Беспанцирные (Anostraca). Это жаброногие раки без панциря — карапакса (рис. 269). Они обладают наибольшим числом примитивных черт среди всех ракообразных. По строению головы жаброноги примитивнее даже трилобитов. Голова жаброногов, в про-

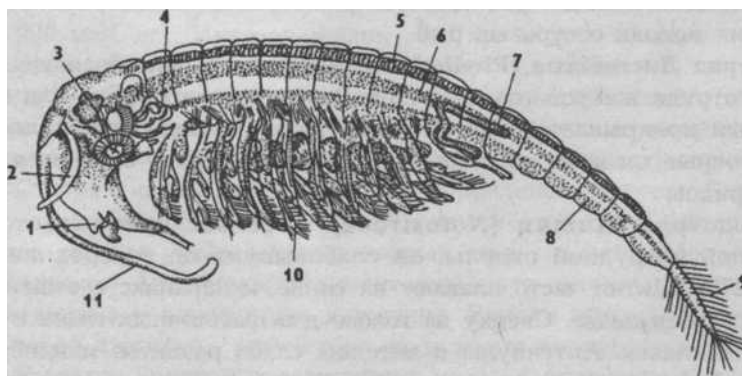


Рис. 269. Самец жабронога *Branchipus stagnalis* (из Гештекера и Ортмана): 1 — антенна, 2 — антеннула, 3 — печеночный вырост кишки, 4 — максиллярная железа, 5 — сердце, 6 — кишка, 7 — семенник, 8 — брюшко, 9 — вилочка, 10 — грудные ноги, 11 — головной придаток

тивоположность трилобитам, неслитная и состоит из протоцефалона, на котором расположены антеннулы, антенны, фасеточные глаза на стебельках, один науплиусов глазок, и из трех свободных головных сегментов с челюстями. Грудной отдел состоит из 11—19 гомономных сегментов с соответствующим числом парных конечностей. Каждая двуветвистая конечность жаброногое состоит из внешне расположенных листовидной жабры и веслообразного отростка ноги с наружной стороны, а с внутренней стороны несет шесть лопастей, определяющих ток воды с пищевыми частицами по брюшку ко рту. Брюшко обычно узкое, состоит из восьми сегментов и тельсона с вилочкой. На первых двух брюшных сегментах у самцов имеются копулятивные органы, а у самок прикрепляются яйцевые трубочки.

Во внутреннем строении жаброногое имеется также ряд примитивных черт: трубчатое сердце с многочисленными остиями, лестничный тип нервной системы с расставленными парными ганглиями.

Жаброноги обитают во временных пересыхающих водоемах, в холодных арктических озерах и в соленых водоемах. Всего известно около 180 видов жаброногое. Они относятся к биофильтраторам и питаются одноклеточными водорослями, мелкими органическими частицами, которых они выцеживают из воды с помощью грудных ножек. Развитие с метаморфозом. Личинка — науплиус. В пресных временных водоемах часто встречаются жаброноги *Branchipus* и *Pristocephalus*. Для слабосоленых и крепкосоленых водоемов характерны рачки рода *Artemia*. Артемии встречаются в слабосоленых лиманах Черного моря, а также в крепкосоленых заливах, например в Кара-Богаз-Голе Каспийского моря. Издавна артемий разводили на корм аквариумным рыбкам. В настоящее время разработаны методы разведения артемий на рыбоводных заводах для откорма молоди осетровых рыб.

Отряд Листоногие (*Phyllopoda*). Листоногие ракообразные отличаются от отряда жаброногов наличием головогрудного щита, или карапакса, который прикрывает большую часть тела. Грудные ножки листовидные. Фасеточные глаза не на стебельках. К этому отряду относится несколько подотрядов.

Подотряд *Щупну* (*Notostraca*). Карапакс прикрывает со спины головной и грудной отделы, он слабовыпуклый, со срединным килем (рис. 270). Щитни часто плавают на спине, и карапакс в этом положении тела подобен лодке. Сверху на голове два фасеточных глаза и один науплиусов глазок. Антеннулы и антенны слабо развиты; мандибулы крупные, две пары максилл маленькие. Грудной отдел включает от 10 до 40 сегментов. Первые 10 сегментов несут по одной паре ног, а последующие по 2—4 пары. Максимальное число ног у щитней может достигать 70 пар. Первые две пары грудных ног с длинными членистыми придат-

ками выполняют чувствующую функцию, заменяя редуцированные антенны. Все остальные грудные ноги по строению и функциям похожи на таковые у жаброногого. Брюшко короткое с вилочкой.

Щитни обитают чаще всего во временных пересыхающих водоемах, лужах. Яйца могут долго выдерживать высыхание, перепады температуры и оставаться жизнеспособными. Развитие с метаморфозом протекает очень быстро (около двух недель). Личинки — науплиус и метанауплиус. Щитней нередко можно обнаружить в лужах на лесных дорогах после обильных теплых дождей. Ранее люди считали, что щитни выпадают из дождевых туч, настолько трудно было себе представить их внезапное появление. Известно всего девять видов щитней из двух родов: *Triops* и *Lepidurus*. Щитни представляют редкий пример долговечности видов. Так, современный вид *Triops cancriformes* известен в ископаемом состоянии в триасовых отложениях. Удивительно, что этот вид оказался неизменным в течение 200 млн. лет. Имеется мнение, что это можно объяснить узкой специализацией щитней к обитанию во временных водоемах, где у них нет врагов и конкурентов, что ослабляет действие естественного отбора.

Подотряд Ветвистоусые (*Cladocera*). Это мелкие планктонные рачки с карапаксом, напоминающим по форме двустворчатую раковину (рис. 271). Створки карапакса приоткрыты с брюшной стороны. Карапакс полностью прикрывает все тело. На голове имеется один фасеточный глаз, образовавшийся путем слияния парных глаз, и один слабо развитый науплиусов глазок. Антеннулы рудиментарны, зато антенны очень крупные, двуветвистые и служат для движения. Взмахи антенн определяют скачкообразные движения ветвистоусых, поэтому их нередко называют водяными блохами. Грудной отдел состоит из 4—6 сегментов и несет соответственное число пар ног. Грудные ножки в основном выполняют функцию фильтрационного аппарата. На них имеются ряды щетинок, с помощью которых из воды выцеживаются мелкие организмы и органи-

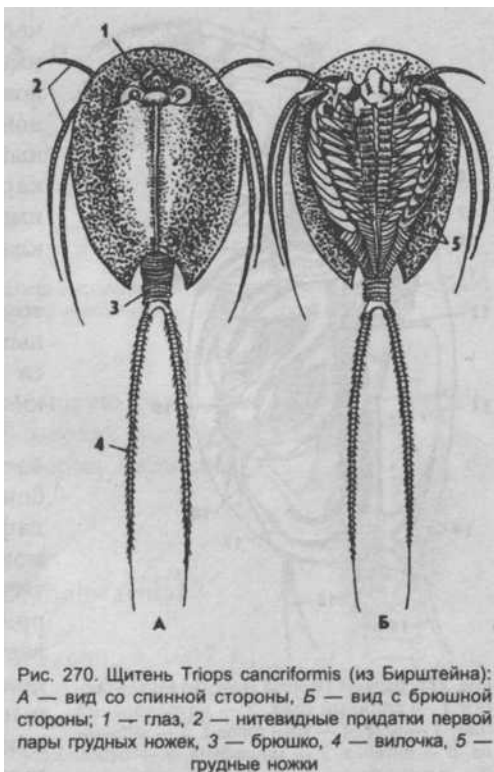


Рис. 270. Щитень *Triops cancriformis* (из Бирштейна): А — вид со спинной стороны, Б — вид с брюшной стороны; 1 — глаз, 2 — нитевидные придатки первой пары грудных ножек, 3 — брюшко, 4 — вилочка, 5 — грудные ножки

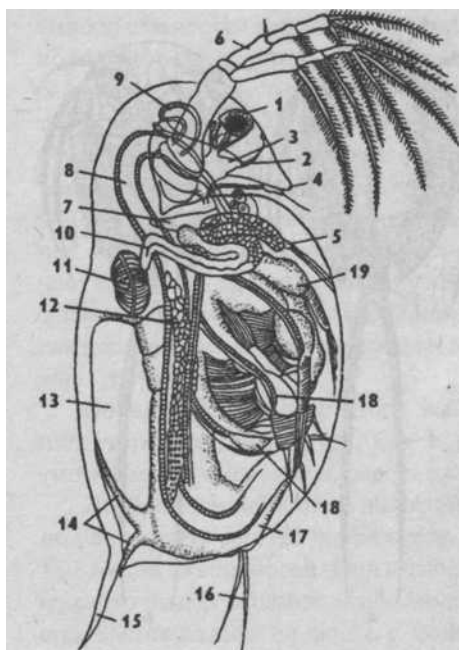


Рис. 271. Дафния *Daphnia pulex* (из Лилиенборга): 1 — сложный глаз, 2 — науплиальный глаз, 3 — мозг, 4 — край головы, 5 — антеннула, 6 — антенна, 7 — мандибула, 8 — кишка, 9 — печеночный вырост, 10 — максиллярная железа, 11 — сердце, 12 — яичник, 13 — выводковая камера, 14 — спинные выросты, 15 — задний шип панциря, 16 — щетинки, 17 — брюшко, 18 — грудные ножки, 19 — 1-я пара грудных ножек

ческие частицы. На грудных ножках имеются жаберные придатки, но в основном у них дыхание кожное. Брюшной отдел укороченный, нерасчлененный, с коготкообразной вилочкой. Под карапаксом на спине у ветвистоусых имеется выводковая камера, куда откладываются яйца.

Известно около 400 видов ветвистоусых, обитающих в морях и пресных водах. Наиболее часто встречаются в пресных водах ветвистоусые рачки родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Synura*.

Жизненный цикл ветвистоусых довольно сложный. Рассмотрим его особенности на примере пресноводных дафний (*Daphnia*). Весной из перезимовавших яиц выходят партеногенетические самки дафний. При благоприятных условиях в водоемах развивается несколько партеногенетических поколений дафний. Неоплодотворенные яйца откладываются в выводковую камеру, а из них выходят молодые рачки, приступающие к самостоятельной жизни. Осенью, при наступлении холодов, самки откладывают первую порцию неоплодотворенных яиц, из которых развиваются только самцы. Те

же самки через некоторое время откладывают вторую порцию яиц, которые при созревании прошли мейоз и получили гаплоидный набор хромосом. Их развитие происходит после оплодотворения. Оплодотворенные яйца в выводковой камере покрываются плотной оболочкой и образуются эфиппий. В эфиппии может быть 1—2 яйца. Они перезимовывают, а весной из них снова выходят партеногенетические самки. Таким образом, жизненный цикл дафний можно рассматривать как гетерогонию, так как в нем чередуются поколения с партеногенетическим и половым поколением. У дафний в процессе развития проявляется еще одно интересное явление — цикломорфоз (рис. 272). Это сезонная модификационная изменчивость партеногенетических поколений. Выяснилось, что самки весеннего и осеннего поколений более мелкие, чем летнего поколения. Кроме того, они различаются пропорциями тела, развитием шипов, щетинок.

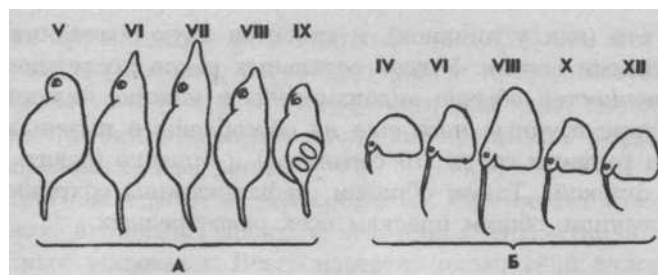


Рис. 272. Цикломорфоз у ветвистоусых: А — *Daphnia cucuminata*, Б — *Bosmina coregoni* (из Натали). Римские цифры обозначают месяцы

Ветвистоусые представляют кормовую базу для многих видов рыб. На рыбоводных заводах налажено массовое разведение дафний для откорма мальковых рыб.

Подкласс Цефалокариды (Cephalocarida)

Цефалокариды относительно недавно, в 1957 г., описаны для науки американским ученым Сандерсом. Это мелкие рачки до 3 мм длиной, обитающие в морском иле. Они обладают рядом особенностей, промежуточных между другими подклассами. Например, голова у них слитная, но не слита с грудными сегментами (рис. 273). По строению головы они занимают промежуточное положение между жаброногами, у которых голова неслитная, и другими ракообразными (например, веслоногими), у которых голова сливается с первым грудным сегментом. На голове находятся две пары антенн, жвалы и две пары ножек, сходных с грудными. Грудной отдел с гомономной сегментацией и однотипными мультифункциональными конечностями. Этот признак их сближает с жаброногими. Однако конечности цефалокарид, по-видимому, близки к исходному типу конечностей ракообразных: у них хорошо выражены членистые экзоподит и эндоподит, а жаберный придаток небольшой. Только на двух последних половых сегментах груди ножки редуцированы. Примитивной особенностью цефалокарид следует считать примитивное положение антенн, расположен-

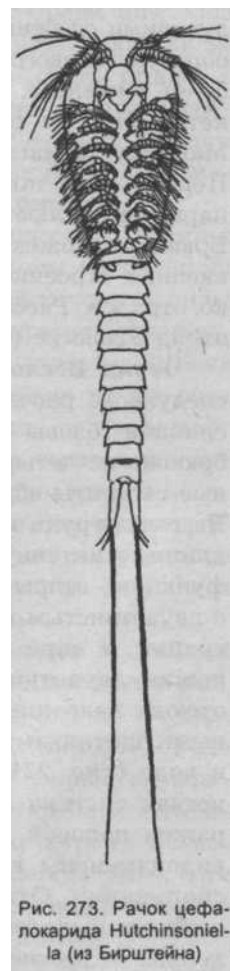


Рис. 273. Рачок цефалокарида *Hutchinsoniella* (из Бирштейна)

ных позади рта (как у личинок), и сходство двух последних головных ножек с грудными ногами. У всех остальных раков последние две пары головных конечностей обычно видоизменены в нижние челюсти — максиллы. Передние грудные ноги еще не обособлены в ногочелюсти. Пропорционально развиты грудь (10 сегментов) и брюшко (девять сегментов и тельсон с фуркой). Таким образом, цефалокариды сохранили многие признаки, присущие общим предкам всех ракообразных.

Подкласс Максиллоподы (Maxillopoda)

Максиллоподы отличаются от других подклассов ракообразных следующими особенностями. Голова сливается с первым грудным сегментом, образуя головогрудь. Грудной отдел состоит обычно из шести (реже из 5—4) сегментов, а грудные ножки служат только для плавания. У них нет жабер. На голове две пары антенн, особенно развита первая пара. Мандибулы массивные. Максиллы представляют цедильный аппарат. Первая пара ногочелюстей выполняет функцию максилл. Две другие пары ногочелюстей, как и остальные грудные ноги, — плавательные. Брюшных ножек нет. Тельсон с вилочкой. У сидячих форм и паразитов внешнее строение сильно изменено. К максиллоподам относится несколько отрядов. Рассмотрим основные отряды: отряд Веслоногие (Copepoda), отряд Усоногие (Cirripedia), отряд Карпоеды (Brachiura).

Отряд Веслоногие (Copepoda). Для веслоногих рачков характерно следующее расчленение тела: головогрудь, образовавшаяся в результате слияния головы с одним грудным сегментом, грудь из пяти сегментов и брюшко из четырех сегментов и тельсона (рис. 274). Головогрудь и грудные сегменты образуют отдел просому, а брюшные сегменты — уросому. На головогрудь имеется один науплиусов глаз и шесть пар конечностей: длинные антеннулы служат для плавания и выполняют чувствующую функцию; вторые антенны короткие двуветвистые; мандибулы крупные с двуветвистым щупиком; две пары максилл выполняют функцию фильтрации, а пара ногочелюстей служит для захвата пищи. Все грудные ножки двуветвистые плавательные; их движение подобно веслам — отсюда название веслоногие. Вилочка на конце брюшка часто с длинными щетинками и перистыми отростками, обеспечивающими парение в воде (рис. 274). Веслоногие дышат всей поверхностью тела. Кровеносная система не развита. Размножение половое. У многих видов выражен половой диморфизм. У самцов антеннулы и пятая пара ножек видоизменены в хватательные конечности для удержания самки при спаривании. Отложенные оплодотворенные яйца самки склеиваются особыми выделениями в один, а чаще в два яйцевых мешка, прикрепленные к нижней стороне первого брюшного сегмента.

Развитие происходит с метаморфозом (рис. 275). Из яиц выходят личинки науплиусы, которые после двух линек превращаются в метанауплиусов. Кроме того, у веслоногих имеется еще одна дополнительная — копеподная личинка, которая после шести линек превращается во вполне сформированного рачка.

Веслоногие экологически разнообразны. Они живут в морях на разных глубинах, в пресных водах, а некоторые паразитируют на рыбах и других водных животных. Всего известно около 1800 видов веслоногих. В морском планктоне наиболее многочисленны рачки каланусы (*Calanus*). Они питаются как фильтраторы одноклеточными водорослями и другими очень мелкими организмами. Многие рыбы и усатые киты питаются каланусами. В пресных водах обычны виды рода *Cyclops*. Среди циклопов имеются виды — фильтраторы, растительноядные формы и хищники, питающиеся более мелкими животными. Яйца циклопов очень стойки к перенесению неблагоприятных условий и могут сохранять жизнеспособность в течение нескольких лет в сухом иле. Циклопы — ценный корм для рыб и их молоди. Вместе с тем некоторые из них могут быть промежуточными хозяевами гельминтов: широкого лентеца и ришты.

Среди веслоногих немало эктопаразитов рыб, моллюсков, высших раков и других водных животных. В связи с паразитизмом их внешний вид резко изменяется (рис. 276). Некоторые эктопаразитические виды рачков еще сохраняют копеподный облик (*Ergasilus*), а другие утрачивают даже сегментацию (*Achteres*), у них заметны лишь парные яйцевые мешки у самок. Особенно резко изменились паразитические рачки рода *Lernaeosaga*. Только индивидуальное развитие этих видов подтверждает их принадлежность к веслоногим ракам (рис. 275). Из яиц лернеоцеры выходят типичные науплиусы, которые в дальнейшем развиваются в копеподных личинок. Взрослые самцы и самки вначале похожи на копепод. У них выражен половой диморфизм, и самцы примерно в два раза меньше самок. После спаривания самка внедряется в кожу хозяина — рыбы и морфологически деградирует, теряя облик ракообразного.

Отряд Карпоеды (*Branchiura*). Карпоеды живут в морях и пресных водах. Это группа специализированных рачков — эктопаразитов рыб. Всего известно около 60 видов. Типичный представитель отряда — карповая вошь (*Argulus foliaceus*), обитатель пресных вод (рис. 277). Тело карпоедов сплющенное, подразделяется на головогрудь, покрытую карапаксом, четыре свободных грудных сегмента и рудиментарное несегментированное брюшко с широкими лопастями (вилочки, или фурки). На карапаксе головогруды имеют два сложных глаза, а между ними три простых глазка. Из-за такой «многоглазости» карповая вошь названа *Argulus*, по имени многоглазого чудовища Аргуса из древнегреческой мифологии. Конечности переднего отдела приспособлены к паразитизму:

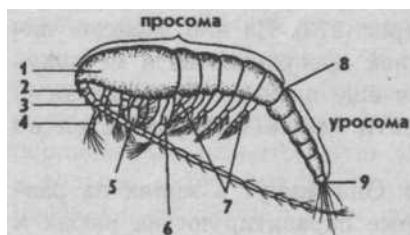


Рис. 274. Схема строения веслоногого (из Барнса): 1 — головогрудь, 2 — антеннулы, 3 — мандибулы, 4 — антенны, 5 — максилла I, 6 — ногочелюсть, 7 — грудные ноги, 8 — сочленение, 9 — вилочка

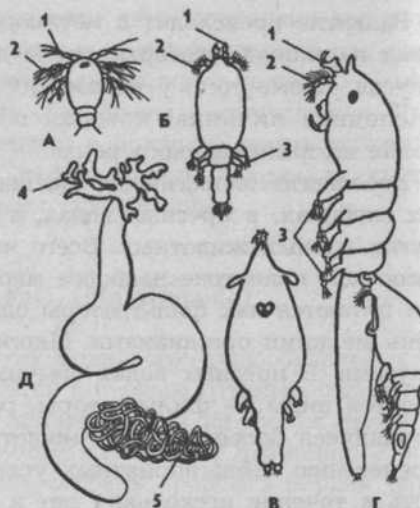


Рис. 275. Развитие паразитического рачка *Lernaeocera* (из Аверинцева): А — метанауплиус, Б — копеподная личинка, В — сидячая личинка, Г — спаривание самца и самки, Д — взрослая самка; 1 — антеннула, 2 — антенна, 3 — грудные ноги, 4 — орган прикрепления, 5 — яйцевой шнур

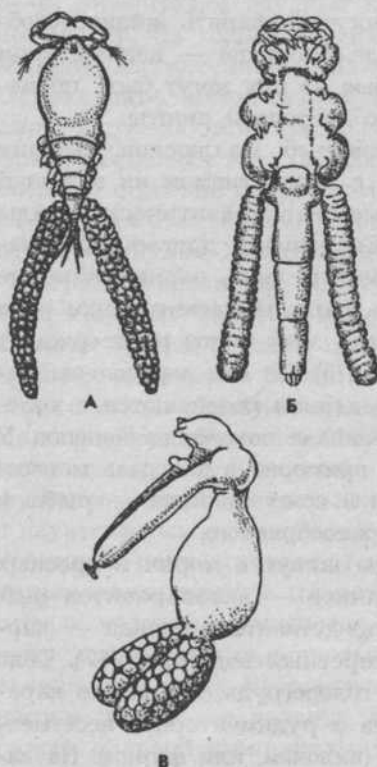


Рис. 276. Паразитические веслоногие Copepoda с пресноводных рыб (по Маркевичу): А — *Ergasilus peregrinus*, Б — *Lamproglana compacta*, В — *Achteres*

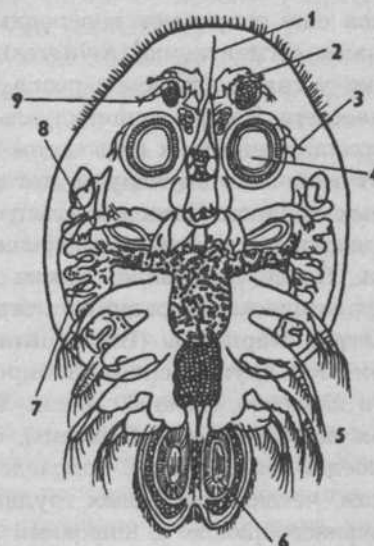


Рис. 277. Самец карповой вши *Argulus foliaceus* (по Клаусу): 1 — стилет, 2 — антеннула, 3 — максилла I, 4 — присоска, 5 — грудные ножки, 6 — семенник, 7 — печень, 8 — максилла II, 9 — антенна, возле нее глаз

две пары антенн имеют вид крючков для прикрепления к телу хозяина, мандибулы образуют острый хоботок для сосания крови, максиллы первые превращены в мощные присоски, максиллы вторые одноветвистые служат также для прикрепления к хозяину. Грудные сегменты несут четыре пары двуветвистых плавательных ножек. У карпоедов нет строгой избирательности к жертвам. Они нападают на разные виды рыб, но могут паразитировать и на лягушках. Развитие с метаморфозом.

Отряд Усоногие (Cirripedia).

Это своеобразная группа морских ракообразных, ведущих прикрепленный образ жизни. Внешне они не похожи на ракообразных (рис. 278). Их тело заключено в известковый панцирь из отдельных пластинок. Некоторые пластинки панциря раздвигаются и из образующейся щели выдвигаются грудные ножки в форме многочисленных тонких членистых усиков, отсюда название — усоногие. При помощи грудных ножек рачок выцеживает из воды пищу. Движение ножек способствует также дыханию, так как образующийся ток воды омывает тонкие покровы тела рачка, заключенного в панцирь.

Долгое время усоногих относили к моллюскам. Такой точки зрения придерживались даже крупные зоологи начала XIX в. Ж. Кювье и Ж. Б. Ламарк. Но к середине XIX в. эта группа ракообразных была тщательно изучена. По личиночным стадиям развития было выяснено их систематическое положение. Интерес к усоногим проявил автор эволюционной теории Ч. Дарвин. Он написал монографический труд в нескольких томах, посвященный современным и ископаемым усоногим. Крупные зоологи-эволюционисты Э. Геккель и Ф. Мюллер использовали данные по онтогенезу усоногих для формулировки биогенетического закона.

Рассмотрим особенности индивидуального развития усоногих. Из яиц выходят типичные науплиусы. Затем они превращаются в особую — циприсовидную личинку с двустворчатым панцирем, чем напоминают ракушкового рачка рода *Cypris*. Личинка опускается на дно и прикрепляется к твердым предметам при помощи антеннул с цементными же-

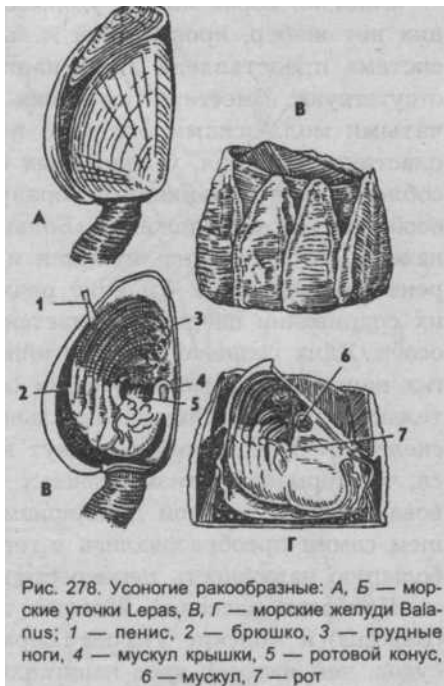


Рис. 278. Усоногие ракообразные: А, Б — морские улитки *Lepas*, В, Г — морские желуди *Balanus*; 1 — пенис, 2 — брюшко, 3 — грудные ноги, 4 — мускул крышки, 5 — ротовой конус, 6 — мускул, 7 — рот

лезками. Передний отдел тела личинки превращается в орган прикрепления — подошву или ножку. Задний конец тела личинки покрывается створками панциря, а грудные ножки развиваются в фильтрующий аппарат. Таким образом, прохождение усоногими личиночных стадий науплиуса и циприсовидной личинки с чертами сходства в строении с веслоногими позволило отнести их к подклассу максиллопод, но выделить в самостоятельный отряд.

Сидячий образ жизни усоногих привел к регрессу многих органов. У них нет жабер, кровеносной и выделительной систем органов. Нервная система представлена лишь надглоточными ганглиями. Органы зрения отсутствуют. Вместе с тем у них наблюдается конвергенция с двусторонними моллюсками. Их тело покрыто особой мантией, выделяющей пластинки панциря, у некоторых имеются мускулы-замыкатели. Приспособления к неподвижному образу жизни у усоногих проявляются и в особенностях размножения. Большинство усоногих — гермафродиты. У каждой особи имеются мужская и женская половые системы. Оплодотворение перекрестное. Сидячие рачки образуют плотные поселения, и при их спаривании сперма передается пенисом в мантийную полость другой особи. Яйца созревают в мантийной полости. У некоторых видов усоногих наряду с гермафродитными особями имеются карликовые «дополнительные» самцы. Они значительно меньше гермафродитных особей, без скелета и конечностей, и живут в их мантийной полости. Предполагается, что гермафродитизм усоногих — явление вторичное и ему предшествовал резкий половой диморфизм с маленькими самцами, а в дальнейшем самки преобразовались в гермафродитные особи. Это обеспечивало большую надежность перекрестного оплодотворения у сидячих форм.

Наиболее массовые усоногие во всех морях — это морские желуди (*Balanus*) и морские уточки (*Lepas*). Они составляют основу обрастания судов, чем наносят вред навигации. На наших дальневосточных судах за год плавания нарастает 10—12 кг морских желудей. Во всем мире ведется борьба с обрастанием морских судов, но эта проблема решается трудно.

Среди усоногих имеются и паразитические формы. Промежуточное положение занимают виды-квартиранты. Например, *Согонула*, похожая на морской желудь, только значительно более крупная, поселяется на коже китов.

Специализированную группу паразитов представляет подотряд корнеголовых, к которому относится, например, паразит крабов *Sacculina* (рис. 279). У краба, пораженного саккулиной, с нижней стороны тела через разрывы мембраны между сегментами выступает мешковидное тело самки паразита, заполненное яйцами. Самцы у саккулины не обнаружены. Из яиц саккулины в воде выходят науплиусы, которые затем превращаются в циприсовидную личинку, свойственную всем усоногим.

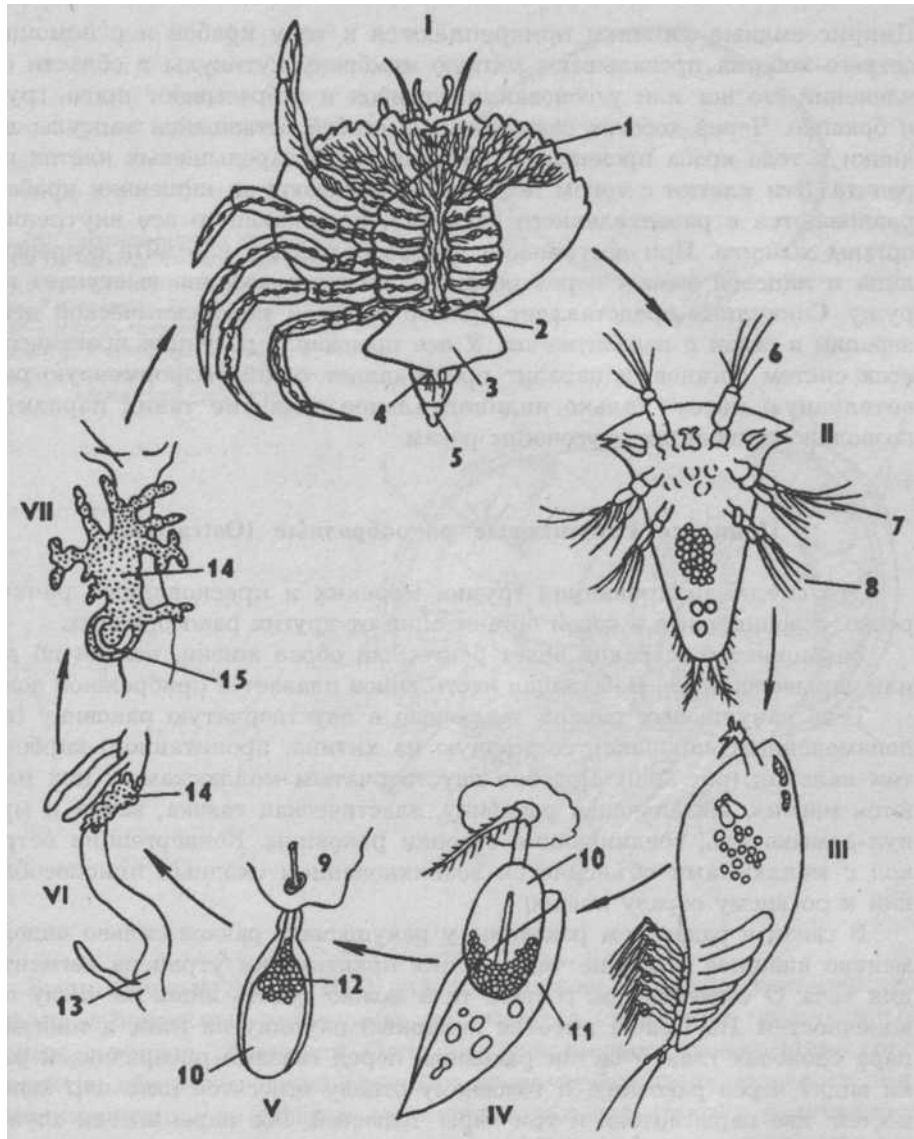


Рис. 279. Развитие паразитического усконогого рачка *Sacculina* (из Арон и Грассе): I — взрослая саккулина, II — науплиус. III — циприсовидная личинка, IV — личинка, прикрепившаяся к волоску краба, V — внедрение в полость тела краба клеточной массы паразита, VI — саккулина на поверхности кишечника, VII — образование мантии и мантийной полости у саккулины; 1 — корневидные выросты саккулины, 2 — стебелек, 3 — тело саккулины, 4 — отверстие мантийной полости, 5 — брюшко краба, 6 — антеннула, 7 — антенна, 8 — мандибула, 9 — участок покровов краба, 10 — личинка-кентрогон, 11 — отбрасываемый парцирь циприсовидной личинки, 12 — клеточная масса, 13 — кишечник краба, 14 — внутренняя мигрирующая саккулина, 15 — зачаток мантийной полости

Циприсовидные личинки прикрепляются к телу крабов и с помощью острого хоботка прокалывают мягкую мембрану кутикулы в области сочленений его ног или у основания щетинок и отбрасывают прочь грудь и брюшко. Через хоботок саккулины из особой оставшейся капсулы личинки в тело краба проникает клеточная масса зародышевых клеток паразита. Эти клетки с током гемолимфы попадают на кишечник краба и развиваются с разветвленного паразита, поражающего все внутренние органы хозяина. При достижении половозрелости у паразита созревают яйца и яйцевой мешок через разрывы покровов хозяина выступает наружу. Саккулина представляет пример крайней морфологической дегенерации в связи с паразитизмом. У нее произошла редукция практически всех систем органов, и паразит представляет собой бесформенную разветвленную массу. Только индивидуальное развитие таких паразитов позволило отнести их к усоногим ракам.

Подкласс Ракушковые ракообразные (Ostracoda)

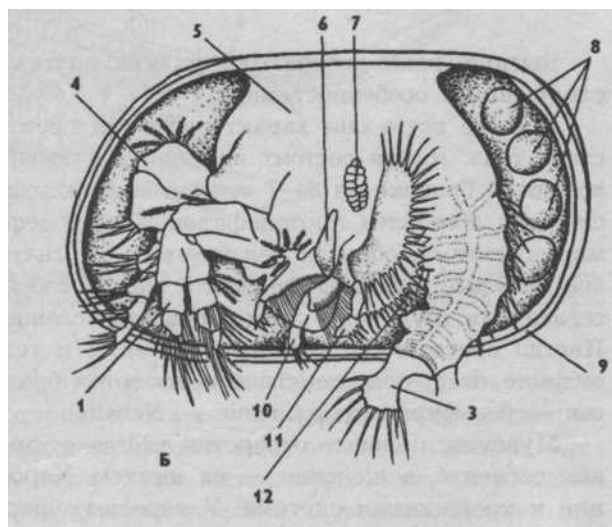
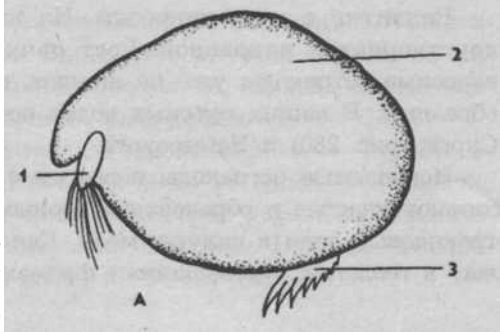
Это специализированная группа морских и пресноводных рачков, резко уклонившаяся в своей организации от других ракообразных.

Большинство остракод ведет бентосный образ жизни, ползая по дну или зарываясь в ил. Небольшая часть видов плавает в прибрежной зоне.

Тело ракушковых рачков заключено в двустворчатую раковину (видоизмененный карапакс), состоящую из хитина, пропитанного карбонатом кальция (рис. 280). Подобно двустворчатым моллюскам, у них имеются мантия, выделяющая раковину, эластическая связка, замок и мускул-замыкатель, соединяющие створки раковины. Конвергенция остракод с моллюсками объясняется возникновением сходных приспособлений к роющему образу жизни.

В связи с развитием раковины у ракушковых рачков сильно видоизменено внешнее строение тела. У них практически утрачена сегментация тела. О сегментарном составе тела можно судить лишь по числу пар конечностей. На голове имеется непарный науплиусов глаз, а иногда и пара сложных глаз. Участки раковины перед глазами прозрачны, и рачки видят через раковину. К головному отделу относятся пять пар конечностей: две пары антенн и три пары челюстей. Обе пары антенн служат для плавания или ползания. Мандибулы, или жвалы, хорошо развиты и снабжены щупиком. Первые максиллы — органы захвата пищи, а вторые выполняют функцию ходильных ножек. На грудном отделе только две пары ходильных ног. Брюшко слабо развитое с вилочкой на конце. Жабер и кровеносной системы нет. Дышат остракоды через кожу. Каждому дыханию способствует движение перистых придатков первых максилл, прогоняющих воду через полость раковины.

Рис. 280. Ракушковый рачок из подкласса Ostracoda (из Барнса): А — внешний вид, Б — то же, с удаленной створкой карапакса; 1 — антенна, 2 — карапакс. 3 — фурка, 4 — антеннула, 5 — область прикрепления карапакса. 6 — мандибула, 7 — мышцы, 8 — яйца, 9 — карапакс, 10 — максилла I, 11 — максилла II, 12 — первая пара грудных ног



Всего известно около 2000 видов ракушковых рачков. Большинство видов — бентосные организмы, но имеются среди них планктонные формы с тонкой раковиной. Один вид ракушкового рачка (*Mesocypris terrestris*) обитает в почве влажных тропических лесов. Известен вид, паразитирующий на жабрах десятиногих раков. Питаются ракушковые рачки преимущественно водорослями и мелкими органическими остатками. Встречаются среди них и хищники.

Остракоды размножаются половым путем, а у некоторых видов наблюдается и партеногенез. Интересная особенность остракод — это огромные размеры сперматозоидов, которые по длине превышают взрослых рачков. Размещаются такие крупные спермин в сильно извитых канальцах половых путей самцов.

Развитие с метаморфозом. Из яиц выходят науплиусы с тонкой двустворчатой раковиной. Рост рачков сопровождается линьками. Но взрослые остракоды уже не линяют, в противоположность другим ракообразным. В наших пресных водах особенно многочисленны рачки родов *Cypris* (рис. 280) и *Heterocypris*.

Ископаемые остракоды известны с кембрия. Раковины остракод принимают участие в образовании горных пород. Известны известковые остракодовые слои в силуре, мелу. Как и фораминиферы, остракоды служат в геологии руководящими формами.

Подкласс Высшие раки (Malacostraca)

Высшие раки отличаются от всех других подклассов ракообразных следующими особенностями.

Прежде всего они характеризуются постоянством сегментарного состава тела: голова состоит из акрона и четырех сегментов, грудь — из восьми, а брюшко из 6—7 сегментов и тельсона. Голова может быть неслитной: обособлен протоцефалон, а гнатоцефалон сливается с грудными сегментами, образуя челюстегрудь — гнатоторакс. В других случаях все головные сегменты сливаются между собой и с одним, реже с двумя сегментами груди; при этом образуется сложная голова или головогрудь. Иногда срастаются брюшные сегменты и тельсон. У высших раков, в отличие от других подклассов, имеются брюшные конечности, а тельсон — без фурки (исключение — *Nebalia*).

Мужские половые отверстия всегда открываются на восьмом грудном сегменте, а женские — на шестом. Хорошо развиты органы дыхания и кровеносная система. У взрослых форм функционируют антеннальные почки, а у личинок — максиллярные. Только у рода *Nebalia* две пары почек во взрослом состоянии. Развитие с метаморфозом. Типичная личинка — зоэа. У ряда видов — развитие прямое.

Название подкласса «высшие» не совсем точное. Несмотря на многие прогрессивные особенности организации, эта группа ракообразных имеет такие архаичные признаки, как наличие брюшных конечностей или двух пар почек у некоторых представителей. Все это свидетельствует о независимой линии эволюционного развития этого подкласса от других ракообразных. Вместе с тем названию подкласса соответствует высокое развитие нервной системы, органов чувств и сложное поведение многих видов.

Подкласс включает преимущественно крупных ракообразных. Распространены они в морях, пресных водах, а некоторые виды приспособились к жизни на суше.

К подклассу Malacostraca относится более 23 тыс. видов. Классификация высших раков сложная. Выделяют внутри подкласса несколько надотрядов, которые подразделяются на отряды. Ниже следует обзор важнейших отрядов высших ракообразных.

Отряд Тонкопанцирные (Leptostraca). Тонкопанцирные — примитивная группа высших раков. К ним относится всего 14 видов. Это морские ракообразные, ведущие плавающий придонный образ жизни, за исключением одного планктонного вида. Размеры их невелики. Наиболее распространенный вид *Nebalia* достигает в длину 6—11 мм (рис. 281).

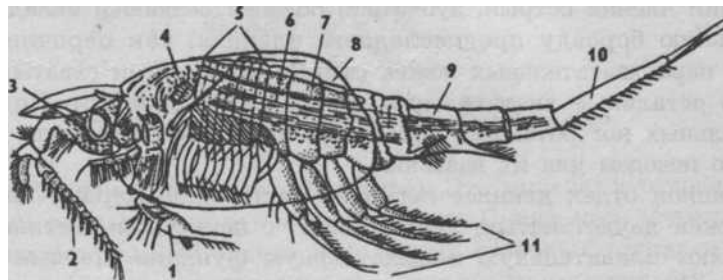


Рис. 281. Рачок небалия *Nebalia geoffroyi* (по Клаусу): 1 — антенна, 2 — антеннула, 3 — глаз, 4 — поперечная мышца, 5 — грудь, 6 — семенник, 7 — сердце, 8 — карапакс, 9 — брюшко, 10 — тельсон, 11 — брюшные ножки

У тонкопанцирных головогрудь и частично брюшко покрыты тонким панцирем-карапаксом, с которым подвижно сочленен роострум, прикрывающий глаза и основания антенн. Антеннулы и антенны длинные, имеют три пары челюстей. К первой паре максилл причленяется длинный жгутиковидный отросток, очищающий полость карапакса. Восемь пар грудных ног имеют одинаковое строение. Это листовидные ножки, похожие на грудные конечности щитня. Они выполняют плавательную, дыхательную функции, а также отфильтровывают пищевые частицы. Брюшных сегментов семь, а не шесть, как у всех высших раков. Первые четыре пары брюшных ног длинные, плавательные, двуветвистые. Две следующие пары ног рудиментарны. На седьмом сегменте брюшка конечности отсутствуют, а на тельсоне имеется вилочка.

Небалии представляют филогенетический интерес, так как обладают промежуточными особенностями между высшими раками и другими подклассами ракообразных. Кроме того, такие признаки небалий, как две пары почек, одновременное присутствие брюшных ног и вилочки, являются самыми примитивными среди всех ракообразных и свидетельствуют о независимой линии развития высших раков от древних предков всех ракообразных.

Отряд Ротоногие (Stomatopoda). Ротоногие, или раки-богомолы, обитают в теплых морях и ведут хищный образ жизни. Они обладают большим своеобразием строения (рис. 282). Тело раков-богомолов крупное (до 34 см длиной) и расчленено на следующие отделы: протоцефалон, челюстегрудь — из слитных трех челюстных и четырех грудных сегментов, грудь — из четырех свободных сегментов и мощно развитое сегментированное брюшко. Первая пара грудных ножек — чувствующая, со второй по пятую пары — хватательные, а последние три пары — ходильные. На 1—5-й парах грудных ног имеются жабры. Особенно примечательные по строению хватательные ноги раков-богомолов. В них последний членик острый, зубчатый, подобен лезвию и вкладывается в продольную борозду предпоследнего членика, как перочинный нож. Первая пара хватательных ножек самая крупная, ими схватывается добыча, а остальные хватательные ножки ее удерживают. По строению хватательных ног ротоногие похожи на насекомых-богомолов, что и послужило поводом для их названия.

Брюшной отдел длиннее передней части тела. Первые пять брюшных ножек двуветвистые, листовидные, с перистыми щетинками. Они выполняют плавательную и дыхательную функции. Первые две пары брюшных ног у самцов преобразованы в копулятивный аппарат. Последняя пара брюшных ног — уropоды уплощенные. Вместе с тельсоном уropоды образуют хвостовой плавник. Раки-богомолы роют норы, в которых подкарауливают свою добычу. Развитие с метаморфозом. Личинки — зoeа. Раки-богомолы съедобны и встречаются у нас в дальневосточных морях. В Средиземном море обычен вид *Squilla oratoria*. В Индийском и Тихом океанах ведется промысел крупных ротоногих.

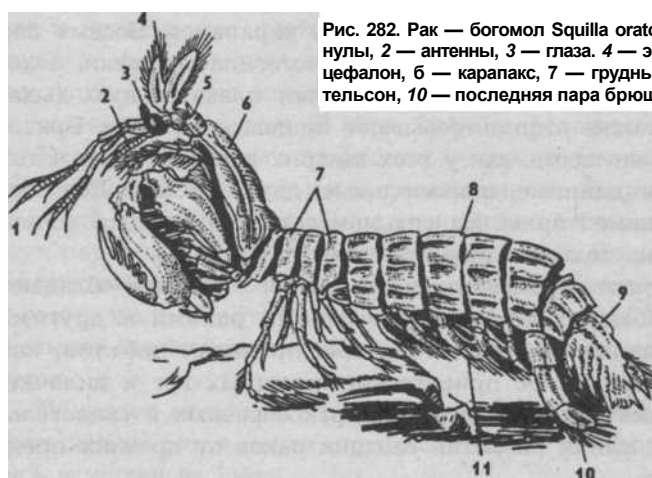


Рис. 282. Рак — богомол *Squilla oratoria* (из Бирштейна): 1 — антеннулы, 2 — антенны, 3 — глаза, 4 — экзоподиты антенны, 5 — протоцефалон, 6 — карапакс, 7 — грудные сегменты, 8 — брюшко, 9 — тельсон, 10 — последняя пара брюшных ног, 11 — брюшные ноги

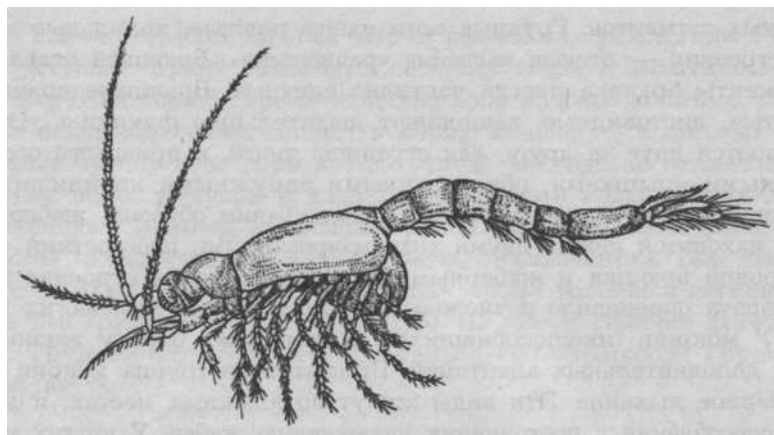


Рис. 283. Расщепленноногий рачок *Mysis relicta* (по Сарсу)

Отряд Расщепленноногие (Mysidacea). Это мелкие, в основном морские рачки с планктонным образом жизни. Среди них встречаются и пресноводные виды, обитающие в холодных северных озерах и в водоемах пещер. Мизиды интересны некоторыми примитивными чертами строения (рис. 283). Челюстегрудь у них, в отличие от таковой у большинства высших раков состоит из челюстного отдела головы (гнатоцефалона) и трех свободных сегментов груди. Карапакс челюстегруды нависает над задними свободными грудными сегментами. Пять последних пар грудных ножек плавательные и имеют примитивное двуветвистое строение. Мизидная стадия личинок у некоторых высших раков с двуветвистыми грудными ножками похожа на таковую у мизид, что подтверждает примитивность этого признака. Практическое значение мизид велико, так как они представляют корм для рыб и их молоди.

Отряд Равноногие (Isopoda). Это большая группа ракообразных, насчитывающая 4500 видов и отличающаяся большим экологическим многообразием. Равноногие живут в морях, пресных водах и на суше.

Для них характерны следующие особенности. Тело сплющено в дорсовентральном направлении (рис. 284). Голова у них сложная и состоит из головных сегментов, слившихся с 1—2 грудными. На голове имеются сидячие фасеточные глаза. Карапакса нет. Грудной отдел — самый длинный и состоит из 6—7 сво-

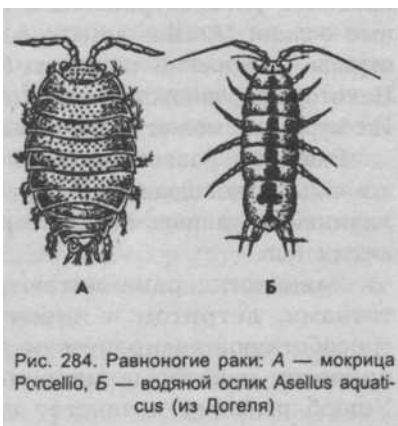


Рис. 284. Равноногие раки: А — мокрица *Percepsis*, Б — водяной ослик *Asellus aquaticus* (из Дореля)

бодных сегментов. Грудные ноги одноветвистые, ходильные одинакового строения — отсюда название «равноногие». Брюшной отдел короткий. Сегменты брюшка иногда частично слитные. Брюшные ножки двуветвистые, листовидные, выполняют дыхательную функцию. Они накладываются друг на друга, как страницы книги, и прикрыты особыми жаберными крышками, образованными наружными хитинизированными ветвями первой пары брюшных ножек. Таким образом, жаберный аппарат находится между двумя хитинизированными плоскостями — нижней стороной брюшка и жаберными крышками. Такое строение жаберного аппарата определило возможность существования равноногих на суше.

У мокриц, приспособившихся к наземному образу жизни, имеется ряд дополнительных адаптаций. Примитивная группа мокриц сохраняет жаберное дыхание. Эти виды живут во влажных местах, и у них есть приспособления к постоянному увлажнению жабер. У других мокриц передние брюшные ножки несут органы воздушного дыхания, или псевдотрахеи, похожие на трахеи насекомых. На каждой дыхательной ножке мокриц имеется дыхательное отверстие, которое ведет в глубокое и разветвленное впячивание покровов. Через стенки псевдотрахеи кислород воздуха проникает в кровь, циркулирующую в дыхательных ножках. Мокрицам свойственны поведенческие адаптации к жизни на суше. Они могут плотно прижиматься брюшной стороной к субстрату. При этом их широкие спинные щитки — тергиты свешиваются по бокам тела и создают под брюшком замкнутое пространство, насыщенное влагой. В пустынях встречаются свертывающиеся мокрицы. В сухой период они зарываются в почву и сворачиваются на брюшную сторону в кольцо. Другие пустынные мокрицы роют глубокие вертикальные норки и сидят в них спиной вверх, образуя как бы пробку, под которой создается увлажненное пространство.

Среди мокриц наиболее обычны виды родов *Porcellio* и *Oniscus*. К наиболее распространенным пресноводным равноногим относятся водяные ослики (*Asellus aquaticus*). В морях обитают крупные представители отряда — морские тараканы (*Idothea* или *Bathynomus*), до 27 см длиной. Некоторые равноногие известны как эктопаразиты рыб и ракообразных. Их строение может быть сильно изменено в связи с паразитизмом.

Развитие равноногих происходит с метаморфозом. Самки вынашивают яйца в выводковой камере на грудном отделе снизу. Из яиц выходят личинки — манки, похожие на взрослых, но с неполным составом развитых ног.

Равноногие раки питаются преимущественно растительными остатками, детритом и имеют значение в биоценозах как сапрофаги, способствующие процессам деструкции органических остатков. Вред приносят некоторые мокрицы, разрушающие деревянные постройки. Ущерб рыбному хозяйству наносят нектонные равноногие паразиты.

Отряд Разноногие (Amphipoda). Отряд разноногих раков, или бокоплавов, не уступает отряду равноногих по числу видов и экологическому многообразию. В настоящее время известно 4500 видов бокоплавов. Особенно много видов разноногих обитает в морях, меньше — в пресных водах. Типичных сухопутных форм в этом отряде нет, однако встречаются амфибионтные виды, живущие в полосе прибоя или в заболоченных почвах в субтропиках. Имеется небольшая группа паразитических форм.

Разноногие имеют сходство в организации с равноногими. Так, голова разноногих слитная, сложная, включающая кроме головных сегментов один, реже два грудных сегмента (рис. 285). На голове сидячие фасеточные глаза. Грудной отдел сегментированный, без карапакса. Грудные ноги одноветвистые.

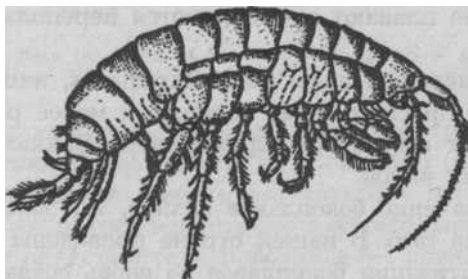


Рис. 285. Бокоплав *Gammarus lacustris* (по Карцу)

Вместе с тем у бокоплавов имеются и существенные отличия от равноногих. Так, тело бокоплавов сплющено с боков, а не в спиннобрюшном направлении, как у равноногих. Существенно отличаются эти отряды по составу и функциям туловищных конечностей. Грудные ноги бокоплавов не одинаковы по строению, что и отражено в названии отряда — «разноногие». Первые две пары ног свободных грудных сегментов из семи — хватательные и заканчиваются клешнями, служащими для захвата пищи. Следующие две пары ног заканчиваются коготками, направленными назад, а три последние пары более длинные и направлены коготками вперед. Эти пять пар грудных ножек с коготками служат для ползания и лазанья. В отличие от равноногих, семь пар грудных ног бокоплавов несут жабры (за исключением первой пары, относящейся к отделу сложной головы). В связи с расположением жабер в грудном отделе сердце у бокоплавов находится в груди, в то время как у равноногих жабры и сердце расположены в брюшном отделе.

Брюшко бокоплавов немного короче грудного отдела и состоит из шести сегментов и тельсона. Первые три пары брюшных ног двуветвистые, многочлениковые, со щетинками, служат для плавания. Три сле-

дующие пары брюшных ножек направлены назад и вместе с тельсоном служат для прыгания. Такое функциональное разнообразие ног позволяет бокоплавам плавать, ползать, прыгать, зарываться. Возможно, что такое совершенство движения у бокоплавов обеспечило им широкую экологическую радиацию в водной среде.

Размножение половое. Часто выражен половой диморфизм. Яйца вынашиваются самкой в выводковой камере, расположенной снизу на грудном отделе. Развитие прямое.

Большинство бокоплавов — придонные животные, питающиеся различными органическими остатками. Некоторые семейства бокоплавов — пелагические и планктонные, постоянно плавающие в толще воды.

К паразитам среди бокоплавов относятся китовые вши (Cyamidae). Они огромными массами живут на коже китов и вызывают ее изъязвление. Китовые вши не плавают и расселяются переползая с одного кита на другого.

В морях многочисленны виды рода *Gammarus*, живущие в приливно-отливной зоне. В пресных водах бокоплавы менее разнообразны. Исключение составляет фауна бокоплавов озера Байкал, которая включает 240 эндемичных видов.

Практическое значение бокоплавов велико, так как они представляют ценный корм для рыб. В нашей стране проведены успешные мероприятия по акклиматизации бокоплавов во вновь созданных водохранилищах и озерах, где их раньше не было.

Отряд Десятиногие (Decapoda). Это самые крупные и наиболее высокоорганизованные Crustacea, обитающие преимущественно в морях, а также в пресных водах. Некоторые виды приспособились к жизни на суше в условиях влажного тропического климата. Отряд включает 8500 видов.

Морфологически они характеризуются следующими особенностями. Тело расчленяется на протоцефалон, челюстегрудь с полным слиянием сегментов и сегментированное брюшко. Протоцефалон несет две пары антенн и стебельчатые фасеточные глаза. На челюстегрудь (гнатотораксе) расположены три пары челюстей, три пары двуветвистых ногочелюстей и пять пар одноветвистых ходильных ног. Первая пара ходильных ног обычно заканчивается клешней. Остальные ходильные ноги с коготками. Жабры располагаются на всех грудных ногах, а также на теле у основания ног. Карапакс по бокам тела загибается, образуя жаберные крышки. Брюшко с двуветвистыми плавательными конечностями. Последняя пара брюшных ног — уropоды уплощенные и входят вместе с тельсоном в состав хвостового плавника. У некоторых десятиногих брюшко в той или иной степени редуцировано (крабы и крабоиды).

Развитие с метаморфозом или прямое, без образования личиночных стадий.

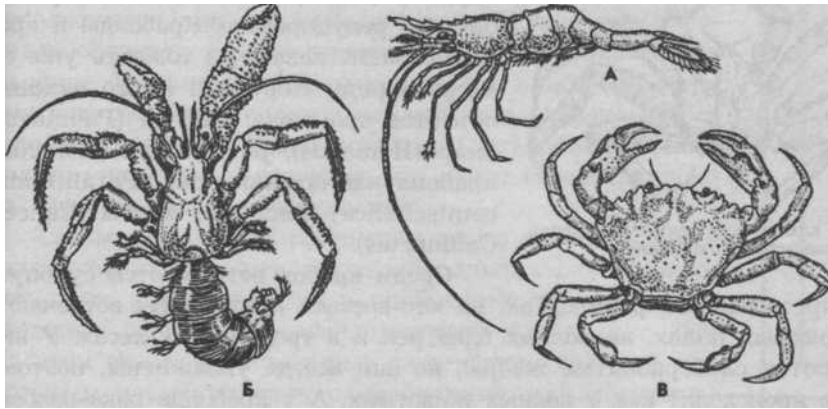


Рис. 286. Десятиногие раки (из Бирштейна): А — креветка, Б — рак-отшельник, В — краб

Отряд подразделяется на два подотряда: подотряд Плавающие раки (Natantia) и подотряд Ползающие раки (Reptantia) (рис. 286).

Подотряд Плавающие раки (Natantia). Это наиболее примитивная группа десятиногих раков, ведущих исключительно плавающий образ жизни. Типичные представители подотряда — разнообразные креветки (Pandalus, Crangon и др.), обитающие главным образом в морях. У них тело сплющено с боков, брюшко длинное с хорошо развитыми плавательными ножками. Грудные ноги тонкие, без клешней, служат для движения, дыхания и захвата добычи. Большое значение при плавании имеет движение брюшка с пятилопастным плавником на конце (из уropод и тельсона).

Креветки имеют большое промысловое значение. Человек использует ценные пищевые продукты из креветок. Креветками питаются многие морские животные, особенно рыбы.

Подотряд Ползающие раки (Reptantia). Это более прогрессивная группа десятиногих. Характерно, что у Reptantia брюшные ножки развиты слабо и не выполняют плавательной функции. А у ряда видов брюшко в значительной степени редуцировано. В пределах подотряда Reptantia наблюдается тенденция к усилению адаптации к ползающему образу жизни с ослаблением способности к плаванию. Большинство видов — многоядные хищники, захватывающие добычу клешнями. Подотряд подразделяется на несколько отделов: лангусты (Palinura), омары (Astacura), отшельники (или крабоиды) (Anomura) и крабы (Brachyura). У видов первых двух отделов брюшко длинное, мускулистое, и они способны плавать. У крабоидов брюшко недоразвитое, асимметричное. Они прячут его в пустые раковины моллюсков или, если оно небольшое, подгибают его под



грудной отдел. У настоящих крабов брюшко редуцировано. Крабоиды и крабы ползают, лазают, а плавать уже не могут. Среди Reptantia много важных объектов промысла: лангуст (*Palinurus*), омар (*Homarus*), речной рак (*Astacus*), крабоид камчатский краб (*Paralithodes camtschatica*) (рис. 287), крабы (*Cancer*, *Callinectes*).

Сред и крабов встречаются сухопутные и пресноводные формы. Так, на юго-востоке Азии крабы встречаются на рисовых полях, на холмах близ рек и в тропических лесах. У них сохраняются слаборазвитые жабры, но они всегда увлажнены, поэтому дыхание происходит как у водных животных. А у крабоида рака-разбойника (*Birgus latro*) с островов Тихого океана жабер нет, но стенки жаберных полостей под карапаксом тонкие с выростами, снабжаемыми кровью. Они дышат кислородом воздуха. Крабы-разбойники могут жить вдали от моря. Днем они укрываются в вырытых ими норах. Но их развитие связано с морем. Яйца откладываются в воду. Из них развиваются планктонные личинки, которые потом оседают на дно и превращаются сначала в маленьких раков-отшельников, прячущих брюшко в пустые раковины. Взрослые формы покидают море и живут на суше.

Промысел десятиногих раков широко развит в мире и достигает 700 тыс. т в год. Больше всего добывают десятиногих в Китае, США, Японии и Индии. В России добывают камчатского краба, креветок, а в пресных водах — речных раков.

Филогения ракообразных и экологическая радиация. Ракообразные — древняя группа членистоногих. В ископаемом состоянии встречаются с кембрия. Филогенетические связи современных ракообразных изучены недостаточно. Однако сравнительно-морфологический анализ подклассов ракообразных показывает, что каждый подкласс имеет собственную линию развития от общих предков.

Предполагается, что гипотетические предки ракообразных обладали комплексом плезиоморфных (исходных) признаков, которые порознь проявляются у наиболее примитивных представителей современных раков.

Каждый из современных подклассов имеет несколько уникальных плезиоморфных признаков. Так, например, у жаброногого из Branchiopoda голова неслитная и состоит из протоцефалона и гнатоцефалона со следами сегментации. Грудные конечности мультифункциональные с двигательной, дыхательной и жевательной функциями, сердце трубчатое, нервная система лестничная. У Cephalocarida однотипные двуветвистые конечности на голове и груди. Примитивным представителям Maxillopoda — мистакокаридам свойственно примитивное двуветвистое строе-

ние головных конечностей — антенн и челюстей, которые используются ими для передвижения. Подкласс Malacostraca обладает такими примитивными признаками, как наличие брюшных ног, а у некоторых видов (небалии) имеются две пары почек и наблюдается расчлененность головного отдела. Только подкласс Ostracoda настолько сильно уклонился в развитии, что почти не обнаруживает плезиоморфных особенностей.

Таким образом, на настоящем этапе изучения филогенетических отношений ракообразных можно заключить, что все подклассы ракообразных представляют следствие радиации древней предковой группы (рис. 288). На этом основании некоторые систематики считают возможным рассматривать ракообразных как несколько родственных классов.

Эволюция ракообразных сопровождалась образованием различных жизненных форм, которые заняли разнообразные экологические ниши. Основные направления экологической радиации ракообразных изображены на схеме (рис. 289). Исходным морфоадаптивным типом, несомненно, были мелкие пелаго-бентосные формы, ведущие плавающий образ жизни. От них специализация шла в нескольких направлениях: в планктон, нектон, бентос. Часть групп специализировалась к паразитизму, а некоторые формы вышли на сушу.

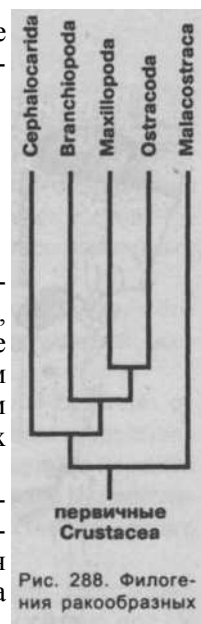


Рис. 288. Филогения ракообразных

Темы для обсуждения

1. Прогрессивные черты организации членистоногих по сравнению с кольчатыми червями.
2. Признаки родства членистоногих с кольчатыми червями.
3. Отличия у водных и сухопутных членистоногих.
4. Эволюционные изменения конечностей у ракообразных.
5. Плезиоморфные признаки во внешней морфологии ракообразных и предполагаемый облик гипотетического предка.
6. Прогрессивное развитие нервной системы ракообразных от лестничной к нервной цепочке. Проявление олигомеризации.
7. Типы постэмбрионального развития ракообразных. Основные направления в эволюции онтогенеза.
8. Адаптации к паразитизму у ракообразных.
9. Регресс в организации ракообразных, ведущих сидячий образ жизни.
10. В чем проявляется конвергенция ракушковых рачков с двустворчатыми моллюсками.
11. Адаптации у ракообразных, перешедших к жизни на суше.

Подтип Хелицеровые (Chelicerata)

Хелицеровые, в противоположность водным членистоногим — трилобитам и ракообразным, преимущественно обитатели суши. Они представлены в основном паукообразными. Но сухопутные хелицеровые ведут свое начало от водных форм, которые вымерли. В настоящее время из водных хелицеровых сохранилось лишь несколько видов мечехвостов — «живых ископаемых». Всего известно около 63 тыс. видов современных хелицеровых. План строения хелицеровых см. на рисунке 290.

Хелицеровые — особая ветвь членистоногих, морфологически обособленная от других подтипов. Они характеризуются следующими особенностями.

1. Тело хелицеровых состоит из головогруды и брюшка. В отличие от других членистоногих у хелицеровых далеко зашел процесс цефализации с образованием слитной головогруды, состоящей из акрона и семи сегментов, последний из которых чаще недоразвит. Брюшко сегментированное и состоит максимально из 12 сегментов и тельсона, режеслитное (рис. 291).

2. Конечности хелицеровых одноветвистые. На головогруды шесть пар конечностей: хелицеры, педипальпы и четыре пары ходильных ног. У водных форм брюшные конечности с жаберными придатками. Специфично для хелицеровых отсутствие на голове антенн, столь характерных для других членистоногих. На первом сегменте головогруды у хелицеровых расположены клешневидные конечности — хелицеры. Отсюда название подтипа — хелицеровые, что дословно обозначает «клешненосные». Хелицеры — это органы размельчения пищи. Вторая пара конечностей — педипальпы. У большинства хелицеровых они служат для захвата и удержания добычи. Остальные четыре пары конечностей (на 3—6-м сегментах) ходильные. Седьмой сегмент головогруды без конечностей. Только у некоторых водных хелицеровых — мечехвостов сохранились рудименты конечностей на седьмом сегменте головогруды.

Брюшной отдел у большинства хелицеровых — без конечностей. У водных форм на первых шести брюшных сегментах имеются жаберные ножки, а у некоторых сухопутных видов рудименты брюшных ножек видоизменились в половые придатки и органы дыхания — легкие или паутинные бородавки. У некоторых хелицеровых отсутствуют мускулы — разгибатели, конечности у них выпрямляются за счет гидравлического давления гемолимфы.

3. Для пищеварительной системы хелицеровых характерно наличие особых парных железистых выростов кишечника, называемых печенью.

4. Выделительные органы представлены коксальными железами, или почками, которые открываются выделительными отверстиями у основания третьей или пятой пары ходильных ног. По своему происхождению

это видоизмененные целомодукты. Однако почки хелицевых не вполне гомологичны таковым у ракообразных, у которых они сформировались на других сегментах тела.

У многих сухопутных хелицевых имеются еще особые органы выделения — мальпигиевы сосуды, впадающие на границе среднего и заднего отделов кишки, где происходит реабсорбция воды. Мальпигиевы сосуды способствуют экономии влаги в организме и характерны для сухопутных хелицевых.

5. Органы дыхания у водных хелицевых представлены жабрами на брюшных ножках, а у сухопутных — легкими или трахеями. У некоторых мелких форм кожное дыхание.

6. Органы чувств у хелицевых развиты слабо. Глазки преимущественно простые. Органы обоняния, осязания представлены отдельными сенсиллами или их скоплениями.

7. Головной мозг состоит из протоцеребрума и тритоцеребрума, а дейтоцеребрум, иннервирующий у других членистоногих антенны, отсутствует.

8. Оплодотворение у водных форм — наружное, а у сухопутных на ружно-внутреннее (сперматофорное) или внутреннее.

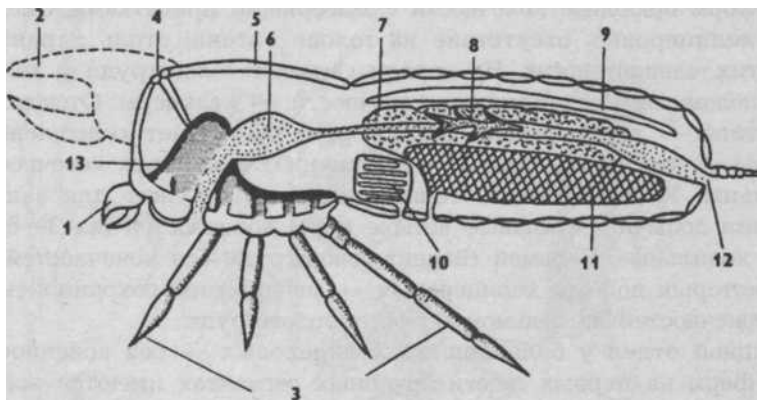


Рис. 290. Схема строения хелицевых (по Барнсу): 1 — хелицера, 2 — педипальпа, 3 — ходильные ноги, 4 — глаза, 5 — карапакс, 6 — кишечник, 7 — пищеварительные железы, 8 — мальпигиевы сосуды, 9 — сердце, 10 — легкое, 11 — гонада, 12 — анус

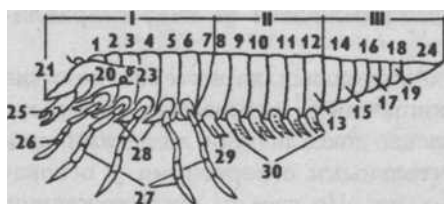


Рис. 291. Схема расчленения тела хелицевых (по Ланге): I — просома (головогрудь), II — мезосома (переднебрюшье), III — метасома (заднебрюшье). 1—19 — сегменты тела, 20 — акрон, 21 — эпистом. 22, 23 — глаза, 24 — тельсон, 25 — хелицеры, 26 — педипальпы, 27 — ходильные ноги, 28 — эндиты, 29 — половые ножки, 30 — жаберные ножки

9. Развитие, как правило, без метаморфоза и сопровождается ростом и линьками. Реже наблюдаются примитивные формы метаморфоза.

К подтипу хелицеровых относятся три класса: Мечехвосты (Xiphosura), вымершие Ракоскорпионы (Gigantostaca) и Паукообразные (Arachnida). В последнее время к хелицеровым относят еще класс морских пауков (Pantopoda).

Класс Мечехвосты (Xiphosura)

Мечехвосты — это древняя группа водных хелицеровых, широко распространенная и многочисленная в палеозое и мезозое, а в настоящее время представленная лишь пятью видами.

Для мечехвостов характерны уплощенная головогрудь, покрытая спинным панцирем, и широкое слитное брюшко, заканчивающееся мечевидным отростком (рис. 292). По внешнему виду они напоминают трилобитов и еще в большей степени щитней. Это связано с тем, что обе группы животных относятся к сходной жизненной форме бентосных роющих. Передним краем панциря они роют грунт и извлекают из него различных червей, моллюсков, которыми питаются, а задний конец тела с мечевидным отростком служит им опорой при рытье.

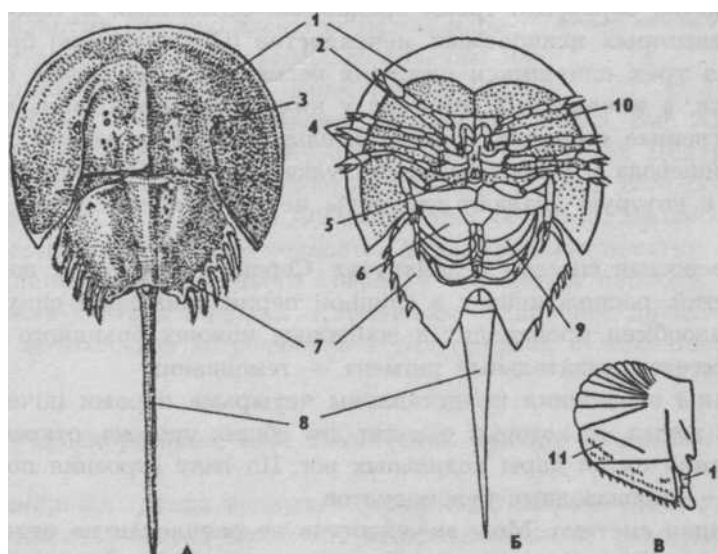


Рис. 292. Строение мечехвоста: А — вид со спинной стороны (из Ван дер Ховен), Б — вид с брюшной стороны (из Снодграсса), Б' — жаберная ножка (из Беклемишева); 1 — головогрудный щит, 2 — рот, 3 — сложные глаза, 4 — ходильные ноги, 5 — хиларий, 6 — жаберная крышка, 7 — брюшной отдел, 8 — мечевидный отросток, 9 — жаберноносные ножки, 10 — хелицеры, 11 — жаберный придаток, 12 — членистая ножка

На головогрудном панцире сверху расположены одна пара сложных глаз — по бокам и пара простых глазков в середине. Снизу на головогрудной находится щелевидный рот, окруженный шестью парами конечностей. Впереди рта размещается первая пара конечностей — трехчлениковые хелицеры, размельчающие пищу. Остальные пять пар конечностей сходны по строению и служат для передвижения по дну. Из них первая пара, соответствующая педипальпам у других хелицерных, и последующие три пары заканчиваются клешнями и служат для захвата пищи. Пятая пара ходильных ног заканчивается коготками и вооружена шипиками. Эти конечности выполняют опорную функцию при рытье. Примечательно, что у основания этой последней пары ходильных ног имеется нерасчлененный жаберный придаток. У основания всех пяти пар ног имеются жевательные отростки, при помощи которых пища частично пережевывается. На седьмом сегменте головогруды сохранились рудименты еще одной пары конечностей — хиларии.

Брюшко у современных мечехвостов состоит из широкого отдела, образованного шестью сегментами, часто слитными, и мечевидного отростка. На брюшке расположено шесть пар ножек листовидной формы. Первая пара из них образует парные жаберные крышки, прикрывающие остальные пять пар жаберных ножек. Мечевидный отросток, по данным эмбриологии, образован тремя брюшными сегментами и тельсоном.

У некоторых ископаемых мечехвостов (*Chasmaspis*) брюшко состоит из трех слившихся широких сегментов и 11 узких свободных сегментов, а мечевидный отросток у них представлен лишь тельсоном.

Внутреннее строение. Пищеварительная система мечехвостов состоит из пищевода и жевательного желудка, выстланных хитином, средней кишки, в которую впадают две пары печеночных придатков, а задней кишки.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце трубчатое, с восемью парами остий, расположенное в спинном перикардальном синусе миксоцеля. Газообмен происходит в жаберных ножках брюшного отдела. В крови имеется дыхательный пигмент — гемоцианин.

Органы выделения представлены четырьмя парами почек — коксальных желез, от которых отходят два общих протока, открывающихся у основания пятой пары ходильных ног. По типу строения почки мечехвостов — производные целомодулов.

Нервная система. Мозг мечехвостов не расчленен на отделы и иннервирует глаза. От мозга отходит пара недоразвитых антеннальных нервов. Утолщенные окологлоточные коннективы отсылают нервные окончания к хелицерам и всем конечностям головогруды и даже к жаберным крышкам. В состав брюшной нервной цепочки входят шесть пар

ганглиев, из которых последний сложный, состоящий из нескольких слившихся пар ганглиев. Ганглии нервной цепочки иннервируют брюшные ножки. Имеются дополнительные боковые нервные стволы, соединяющие нервы, идущие к брюшным конечностям.

Органы чувств у мечехвостов развиты слабо. Имеется одна пара ложносложных глаз, состоящих из скопления простых глазков, покрытых общей «линзой» прозрачной кутикулы, а также пара срединных простых глазков.

Половая система. Мечехвосты раздельнополые. Гонады и их протоки парные. Парные половые отверстия открываются на первом брюшном сегменте под жаберными крышками.

Развитие. Мечехвосты откладывают яйца, богатые желтком, на берегу моря, зарывая их в песок, увлажняемый приливами. Из яиц выходит личинка, внешне похожая на трилобитов — «трилобитная» личинка (рис. 293). Но их развитие следует считать прямым, так как личинка мечехвостов имеет такое же строение, как и взрослое животное, и отличается только недоразвитием мечевидного отростка. Постэмбриональное развитие сопровождается ростом и регулярными линьками. Мечехвосты долговечны и способны линять много раз во взрослом состоянии.



Рис. 293. «Трилобитная» личинка мечехвостов *Limulus* (по Иванову)

Современные мечехвосты имеют прерывистый ареал. Вид *Xiphosura polyphemus* обитает в Атлантическом океане у берегов Центральной Америки. Еще три вида мечехвостов живут у берегов Юго-Восточной Азии и один вид — у берегов Филиппинских островов. Изолированные области распространения мечехвостов представляют остатки некогда единого обширного реликтового ареала в третичном периоде. Мечехвостов можно считать живыми ископаемыми. Наиболее древние представители мечехвостов встречаются в силурийских отложениях.

Класс Ракокорпионы, или Гигантские щитни (*Gigantostraca*)

Это вымершая группа водных хелицеровых, широко распространенная в палеозое. Известно около 200 ископаемых видов ракокорпионов. Некоторые из них были гигантами и достигали 2 м в длину и более. Во внешнем облике они сочетают особенности раков и скорпионов и потому названы ракокорпионами (рис. 294). Но их сегментация и состав конечностей полностью соответствует организации хелицеровых.

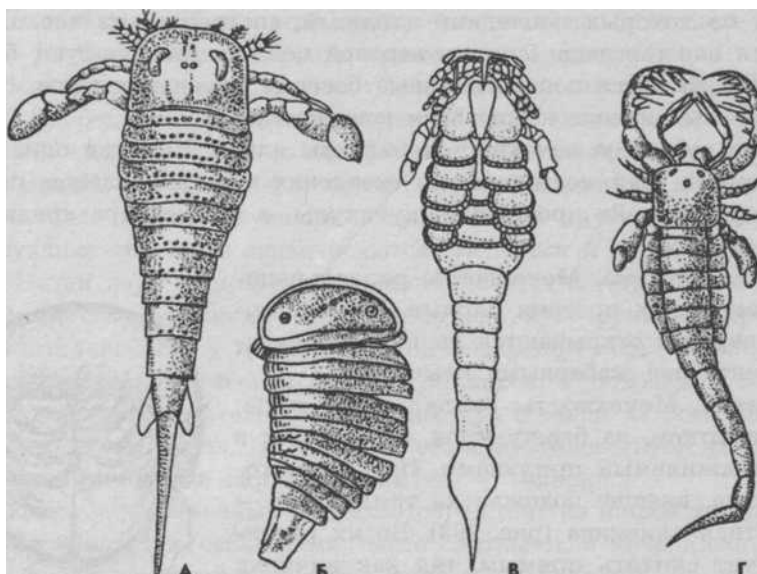


Рис. 294. Ракокорпионы Gigantostraca: А — *Eurypterus fischeri*, Б — *Strabops thacheri* (по Клерку, Рюденову). В — *Slimonia acuminata*, Г — *Mixopterus kiaeri* (по Штремеру)

Головогрудь слитная, покрытая сверху выпуклым щитом, на котором расположены пара ложносложных глаз и пара простых глазков. Хелицеры — клешневидные. Педипальпы в некоторых случаях хватательные, а иногда маленькие и не отличающиеся от первых трех пар ходильных ног. Среди ходильных ног последняя пара самая крупная, веслообразная и, по-видимому, служила для ползания и плавания.

Брюшко ракокорпионов состоит из 12 сегментов (максимальное число для хелицеровых) и тельсона в форме иглы или острого когтя. У некоторых видов ракокорпионов первые шесть сегментов широкие, образуют переднебрюшье, а последующие шесть сегментов — узкие и составляют заднебрюшье. Функционально эти разделы различны. На переднебрюшье располагались жаберные ножки, а заднебрюшье, лишенное конечностей, выполняло функцию руля при плавании и роль якоря при рытье.

Характерный представитель ракокорпионов — *Eurypterus* (рис. 294), который встречался уже в кембрии. Известны ископаемые личинки ракокорпионов. Они похожи на взрослых животных, но обладали неполным числом сегментов и коротким тельсоном. В процессе развития число сегментов восполнялось и формировался мечевидный отросток.

Из современных хелицеровых по сегментации тела к вымершим ракоскорпионам очень близки сухопутные — скорпионы. В ископаемом состоянии найдены промежуточные формы между ними.

Класс Паукообразные (Arachnida)

Паукообразные — наземные хелицеровые с крупной головогрудью, несущей короткие клешневидные или когтевидные хелицеры, длинные педипальпы и четыре пары длинных ходильных ног. Брюшко лишено конечностей. Дышат легкими или трахеями. Помимо коксальных желез, характерных для водных форм, у них имеются мальпигиевы сосуды.

Известно около 63 тыс. видов паукообразных. Это преимущественно наземные формы, обитающие в почве и на растениях. Среди них имеются вторичноводные виды, а также паразиты животных и растений. Наиболее часто встречаются паукообразные: скорпионы, сольпуги, пауки, сенокосцы и разнообразие клещи.

Для многих паукообразных характерно выделение паутинных нитей из особых паутинных желез. Паутина играет существенную роль в жизни паукообразных: в добыче пищи, защите от врагов, расселении молоди и т. п.

Латинское название паукообразных Arachnida дано по имени героини мифов Древней Греции — рукодельницы Арахны, превращенной Афиной в паука.

Внешнее строение. Паукообразные чрезвычайно разнообразны по форме и размерам тела, сегментации, строению конечностей. От первичноводных хелицеровых они отличаются приспособлениями к жизни на суше. У них более тонкие хитиновые покровы, это облегчает вес их тела, что немаловажно для сухопутных животных. Кроме того, в составе хитиновой кутикулы у них появился особый наружный слой — эпикутикула, защищающий тело от высыхания. У паукообразных исчезли жаберные ножки на брюшке, а взамен появились органы воздушного дыхания, легкие или трахеи. Рудименты брюшных ног у них выполняют половую, дыхательную функции или превратились в паутинные бородавки. Ходильные ноги паукообразных более длинные, чем у водных хелицеровых, и приспособлены к передвижению на суше.

В пределах класса паукообразных наблюдается олигомеризация сегментации тела до полного слияния всех сегментов. Можно выделить несколько типов расчленения тела у паукообразных, важнейшие из которых следующие.

Наибольшей расчлененностью тела характеризуются скорпионы, близкие по внешней морфологии к ископаемым ракоскорпионам (рис. 295). Головогрудь скорпионов, как у большинства хелицеровых,

слитная и состоит из акрона и семи сегментов, из которых последний сегмент редуцирован. Брюшко подразделяется на переднебрюшье из шести широких сегментов и заднебрюшье из шести узких сегментов и тельсона с ядовитой иглой.

У сольпуг более примитивное расчленение головогруды, чем у других паукообразных: акрон и первые четыре сегмента слитные, а последние три сегмента свободные, из которых самый последний сегмент рудиментарный. Подобное расчленение наблюдается и у некоторых клещей.

Сенокосцы имеют слитную головогрудь, а брюшко — из девяти сегментов и тельсона, который слит с последним брюшным сегментом. Брюшной отдел уже не подразделен на переднебрюшье и заднебрюшье. Подобное расчленение характерно и для клещей-сенокосцев.

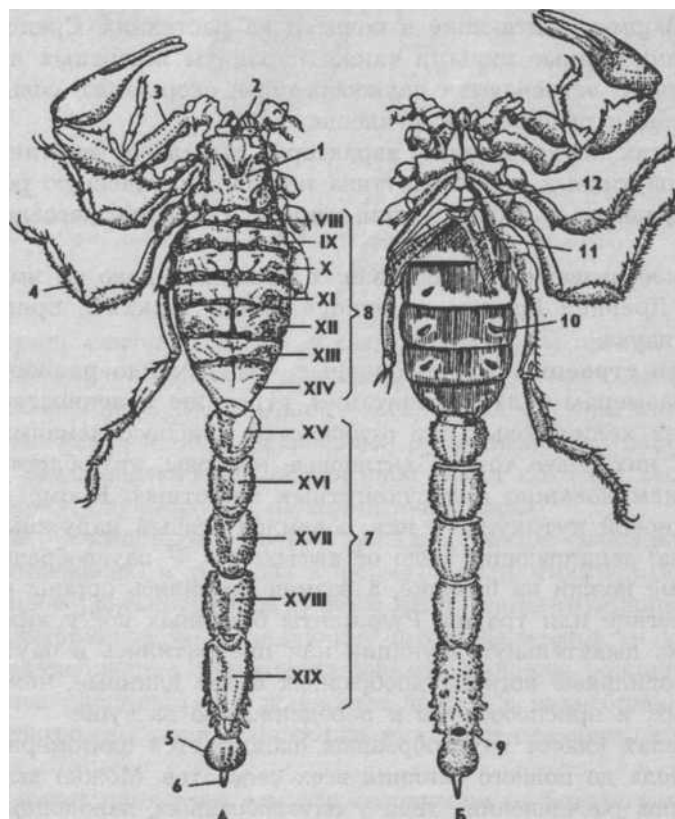


Рис. 295. Скорпион *Buthus eupeus*: А — вид со спинной и Б — с брюшной стороны (по Бялыницкому-Бируле); VIII—XIX — сегменты брюшка, 1 — головогрудь, 2 — хелицера, 3 — педипальпа, 4 — нога, 5 — тельсон, 6 — ядовитая игла, 7 — заднебрюшье, 8 — переднебрюшье, 9 — анальное отверстие, 10 — легочные щели, 11 — гребенчатые органы, 12 — половые крышечки

У пауков слитные головогрудь и брюшко. За счет седьмого сегмента головогруды образуется перетяжка между головогрудью и брюшком. Брюшко образовано 11 слитными сегментами и тельсоном.

Тело большинства клещей полностью слитное.

Конечности паукообразных разнообразны по форме и функциям. Хелицеры функционально подобны мандибулам раков. Эти органы служат для размельчения пищи или прокусывания жертвы. Они могут быть клешневидными, как у скорпионов, сольпуг, или когтевидными, как у пауков, или стилетовидными, как у многих клещей. Педипальпы могут служить для захватывания или удержания добычи. Хватательные педипальпы с клешней на конце характерны для скорпионов и лжескорпионов. Педипальпы сольпуг жгутовидные и выполняют чувствующую функцию. У пауков педипальпы подобны ротовым щупальцам насекомых. На них сосредоточены осязательные, обонятельные сенсиллы. У самцов многих пауков на педипальпах расположены совокупительные органы. У некоторых клещей педипальпы вместе с хелицерами входят в состав колюще-сосущего ротового аппарата. Четыре пары ходильных ног у всех паукообразных состоят из 6—7 члеников и служат для передвижения. У сольпуг, телифонов первая пара ходильных ног выполняет функцию чувствующих органов. На ногах паукообразных много осязательных волосков, что компенсирует отсутствие у них усиков, характерных для других членистоногих.

На брюшном отделе некоторых паукообразных имеются рудименты конечностей, которые выполняют различные функции. Так, у скорпионов на первом сегменте брюшка расположены парные половые крышечки, прикрывающие половые отверстия, на втором особые чувствующие гребневидные органы и на 3—6-м сегментах легкие — видоизмененные жабберные ножки. У пауков на нижней стороне брюшка имеются 1—2 пары легких и 2—3 пары придатков — паутинных бородавок, которые представляют собой видоизмененные рудименты конечностей. У некоторых низших клещей на брюшке имеются три пары коксальных органов, которые представляют собой придатки кокс (тазиков) редуцированных ножек.

Покровы представлены кожей — гиподермой, которая выделяет хитиновую кутикулу, состоящую из двух или трех слоев. Эпикутикула хорошо развита у пауков и сенокосцев, а также у некоторых клещей. Кутикула многих паукообразных светится в темноте, что объясняется особой структурой хитина, которая поляризует проходящий свет. К кожным производным относятся ядовитые железы у основания хелицер у пауков и ядовитой иглы у скорпионов, паутинные железы пауков, лжескорпионов и некоторых клещей.

Внутреннее строение. Пищеварительная система паукообразных состоит из трех отделов (рис. 296). В зависимости от типа питания строе-

ние кишечника варьирует. Особенно сложное строение пищеварительной системы наблюдается у хищных паукообразных с внекишечным пищеварением. Такой способ питания особенно характерен для пауков. Они прокалывают жертву хелицерами, вводят внутрь жертвы яд и пищеварительные соки слюнных желез и печени. Под влиянием протеолитических ферментов ткани жертвы перевариваются. Затем паук всасывает полупереваренную пищу, а от жертвы остаются только покровы. На паутине паука часто можно видеть покровы высосанных им насекомых.

В строении кишечника пауков имеется ряд приспособлений к такому способу питания. Передняя кишка, выстланная кутикулой, состоит из мускулистой глотки, пищевода и сосательного желудка. За счет сокращения мускулатуры глотки и особенно желудка паук всасывает жидкую полупереваренную пищу. Средняя кишка в головогруди образует слепые отростки (у пауков — пять пар). Это позволяет паукам и другим паукообразным поглощать большой объем жидкой пищи. Средняя кишка в брюшном отделе образует парные железистые выпячивания — печень. Печень функционирует не только как пищеварительная железа, в ней происходит фагоцитоз — внутриклеточное пищеварение. У пауков имеются четыре пары печеночных придатков. Задний отдел средней кишки образует вздутие, в которое впадают выделительные каналцы мальпигиевых сосудов. Здесь формируются экскременты и экскреты, которые потом выделяются через короткую заднюю кишку наружу. Паукообразные могут долго голодать, так как у них образуются запасы питательных веществ в особой запасной ткани — жировом теле, расположенном в миксоцеле.

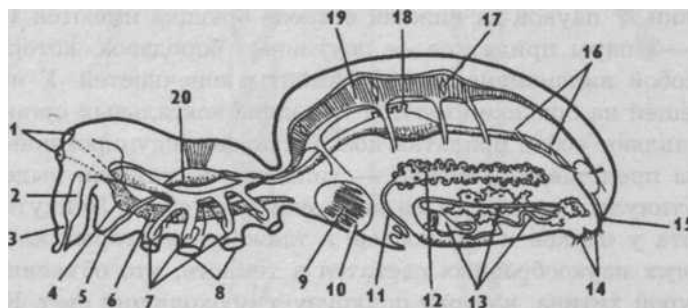


Рис. 296. Схема внутреннего строения паука (отр. Aranei) (из Аверинцева): 1 — глаза, 2 — ядовитая железа, 3 — хелицера, 4 — мозг, 5 — рот, 6 — подглоточный нервный узел, 7 — выросты средней кишки. 8 — основание ходильных ног, 9 — легкое, 10 — дыхальце, 11 — яйцевод, 12 — яичник, 13 — паутинные железы, 14 — паутинные бородавки, 15 — анус, 16 — мальпигиевы сосуды. 17 — остии, 18 — протоки печени, 19 — сердце, 20 — глотка

Выделительная система. Выделительные органы представлены коксальными железами и мальпигиевыми сосудами. В головогрудь имеются 1—2 пары коксальных желез, которые соответствуют целомодуктам. Железы состоят из мезодермального железистого мешочка, от которого отходит извитой канал, переходящий в прямой выводной канал. Выделительные отверстия открываются у основания кокс третьей или пятой пар конечностей. Кокса, или тазик, — это базальный членик ног членистоногих. Положение выделительных желез около кокс ходильных ног послужило основанием для их названия — коксальные. В эмбриогенезе коксальные железы закладываются у всех паукообразных, но у взрослых животных они часто недоразвиты.

Мальпигиевы сосуды — это особые органы выделения, свойственные сухопутным членистоногим. У паукообразных они энтодермального происхождения и открываются в задний отдел средней кишки. Мальпигиевы сосуды выделяют экскреты — зерна гуанина. В кишечнике из экскретов оттягивается влага, что экономит потерю воды в организме.

Органы дыхания. У паукообразных возникли два типа органов воздушного дыхания: легкие и трахеи. Существует гипотеза о том, что легкие паукообразных образовались из брюшных жаберных ножек рако-скорпионов. Об этом свидетельствует их пластинчатое строение. Так, у скорпионов легкие расположены на 3—6-м сегментах брюшка и представляют собой глубокие впячивания, в которых изнутри находятся тонкие перистые листочки. По своему строению легкие паукообразных похожи на жаберные ножки водных хелицерных, погружившиеся в кожные впадины (рис. 297). Легкие имеются также у жгутоногих (две пары) и пауков (1—2 пары).

Трахеи — это также органы воздушного дыхания у сухопутных хелицерных. Они представляют собой кожные впячивания в форме тонких трубочек. Вероятно, трахеи возникали независимо в разных филогенетических линиях паукообразных. Об этом свидетельствует разное расположение стигм (дыхательных отверстий) у разных паукообразных: у большинства — на 1—2-м сегментах брюшка, у сольпуг — на 2—3-м сегментах брюшка и на головогрудь и непарная стигма на четвертом сегменте брюшка, у двулегочных пауков — на последних сегментах брюшка, а у некоторых — у основания хелицер или ходильных ног или на месте редуцированных легких. Наиболее мощно развита трахейная система у сольпуг, в которой различаются продольные стволы и разветвления, проходящие в разные участки тела (рис. 298).

В разных отрядах паукообразных наблюдаются разные органы дыхания. Только легочное дыхание характерно для скорпионов, жгутоногих и четырехлегочных пауков. Трахейное дыхание свойственно большинству паукообразных: лжескорпионам, сольпугам, сенокосцам, клещам и неко-

торым паукам. А у двулегочных пауков имеется одна пара легких и одна пара трахей. Некоторые мелкие клещи не имеют органов дыхания и дышат через кожу.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце — на спинной стороне брюшного отдела. У паукообразных с выраженным расчленением тела сердце длинное, трубчатое с большим числом остий; например, у скорпионов семь пар остий, а у других паукообразных сердце укорачивается и число остий уменьшается. Так, у пауков сердце с 3—4 парами остий, а у клещей — с одной парой. У некоторых мелких клещей сердце редуцировано.

Нервная система. Головной мозг состоит из двух отделов: протоцеребрума, иннервирующего глаза, и тритоцеребрума, иннервирующего хелицеры (рис. 299). Дейтоцеребрум, свойственный другим членистоногим, у которых имеется первая пара антенн, у паукообразных отсутствует.

Брюшная нервная цепочка иннервирует остальные конечности головогруды и брюшко. У паукообразных наблюдается тенденция к слиянию ганглиев брюшной нервной цепочки (олигомеризация). У наиболее расчлененных форм, как у скорпионов, имеются один слитный головогрудной ганглий и семь ганглиев в брюшном отделе. У сольпуг, кроме головогрудного ганглия, имеется лишь один брюшной узел; у пауков сохраняется только головогрудной ганглий, а у клещей и сенокосцев выражено только окологлоточное ганглиозное скопление.

Органы чувств. Органы зрения развиты слабо и представлены 1, 3, 4, 6 парами простых глазков на головогруды. У пауков чаще восемь глаз, расположенных в две дуги, а у скорпионов имеется одна пара крупных срединных глазков и 2—5 пар боковых.

Основными органами чувств у паукообразных являются не глаза, а осязательные волоски и трихоботрии, улавливающие колебания воздуха. У некоторых паукообразных имеются органы химического чувства — лировидные органы. Они представляют собой небольшие щели в кутикуле, на дне которых в мягкой мембране подходят чувствующие отростки нервных клеток.

Большинство паукообразных — хищники, охотящиеся в темноте, и потому для них особое значение имеют органы осязания, сейсмического чувства (трихоботрии), а также обоняния.

Половая система. Паукообразные раздельнополые (рис. 300). У некоторых выражен половой диморфизм. У многих пауков самцы несколько меньше самок, и у них на педипальпах имеются вздутия — семенные капсулы, которые они заполняют спермой в период размножения.

Гонады парные или слитные. Протоки всегда парные, но могут впадать в непарный канал, открывающийся половым отверстием на первом сегменте брюшка. У самцов некоторых видов имеются дополнительные железы, а у самок — семяприемники.

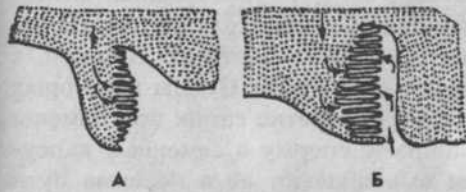


Рис. 297. Схема происхождения легких у паукообразных (из Догеля): А — жаберная ножка рако-скорпионов, Б — легкие паукообразных

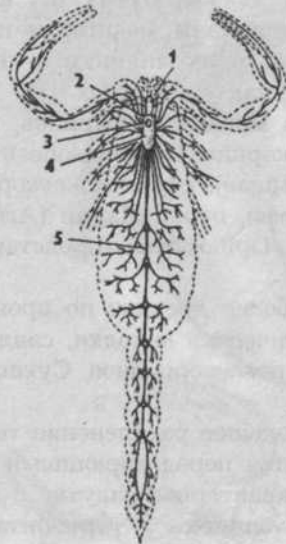


Рис. 299. Нервная система скорпиона *Androctonus* (из Ганштрома): 1 — глаза, 2 — мозг, 3 — около-глоточные коннективы, 4 — подглоточный узел, 5 — брюшная нервная цепочка



Рис. 301. Педипальпа самца паука с копулятивным придатком (из Догеля)



Рис. 298. Трахейная система сольпуги (из Ланга)

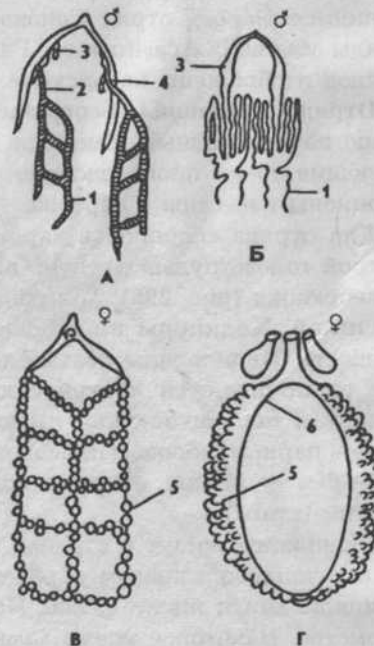


Рис. 300. Половая система паукообразных (из Ланга): мужская половая система (А — скорпион, Б — сольпуга); женская половая система (В — скорпион, Г — паук); 1 — семенник, 2 — семяпровод, 3 — семенной пузырек, 4 — дополнительные железы, 5 — яичник, 6 — яйцевод

Размножение и развитие. Оплодотворение у паукообразных может быть наружно-внутренним или внутренним. В первом случае самцы оставляют на поверхности почвы сперматофоры — пакеты со спермой, а самки их находят и захватывают половым отверстием. Самцы некоторых видов вкладывают сперматофоры в половое отверстие самок при помощи педипальп, а другие первоначально набирают сперму в семенные капсулы на педипальпах (рис. 301), а затем выдавливают ее в половые пути самок. Некоторым паукообразным свойственны копуляция и внутреннее оплодотворение.

Развитие прямое. Из яиц выходят молодые особи, похожие на взрослых. У некоторых видов яйца развиваются в половых путях, и у них наблюдается живорождение (скорпионы, лжескорпионы, некоторые клещи). У клещей нередко наблюдается метаморфоз, и их личинки — нимфы имеют три пары ходильных ног, а не четыре, как у взрослых.

Класс паукообразных подразделяется на множество отрядов, из которых мы рассмотрим важнейшие: отряд Скорпионы (*Scorpiones*), отряд Жгутоногие (*Uropygi*), отряд Сольпуги (*Solifugae*), отряд Лжескорпионы (*Pseudoscorpiones*), отряд Сенокосцы (*Opiliones*), отряд Пауки (*Aranei*) и отряды клещей: *Acari* (*Acari*), *Parasitiformes*, *Opilacarina* (представители отрядов изображены на рисунке 302).

Отряд Скорпионы (*Scorpiones*). Это наиболее древние по происхождению паукообразные. Имеются палеонтологические находки, свидетельствующие об их происхождении от водных ракоскорпионов. Сухопутные скорпионы известны с карбона.

Для отряда скорпионов характерно наибольшее расчленение тела. За слитной головогрудью следует шесть сегментов переднебрюшья и шесть заднебрюшья (рис. 295). Тельсон образует характерное вздутие с ядовитой иглой. Хелицеры клешневидные, смыкающиеся в горизонтальной плоскости. Педипальпы хватательные с крупными клешнями. Ходильные ноги заканчиваются лапкой с двумя коготками. У скорпионов на всех сегментах переднебрюшья имеются производные конечностей: на первом — парные половые крышечки, на втором — гребневидные органы, на 3—6-м — легкие, открывающиеся четырьмя парами дыхательных отверстий (стигм).

Скорпионы живут в странах с теплым климатом. Это ночные хищники, охотящиеся главным образом за насекомыми, которых схватывают педипальпами и жалят иглой. Им свойственно живорождение и забота о потомстве. Некоторое время самка носит свое потомство на спине, закинув на спину заднебрюшье с ядовитой иглой.

Известно около 600 видов скорпионов. Наиболее широко распространен в Крыму, на Кавказе и Средней Азии пестрый скорпион (*Buthus eupeus*). Укусы скорпионов в большинстве случаев не опасны для человека.

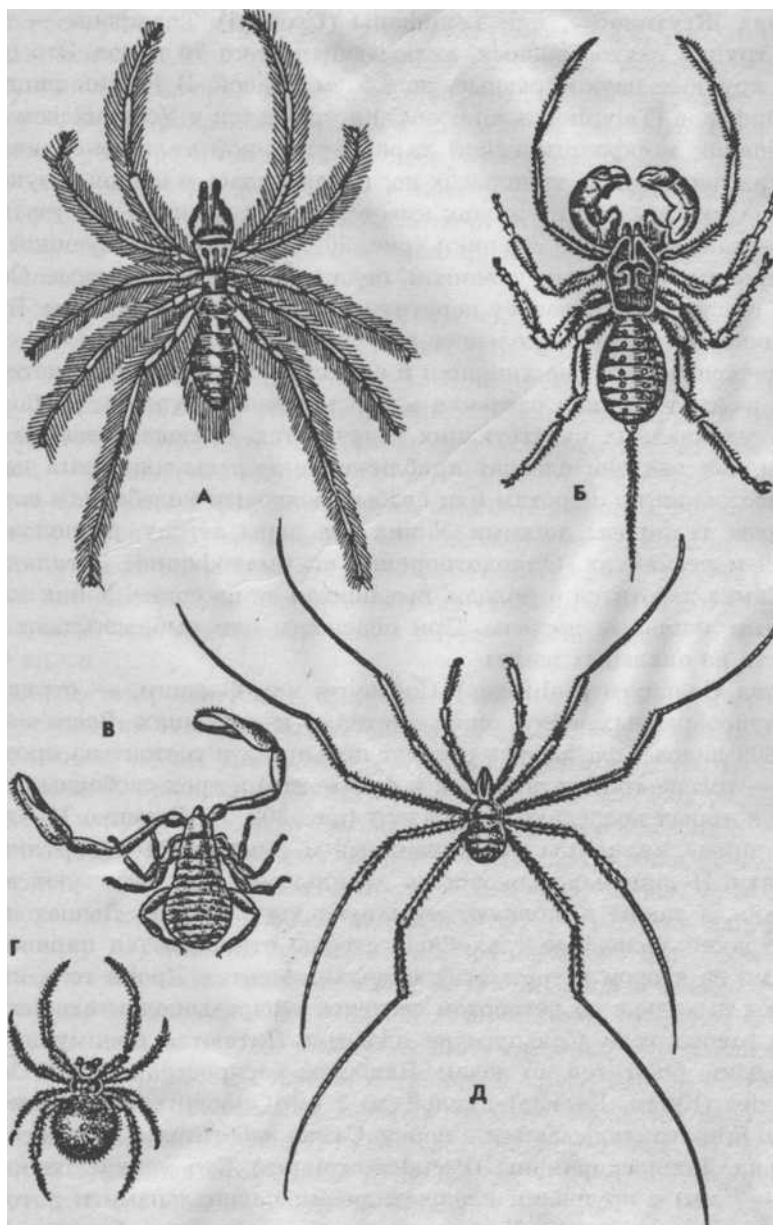


Рис. 302. Паукообразные (из Натали): А — сольпуга *Galeodes araneoides*, Б — телефон хвостатый *Telyphonus caudatus*, В — лжескорпион книжный *Chelifer cancroides*, Г — сенокосец обыкновенный *Phalangium opilio*, Д — паук-каракурт *Latrodectus tredecimguttatus*

Отряд Жгутоногие, или Телифоны (Uropygi). Телифоны — тропическая группа паукообразных, включающая всего 70 видов. Это относительно крупные паукообразные, до 7,5 см длиной. В России лишь один вид телифонов (*Telyphonus amurensis*) встречается в Уссурийском крае.

Основной морфологической характеристикой телифонов является то, что их первая пара ходильных ног превратилась в длинные чувствующие придатки и у многих из них имеется особая длинная хвостовая нить, разделенная на мелкие членики (рис. 302, Б). Это чувствующий орган. Хелицеры с когтевидным члеником, педипальпы клешневидные. Седьмой членик головогруды образует перетяжку на границе с брюшком. Брюшко 10-члениковое, не подразделенное на передне- и заднебрюшие.

Телифоны — ночные хищники и ориентируются в пространстве в основном за счет органов осязания и сейсмического чувства, расположенных на удлинённых чувствующих конечностях. Отсюда название — телифоны, так как они слышат приближение жертвы или врага на большом расстоянии по шорохам или слабым волновым колебаниям воздуха.

Дышат телифоны легкими. У них две пары легких, расположенных на 8—9-м сегментах. Оплодотворение сперматофорное. Откладывают яйца. Самка заботится о молоди, вынашивая ее на спине. У них имеются защитные анальные железы. При опасности они выбрызгивают едкую жидкость из анальных желез.

Отряд Сольпуги (Solifugae). Сольпуги, или фаланги, — отряд крупных паукообразных, обитающих в степях и пустынях. Всего известно около 600 видов. Головогрудь сольпуг неслитная и состоит из протопельтидия — головного отдела (акрон и 4 сегмента) и трех свободных сегментов, из которых последний недоразвит (рис. 302, А). Брюшко 10-члениковое. Мощные хелицеры клешневидные и смыкаются в вертикальной плоскости. Педипальпы похожи на ходильные ноги, участвуют в передвижении, а также выполняют чувствующую функцию. Дышат при помощи трахей. Основные трахейные стволы открываются парными дыхальцами на втором и третьем брюшных сегментах. Кроме того, имеются непарное дыхальце на четвертом сегменте и пара дополнительных дыхалец на головогруды. Сольпуги не ядовиты. Питаются преимущественно насекомыми. Охотятся по ночам. Наиболее распространен вид *Galeodes aganeoides* (Крым, Кавказ) длиной до 5 см. Оплодотворение сперматофорное. Яйца откладываются в норку. Самка заботится о потомстве.

Отряд Ложноскорпионы (Pseudoscorpiones). Это мелкие паукообразные (1—7 мм) с крупными клешневидными педипальпами и потому напоминающие скорпионов. У них головогрудь слитная, а брюшко 11-члениковое, не разделенное на передне- и заднебрюшие. На клешневидных хелицерах открываются протоки паутинных желез. Стики трахей открываются на 2—3-м сегментах брюшка.

Ложноскорпионы живут в лесной подстилке, под корой, а также в жилище человека. Это мелкие хищники, питаются мелкими клещами, насекомыми. Оплодотворение сперматофорное. Самец откладывает сперматофор с двумя рожками, а самка наползает на сперматофор и вводит его рожки в отверстия семяприемников. Самка откладывает оплодотворенные яйца в особую выводковую камеру на брюшной стороне тела. Вышедшие из яиц личинки подвешиваются к выводковой камере снизу и питаются за счет желтка, выделяемого из яичников самки в ее выводковую камеру.

Известно около 1300 видов ложноскорпионов. В домах нередок книжный ложноскорпион (*Chelifer cancroides*) (рис. 302, В). Его появление в книгохранилищах свидетельствует о том, что режим хранения книг нарушен. Ложноскорпионы обычно появляются в сырых помещениях, где складываются благоприятные условия для развития мелких насекомых и клещей — вредителей книг.

Отряд Сенокосцы (Opiliones). Это многочисленная широко распространенная группа паукообразных, внешне похожих на пауков. Сенокосцы отличаются от пауков отсутствием перетяжки между головогрудью и брюшком, членистостью брюшного отдела (десять члеников) и клешневидными, а не крючковидными, как у пауков, хелицерами. Всего известно 2500 видов.

Сенокосцы встречаются повсюду на поверхности почвы, в трещинах коры деревьев, на стенах домов и заборах. Питаются мелкими насекомыми, охотятся по ночам. Дыхание трахейное. Имеется одна пара стигм на первом сегменте брюшка по бокам пологого щитка. Для них характерна способность к аутомии, или самокалечению. Утраченные ноги не восстанавливаются. Хищник может схватить сенокосца только за ногу, которая при этом отрывается, что спасает сенокосцу жизнь. Оторванная нога сенокосца долго судорожно подергивается и по форме напоминает косу. Поэтому нередко их называют «паук-сено-коси» или «коси-коси-ножка». Ноги сенокосцев лазательные, с многочлениковой лапкой.

Сенокосцы не выделяют паутины и сами активно охотятся за своей добычей. Они играют положительную роль в снижении численности насекомых. На поверхности почвы и в травяном ярусе плотность сенокосцев часто достигает нескольких десятков на 1 м². Наиболее распространен обыкновенный сенокосец (*Phalangium opilio*, рис. 302, Г), который встречается в разных природных ландшафтах и даже в городах. Тело буроватое, до 9 мм длиной, а ноги до 54 мм.

Отряд Пауки (Aranei). Пауки — самый большой отряд паукообразных, включающий более 27 тыс. видов. Морфологически они хорошо отличаются от других отрядов. У них тело четко подразделяется на слитную головогрудь и слитное округлое брюшко, между которыми имеется

перетяжка, образуемая седьмым члеником головогруды. Хелицеры у них крючковидные, с протоками ядовитых желез. Педипальпы короткие, в виде щупалец. Четыре пары ходильных ног нередко заканчиваются гребенчатыми коготками, служащими для натягивания паутины. На нижней стороне брюшка находятся паутинные бородавки. На головогруды расположены глазки (чаще восемь). У большинства пауков (подотряд двулегочные) имеется одна пара легких и пара трахей, а у некоторых тропических пауков (подотряд четырехлегочных) — только легкие (две пары).

Важное значение в жизни пауков имеет паутина. Сложное поведение пауков в связи с использованием паутины на всех этапах жизненного цикла определило их широкую экологическую радиацию и расцвет.

Из паутины пауки строят свое жилище между листьями, ветвями или в почвенной норе. Паутиной обволакивается яйцекладка пауков с образованием яйцевого кокона. Нередко самки пауков носят кокон под брюшком, проявляя заботу о потомстве. Маленькие паучки выделяют длинную паутинную нить, которая подхватывается ветром, унося паучат на далекие расстояния. Так происходит расселение вида. Паутина используется для ловли добычи. Многие пауки строят ловчую паутинную сеть (рис. 303, i). Даже брачное поведение не обходится у пауков без паутины. Самцы пауков в период размножения делают паутинный «гамак», в который выпускают капельку спермы. Затем самец подлезает под гамак и заполняет свои семенные капсулы на педипальпах спермой. Семенные капсулы играют роль совокупительных органов, с помощью которых паук вводит сперму в половое отверстие самки.

На территории нашей страны обитают только двулегочные пауки, около 1500 видов. Наиболее характерными представителями среди пауков являются: домовый паук (*Tegenaria domestica*), паук-крестовик (*Araeneus diadematus*, рис. 303), тарантул (*Lycosa singoriensis*), паук-серебрянка (*Argyroneta aduatica*).

Домовой паук живет в жилище человека и натягивает горизонтальные паутинные сети, в которые он ловит мух и других насекомых. Паук-крестовик — более крупный вид, с характерным белым рисунком в виде креста на брюшке. Его вертикально натянутые сети можно видеть на стенах домов, заборах, между ветвями деревьев. Домовой паук и крестовик относятся к тенетным паукам, которые строят тенеты — ловчую сеть, в которой запутывается добыча.

Особую группу пауков образуют пауки-волки, которые преследуют добычу на ходу. Укрытие они находят в особых норках, вырытых в земле и выстланных паутиной. У них длинные ноги и узкое брюшко. К таким паукам относятся тарантул, обитающий в южных областях нашей страны. Укус тарантула вызывает у человека болезненный отек, но смертельной опасности для него не представляет.

Среди всех пауков представляет опасность для человека только один ядовитый паук — каракурт (*Latrodectus tredecimguttatus*, рис. 304), встречающийся в сухих степных районах Украины, Поволжья, Кавказа и Средней Азии. Это паук средних размеров (1,5 см), черный с красными пятнышками. Он обитает в земляных норках и расстилает на поверхности почвы паутину, в которую попадают обычно прямокрылые насекомые. Его яд опасен для лошадей и человека, а для овец и свиней не опасен. Самка каракурта крупнее самца и, как правило, съедает его после спаривания, поэтому каракурта в народе называют «черной вдовой».

Биологический интерес представляет паук-серебрянка, живущий в паутинном колоколе под водой. Колокол паук наполняет воздухом. Воздушные пузырьки паук приносит на пушистом, не смачиваемом водой брюшке. Когда паук-серебрянка с поверхности воды ныряет вглубь, его брюшко покрывается слоем воздуха и оттого кажется серебряным.

В тропиках распространены крупные пауки-птицееды (рис. 305).

Пауков очень много во всех ярусах биоценозов суши, и они как хищники играют положительную роль в регуляции численности растительноядных насекомых.

Отряд Акариформные клещи (Acariformes). Ранее клещеобразных паукообразных объединяли в один отряд — клещей. Позднее выяснилось, что эта группа неоднородна, и теперь выделяют три отдельных отряда клещеобразных: акариформные, паразитиформные клещи и клещи-сенокосцы.

Отряд акариформных клещей наиболее многочисленный и включает более 15 тыс. видов. Это очень мелкие формы (0,2—0,3 мм). У примитивных представителей отряда передняя часть головогруды слитная и образует отдел — *протеросому*, состоящую из акрона и четырех сегментов. Три задних сегмента головогруды свободны и вместе с шестью брюшными сегментами и тельсоном образуют второй отдел тела — *гистеросому*. На протеросоме находятся клешневидные хелицеры, жгутовидные педипальпы и две пары ходильных ног. На гистеросоме расположены две задние пары ходильных ног и брюшные придатки. Рудименты брюшных ножек на 5—7-м сегментах образуют половые крышки, между которыми располагается половой конус с половым отверстием. Под половыми крышками расположены три пары коксальных органов в виде тонкостенных мешочков. Примитивные акариформные клещи обладают кожным дыханием. У эволюционно продвинутых форм тело слитное, имеются трахеи, причем на разных сегментах в разных семействах. Размножение сперматофорное. Развитие с анаморфозом.

К акариформным клещам относится несколько десятков семейств, ведущих разнообразный образ жизни. Рассмотрим некоторые из них.

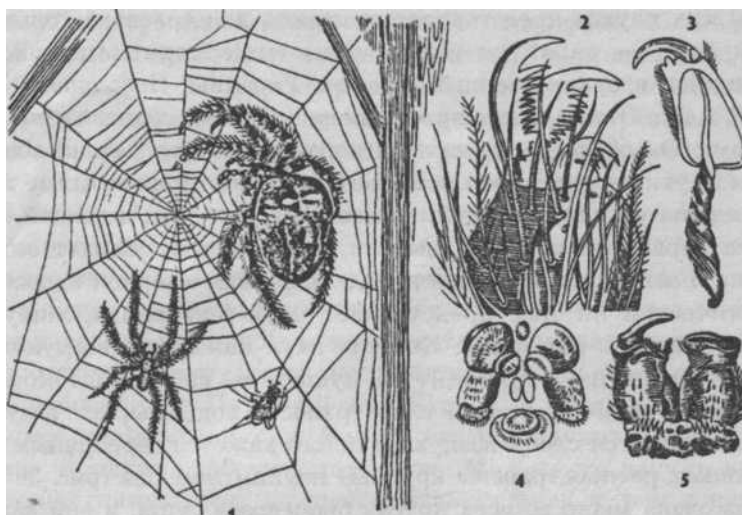


Рис. 303. Паук-крестовик *Araneus diadematus* (из Натали): 1 — самец и самка на ловчей сети, 2 — гребенчатые коготки, 3 — хелицера с ядовитой железой, 4 — паутинные бородавки, 5 — хелицеры

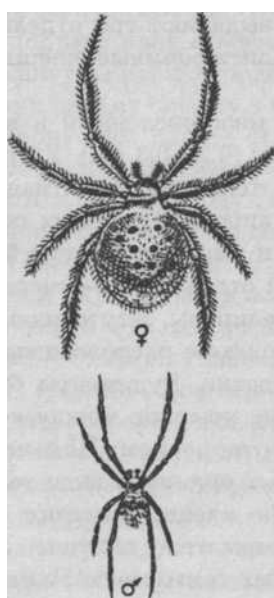


Рис. 304. Каракурт *Lathrodectus tredecimguttatus* (самец и самка, по Мариковскому)



Рис. 305. Паук-птицезд *Psecilotheria regalis* (по Миллю)

Семейство панцирных клещей — орибатид (Oribatei) — обитатели почвы, питающиеся разлагающимися органическими остатками и участвующие в почвообразовании. Орибатида (рис. 306, А) встречаются во всех ландшафтных зонах. Особенно они многочисленны в лесной подстилке, где их численность достигает нескольких десятков тысяч экземпляров на 1 дм³ почвы. Кроме полезной роли орибатид как почвообразователей, некоторые виды являются промежуточными хозяевами гельминтов, например мониезии (Moniezia) — паразита крупного рогатого скота.

Семейство тироглифоидных клещей, или амбарных, наносит существенный вред зерну, муке и другим пищевым продуктам. К ним относятся клещи: мучной, сырный, луковый и винный. В природе тироглифоидные клещи обитают в почве, грибах, гниющих веществах, в гнездах птиц, норах млекопитающих. Неблагоприятные условия тироглифоидные клещи переживают на фазе покоящейся нимфы, покрытой плотным хитином (гипопуса). Гипопусы выдерживают высыхание, вымораживание. Попадая в благоприятные условия, гипопусы переходят в активное состояние и дают начало новой колонии клещей.

Особые надсемейства представляют паразитические клещи: перьевые клещи птиц (рис. 306, Б), волосяные клещи млекопитающих и чесоточные. Чесоточные клещи, или зудни, паразитируют на млекопитающих и человеке. У человека чесотку вызывает чесоточный зудень (рис. 306, Д). Самки зудня (длиной 0,3 мм) питаются кожей, где прогрызают извитые ходы длиной до 15 мм. Яйца они откладывают в ходах. Из яиц выходят личинки, которые несколько раз линяют. Взрослые клещи ночью выползают на поверхность кожи для размножения. Оплодотворенные самки снова вгрызаются в кожу. Заражение чесоткой происходит через прикосновение к коже больного или через общее полотенце. Лечат чесотку путем втирания серных мазей, обработкой кожи растворами специальных химических препаратов. Человека могут заражать и другие виды зудней, паразитирующих на собаках, овцах, свиньях, лошадях.

Некоторые группы клещей растительноядные. Это семейства галлообразующих, паутиных клещей. Среди них много вредителей культурных растений. Например, злаковый клещ — вредитель зерновых культур, паутиный клещ — вредитель плодовых деревьев. Много клещей обитает в почве (красотелки), в пресных водах (рис. 306, В).

Отряд Паразитиформные клещи (Parasitiformes). Отряд паразитиформных клещей включает 10 тыс. видов. К ним относится несколько семейств, среди которых наибольшее значение имеют гамазодные и иксодовые клещи.

Гамазодные клещи (надсемейство Gamasoidea) представлены как свободноживущими, так и паразитическими видами (рис. 306, Ж), а иксодовые клещи (надсемейство Ixodoidea) исключительно кровососущие паразиты (рис. 306, Д) позвоночных животных.

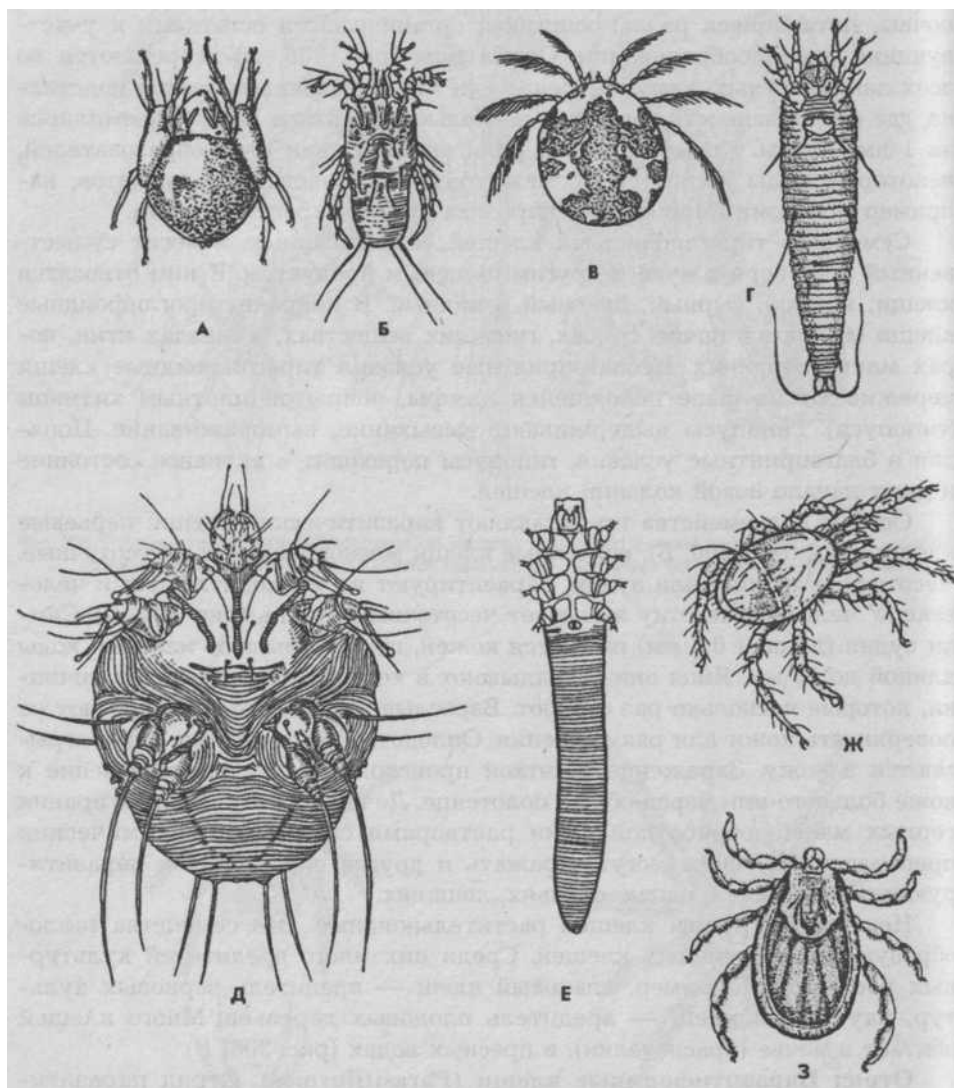


Рис. 306. Клеши (из Ланга, Матвеева, Берлезе, Померанцева): *A* — панцирный клещ *Galumna mucronata*, *Б* — перьевой клещ *Analgopsis passerinus*, *В* — водяной клещ *Hydrarachna geographica*, *Г* — четырехногий клещ *Eriophyes*, *Д* — чесоточный зудень *Sarcoptes scabiei*, *Е* — железница угревая *Demodex folliculorum*, *Ж* — трупный клещ *Poecilochirus necrophori*, *З* — иксодовый клещ *Dermacentor pictus*

Для отряда характерно образование сложного панциря. У некоторых форм передняя часть головогруды, соответствующая акрону и трем сегментам, отделена швом от остального тела. Но у многих видов все части тела слиты в сплошной панцирь. Эмбриональное развитие иксодовых клещей показывает, что исходно головогрудь закладывается из акрона и шести сегментов с шестью парами конечностей. Седьмой сегмент головогруды образует переходную зону на границе с брюшком. Брюшко образуется из слившихся шести крупных сегментов и 2—3 рудиментарных.

Иксодовые клещи имеют цельное плоское тело. Ротовой аппарат образует «головку» (гнатему) и состоит из режущих хелицер, к которым прилегают по бокам членистые педипальпы, образующие нечто подобное футляру. В состав ротового аппарата входит еще и гипостом — вырост глотки с хитиновыми зубчиками. Клещ прокусывает кожу хелицерами и в ранку вставляет гипостом, который закоривается при помощи зубчиков. Присосавшегося клеща поэтому очень трудно снять с кожи. Если силой оторвать его, то в коже остается его головка, и это может вызвать воспаление. Поэтому рекомендуется присосавшегося клеща смазать керосином или маслом, и он сам отпадает. Это объясняется тем, что, смазав клеща маслом, мы закупориваем его дыхательные отверстия и клещ без дыхания ослабевает, расслабляет мышцы и отваливается.

Иксодовые клещи живут в почве и лазают по растениям. В процессе развития большинство иксодовых клещей меняют хозяев. Так, вылупившиеся из яиц нимфы I нападают на мелких грызунов, ящериц, бурундуков. Напившись крови, они отваливаются. После очередной линьки они нападают на другие жертвы тех же видов. Взрослые же клещи обычно питаются кровью крупных млекопитающих (копытных, собак) и человека. Самцы обычно в два раза меньше самок. Самки могут откладывать яйца только насосавшись крови. Клещи могут долго голодать. Нападают на человека с деревьев и с поверхности почвы. В восточных районах таежной зоны нашей страны наиболее распространен таежный клещ (*Ixodes persulcatus*). В европейской части страны наиболее часто встречается собачий клещ (*Ixodes ricinus*). В нашей стране известно около 50 видов иксодовых клещей. Они переносят возбудителей опасных заболеваний: энцефалита, туляремии, пироплазмозов, сыпно-тифозной лихорадки.

Русским паразитологом Е. Н. Павловским и его последователями разработано учение об очаговости трансмиссивных заболеваний на примере распространения клещевого энцефалита. Согласно этому учению, очаг распространения заболевания связан с границами ареала вида кровососущего клеща (переносчика) и видов диких животных, являющихся его дикими хозяевами (резервуары инфекции). Трансмиссия (перенос) возбу-

дителей заболевания осуществляется переносчиками — кровососущими клещами от животных — носителей инфекции (резервуар) к другим здоровым животным и человеку. Человек, попадающий в очаговую зону распространения инфекции, подвергается опасности заболевания. У нас существует сеть медицинской и ветеринарной службы, выявляющей очаги распространения опасных заболеваний, переносимых клещами. В этих районах обязательны противоинфекционные прививки.

Отряд Клещи-сенокосцы (*Opilioscarina*). Примечательно, что клещи-сенокосцы обладают сегментированным телом: два последних сегмента головогруды свободные и брюшко из восьми сегментов. У них четыре пары стигм на 1—4-м сегментах брюшка. Хелицеры клешневидные.

Филогения и экологическая радиация хелицеровых

Наиболее древнюю группу хелицеровых представляют, несомненно, водные хелицеровые с жаберным дыханием: мечехвосты и ракоскорпионы. В ископаемом состоянии они встречаются с кембрия и были господствующими группами на протяжении всего палеозоя. До настоящего времени из них сохранилось лишь несколько видов мечехвостов (класс *Xiphosura*). Выход на сушу совершили, по-видимому, представители класса ракоскорпионов (*Gigantostroma* или *Eurypterida*). Имеются переходные формы ископаемых предков от ракоскорпионов к скорпионам, относящимся уже к сухопутным хелицеровым из класса *Arachnida*.

Водные предки других отрядов паукообразных пока не известны из-за неполноты палеонтологической летописи. Однако на основе сравнительно-морфологических данных можно предполагать, что выход на сушу и формирование современных отрядов происходили независимо. Об этом свидетельствует уникальность каждого отряда, своеобразие эволюционного преобразования органов. Например, брюшные жаберные ножки водных предков у скорпионов видоизменились в половые крышки, гребневидные органы и легкие, у пауков — в легкие и паутинные бородавки, у акариформных клещей на месте нескольких пар жаберных ножек сохранились лишь коксальные органы.

Независимость происхождения отрядов проявляется и в образовании органов дыхания. У скорпионов легкие образовались из жаберных ножек на 4, 3—6-м сегментах брюшка, у жгутоногих на 1—2-м сегментах, у четырехлегочных пауков на 1—2-м сегментах, у двулегочных пауков — на первом сегменте брюшка. Трахеи также возникали параллельно в раз-

ных отрядах. У двулегочных пауков трахеи образовались на втором сегменте брюшка на месте бывшей второй пары легких. У сольпуг трахеи также занимают место легких на 2—3-м сегментах, на которых расположены две пары дыхалец. Кроме этого, у сольпуг имеются дополнительные дыхальца: непарное на четвертом сегменте и пара по бокам головогруды. Трахейная система сенокосцев не связана с заменой легких в эволюции; пара дыхалец у них расположена по бокам полового щитка. Ну и совсем другого происхождения трахеи у некоторых акариформных клещей, расположенные в головогрудном отделе и открывающиеся дыхальцами у основания хелицер, или ходильных ног. Своеобразна трахейная система лжескорпионов, дыхальца которой располагаются, как у насекомых, по бокам тела на 1—2-м сегментах брюшка.

Почти для каждого из существующих отрядов паукообразных характерно наличие уникальных примитивных признаков. Так, у скорпионов наиболее примитивная сегментация брюшка (12 сегментов), у сольпуг и клещей-сенокосцев головогрудь с 2—3 свободными сегментами; у сольпуг педипальпы не отличаются от ходильных ног и т.д.

Вместе с тем у всех отрядов паукообразных происходили сходные эволюционные процессы морфогенеза в связи с приспособлением к жизни на суше. Происходило развитие непроницаемой кутикулы, смена жаберного дыхания легочным или трахейным; смена почек мальпигиевыми сосудами; брюшко укомплектовывалось в единый отдел; специализировались хелицеры и педипальпы; на ходильных ногах формировалась лапка для «стопохождения». Кроме того, изменился тип оплодотворения от наружного к внутреннему и тип развития от сложного метаморфоза к живорождению. У некоторых паукообразных развились паутинные железы и сформировались сложные инстинкты использования паутины в процессе жизненного цикла.

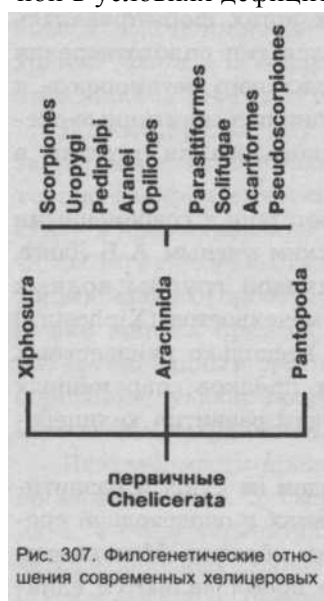
Направления филогенеза хелицеровых в соответствии с современными данными акарологии предложены известным русским ученым А. Б. Ланге. Предполагается, что от гипотетической предковой группы водных хелицеровых произошли известные нам классы мечехвостов (*Xiphosura*) и ракоскорпионов (*Gigantostroma*), а также еще несколько неизвестных науке систематических групп, представляющих предков современных паукообразных. Это был первый этап эволюционного развития хелицеровых в водной среде.

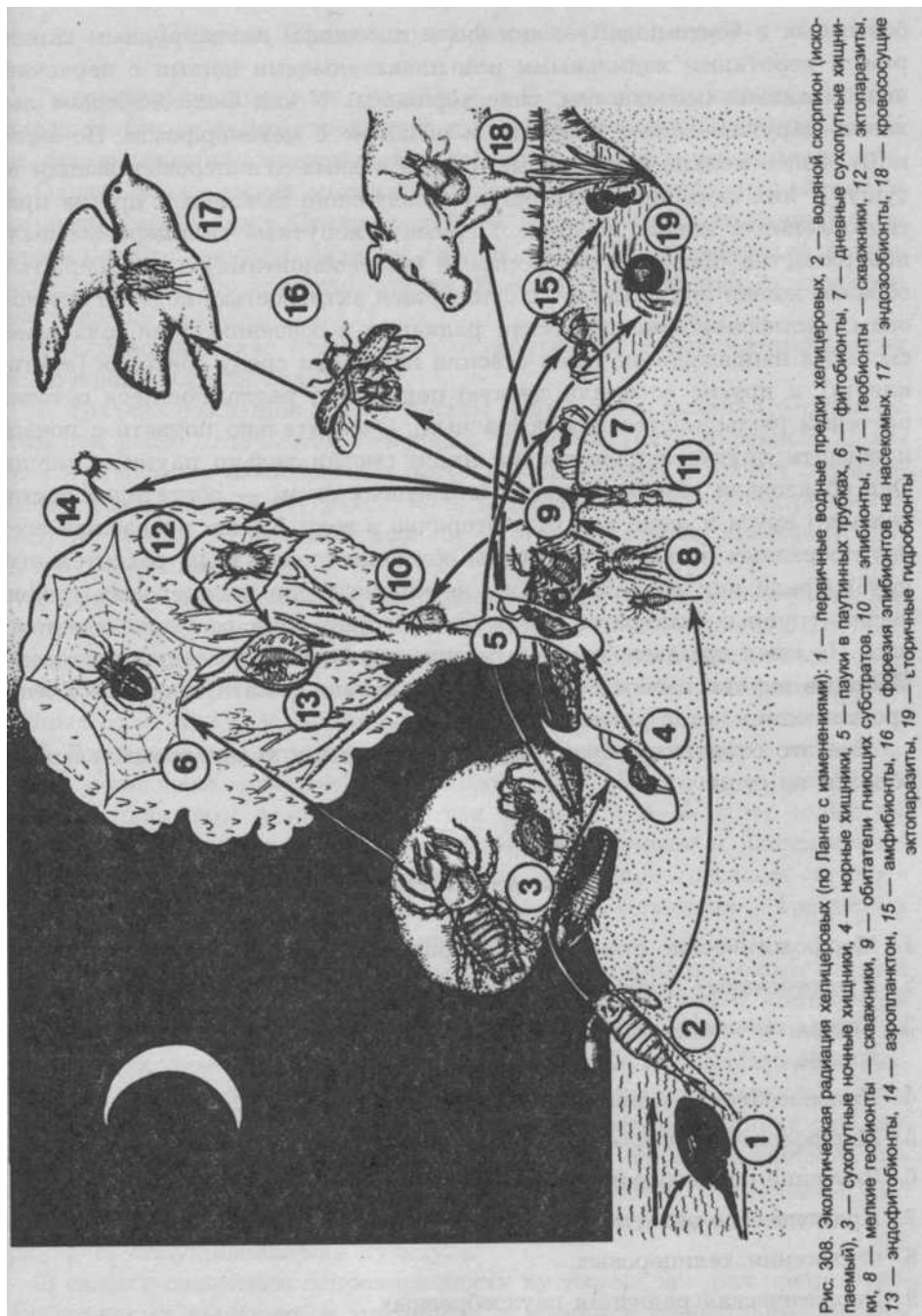
Следующий этап развития был связан с выходом на сушу и развитием приспособлений к обитанию во влажных условиях в околотовной среде. Судьба водных хелицеровых сложилась таким образом. Мечехвосты так и не покинули водной среды и в настоящее время являются един-

ственной современной группой водных хелицеровых. Ракоскорпионы вымерли, но от них произошли первые представители сухопутных хелицеровых — отряд скорпионов. А остальные отряды сухопутных хелицеровых, объединяемых в класс паукообразных, произошли от неизвестных нам групп водных хелицеровых. Этот второй этап в развитии хелицеровых связан с освоением жизни на суше во влажной среде. На этом этапе приспособления к жизни на суше были еще слабо выражены. Кутикула еще не приобрела свойств непроницаемости, органы дыхания были представлены только легкими, образовавшимися из жаберных брюшных ножек предков. Представителями этого уровня эволюционного развития хелицеровых являются такие современные отряды паукообразных, как скорпионы, жгутоногие, а также подотряд четырехлегочных пауков. Кроме того, известны ископаемые сенокосцы с двумя парами легких и предки паразитиформных клещей с тремя парами легких. Только для сольпуг и лжескорпионов неизвестны ископаемые формы с легочным дыханием. Предполагается, что образование сухопутных акариформных клещей сопровождалось полной редукцией жаберных ног с развитием на их месте только коксальных органов. У них наблюдался переход к жизни в почве с развитием кожного дыхания.

Третий этап эволюции паукообразных был связан с дальнейшим освоением суши и развитием трахейной системы как наиболее совершенной в условиях дефицита влаги. На этот уровень специализации к жизни на суше вышли; двулегочные и трахейные пауки, сенокосцы с трахеями, сольпути, многие клещи и лжескорпионы.

Таким образом, в настоящее время нет доказательств единого происхождения отрядов паукообразных, и потому этот класс хелицеровых можно считать полифилетическим, т. е. объединяющим несколько самостоятельных эволюционных линий развития сухопутных хелицеровых. Филогенетические отношения современных таксонов отражены на рисунке 307. Эволюция таксонов сопровождалась экологической радиацией. Экологическая специализация хелицеровых развивалась в направлениях, показанных на рисунке 308. Первично хелицеровые были водными животными. Среди них выделялись группы крупных плотоядных





бентосных и бенто-пелагических форм с мощным головогрудным панцирем, с короткими ходильными или плавательными ногами с нерасчлененной лапкой (мечехвосты, ракоскорпионы). У них было жаберное дыхание, наружное оплодотворение и развитие с метаморфозом. По-видимому, более мелкие прибрежные формы водных хелицеровых вышли на сушу. У них формировались органы воздушного дыхания и другие приспособления к жизни на суше. Первые сухопутные хелицеровые были поверхностно обитающими формами (эпигеобионтами) с полускрытым образом жизни под камнями, с сумеречной активностью, подобно скорпионам, телифонам. Экологическая радиация в освоении суши шла в нескольких направлениях. Одни освоили почву как среду обитания (многие клещи), а другие заселили лесную подстилку, разлагающиеся остатки растений (большинство паукообразных). Окончательно порвать с почвой и освоить другие экологические ниши смогли только пауки и клещи. Они образовали широкий спектр жизненных форм — обитателей растительного яруса и даже перешли вторично в воду. Клещи превосходили всех паукообразных и заняли все среды обитания (почва, вода, растительный ярус). Среди них появились даже нетипичные для хелицеровых трофические группы: фитофагов, сапрофагов и паразитов растений и животных. Не имея крыльев, пауки и клещи проникли и в воздушную среду. Молодые паучки разносятся ветром на паутинной нити, а мелкие клещи просто поднимаются потоками воздуха.

Все это свидетельствует о широкой радиации хелицеровых, главным образом на суше.

Темы для обсуждения

1. Морфологические отличия хелицеровых от других членистоногих.
2. Прогрессивные особенности хелицеровых.
3. Черты специализации у водных хелицеровых к бентосному образу жизни.
4. Приспособления к жизни на суше у паукообразных.
5. Морфологическое и экологическое разнообразие клещей.
6. Значение паукообразных в природе.
7. Практическое значение клещей.
8. Филогения хелицеровых.
9. Экологическая радиация паукообразных.

Подтип Трахейнодышащие (Tracheata)

Трахейнодышащие, или трахейные, — сухопутные животные. Этот подтип включает таких членистоногих, как многоножки и насекомые. У них органы дыхания представлены трахеями; отсюда и название подтипа. Однако у некоторых мелких представителей подтипа трахей нет, и они дышат через кожу. Среди трахейных встречаются и вторичноводные формы (жуки-плавунцы, личинки стрекоз), но у них, как правило, сохраняются трахеи, что свидетельствует об их происхождении от сухопутных предков.

Трахейнодышащие отличаются от других подтипов членистоногих следующими особенностями:

1. Трахейнодышащие имеют органы воздушного дыхания — трахеи. Этим они резко отличаются от водных членистоногих с жаберным дыханием: трилобитов, ракообразных, мечехвостов. Однако у многих паукообразных тоже могут быть трахеи, но в пределах этого класса встречаются и другие органы воздушного дыхания — легкие, которых никогда не бывает у трахейных.

2. Тело трахейнодышащих подразделяется на голову и многочлениковое туловище (у многоножек) или на голову, трехчлениковую грудь и сегментированное брюшко (у насекомых). Конечности у трахейных одноветвистые. У многоножек ходильные ноги имеются на большинстве туловищных сегментов, а у насекомых только на трех грудных сегментах.

3. Голова обычно слитная и состоит из акрона и четырех сегментов, иногда последний головной сегмент свободный. На голове у трахейных имеются одна пара усиков (придатки акрона) и 2—3 пары челюстей. Первый сегмент головы — интеркалярный (вставочный) и лишен конечностей. У всех же прочих членистоногих на первом головном сегменте всегда имеются конечности. На 2—4-м головных сегментах у трахейных имеются мандибулы и 1—2 пары максилл.

Кроме перечисленных особенностей, служащих морфологическими критериями подтипа, трахейнодышащие обладают целым комплексом приспособлений к жизни на суше. Важнейшая адаптация к жизни на суше у трахейных — непроницаемость кутикулы. Эта особенность возникла двумя путями: за счет уплотнения и утолщения кутикулы, как у многоножек-кивсяков, или за счет появления водонепроницаемого поверхностного слоя — эпикутикулы, состоящего из воскоподобных веществ, как у сколопендр и высших насекомых. Однако у некоторых слабо специализированных трахейных, обитающих во влажных местах, сохранилась полупроницаемая кутикула.

В связи с развитием непроницаемости кутикулы, которая препятствовала кожному дыханию, у трахейных и возникли специальные органы

воздушного дыхания — трахеи. Подобные органы возникали параллельно и у других сухопутных членистоногих, например у паукообразных.

К системе функционального обеспечения экономии влаги в организме у трахейных относятся органы выделения — мальпигиевы сосуды. Они имеют морфофункциональное сходство с таковыми у паукообразных. Однако это всего лишь конвергенция, так как у паукообразных они имеют энтодермальное происхождение, а у трахейных — эктодермальное. Влага из экскретов, поступающих из мальпигиевых сосудов, всасывается в стенку задней кишки и снова поступает в обменные процессы. Продукт выделения — мочева кислота выделяется в виде кристаллов.

Для трахейных, как и для некоторых других сухопутных членистоногих, характерно развитие жирового тела, представляющего собой ! ткань с запасом питательных веществ и метаболической влаги. Благодаря жировому телу многие трахейные могут долго обходиться без пищи и воды.

Особым приспособлением к жизни на суше является наружно-внутреннее и внутреннее оплодотворение. Если у многих водных членистоногих оплодотворение яиц происходит в воде, то у сухопутных такая возможность исключена. При наружно-внутреннем оплодотворении самец откладывает пакет со спермиями — сперматофор, который захватывается самкой. А при внутреннем оплодотворении мужские половые продукты непосредственно вводятся в половые пути самки, минуя внешнюю среду.

Подтип трахейнодышащих подразделяется на два надкласса: надкласс Многоножки (Myriapoda) и надкласс Шестиногие (Hexapoda). Ранее эти группы рассматривались как классы. А теперь выяснилось, что каждый из надклассов объединяет группу родственных, но вместе с тем филогенетически различных классов с заметно отличающейся организацией.

Многоножки — более примитивная группа трахейнодышащих, в большей степени сохранившая черты червеобразных предков. А среди шестиногих имеются как очень примитивные группы (протуры, ногохвостки, двуххвостки), так и прогрессивные — насекомые, представляющие вершину эволюции членистоногих.

Надкласс Многоножки (Myriapoda)

К многоножкам относятся трахейные членистоногие, тело которых подразделяется на голову и многочлениковое туловище. Почти все туловищные сегменты несут по 1—2 пары ножек. Надкласс включает более 15 тыс. видов.

Это наиболее древняя группа трахейных, известная по ископаемым остаткам с конца силура. Это означает, что многоножки были одними из первых сухопутных беспозвоночных. У них в большей мере сохранились архаичные черты предков: гомономность сегментации туловища, однотипность ходильных ног, остатки кожно-мускульного мешка, наличие производных целомодуков. Большинство многоножек ведет скрытый ночной образ жизни в почве, в разрушающейся древесине.

К надклассу Мугіарода относятся четыре класса: класс Симфилы (Symphyla), класс Пауроподы (Pauropoda), класс Двупарноногие, или Кивсяки (Diplopoda), класс Губоногие (Chilopoda, рис. 309).

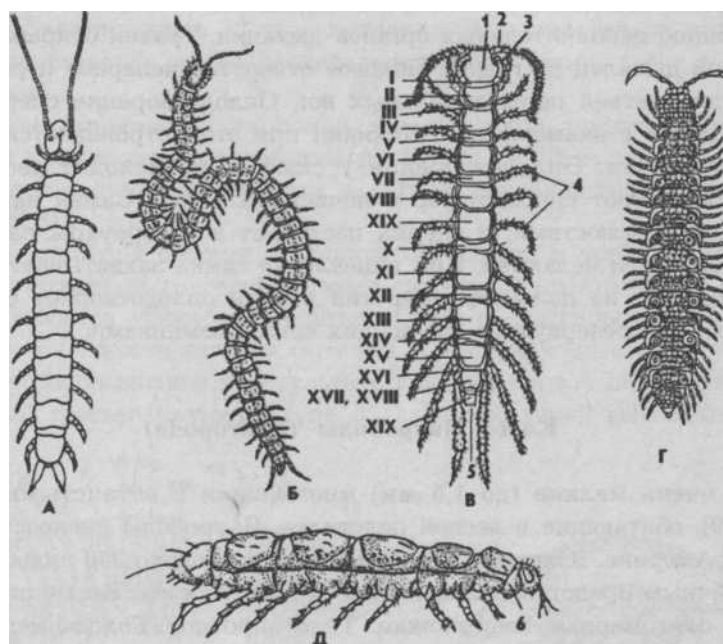


Рис. 309. Многоножки (из Беклемишева): А — *Scolopendrella immaculata* (Symphyla), Б — *Pachimerium femigineum* (Chilopoda), В — *Lithobius forficatus* (Chilopoda), Г — *Polydesmus complanatus* (Diplopoda), Д — *Pauropus silvaticus* (Pauropoda); 1 — голова, 2 — антенна, 3 — ногочелюсть, 4 — ноги туловища, 5 — анус, 6 — шейный сегмент; I—XIX — туловищные сегменты

Класс Симфилы (Symphyla)

Это мелкие многоножки, длина тела которых исчисляется в миллиметрах. Обитают в почве под растительным опадом. Питаются растительными остатками. Распространены в Европе и Северной Америке.

Всего известно 150 видов. Наиболее обычны виды таких родов симфил, как *Scolopendrella*, *Scutigera* (рис. 309, Л).

Голова у симфил слитная. На голове имеются усики и три пары челюстей: мандибулы и две пары максилл. Вторая пара максилл сросшаяся и образует непарную пластинку — гнатохилирий, поддерживающую пищу у рта. Глаза у симфил отсутствуют.

Туловище состоит из 15—22 сегментов, а число ходильных ног всегда равно 12, так как некоторые сегменты без ног. На конце тела имеются парные церки с прядильными железами. У основания 3—12-й пар ходильных ног располагаются парные коксальные органы в виде выворачивающихся тонкостенных мешочков. Предполагается, что они выполняют функцию дополнительных органов дыхания. Трахеи открываются одной парой дыхалец на голове. Половое отверстие непарное и расположено позади третьей пары ходильных ног. Оплодотворение сперматофорное. Развитие с анаморфозом. Личинки при этом отрождаются с неполным числом ног. Оплодотворение у симфил происходит своеобразно. Самцы оставляют сперматофор в почвенных ходах. Самка находит его, захватывает челюстями, и сперма поступает в резервуары на внутренней поверхности челюстей. При яйцекладке самка захватывает челюстями выходящее из полового отверстия яйцо и оплодотворяет спермиями из челюстных резервуаров, служащих семяприемниками.

Класс Пауроподы (Paupoda)

Это очень мелкие (до 1,5 мм) многоножки с ветвистыми усиками (рис. 309), обитающие в лесной подстилке. Пауроподы распространены в Европе, Америке, Южной Азии. Всего известно около 350 видов.

Типичным представителем класса может служить *Pauporus* (рис. 309, Д). Это олигомерные многоножки. Тело короткое. Голова неполностью слитная. Последний головной сегмент свободный (шейный), без конечностей. Усики ветвистые. Ротовой аппарат состоит из мандибул и гнатохилирия, образованного первой парой максилл. Глаза отсутствуют. Туловище из 10 сегментов с 9 парами ног. Число тергитов (спинных щитков) меньше, чем сегментов, т. е. у них наблюдается частичное объединение сегментов по два.

Трахей у этих многоножек нет, и они дышат через покровы кожи. Кровеносная система отсутствует. Яичник непарный. Семенников две пары. Половые отверстия парные и открываются у основания второй пары туловищных ног. Развитие с анаморфозом. Из яиц выходят личинки с тремя парами ног.

Пауруподы питаются разжиженной от деятельности микроорганизмов растительной пищей. Численность паурупод в почве бывает высокой, и потому их роль как сапрофагов в почве может быть заметной.

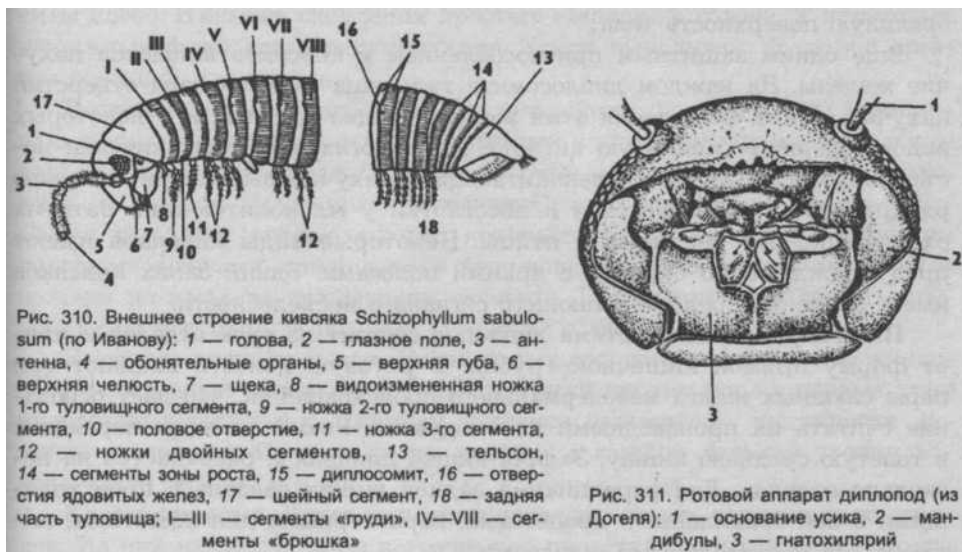
Класс Двупарноногие (Diplopoda)

Двупарноногие многоножки названы так потому, что у них на туловищных сегментах имеется по две пары ног. Это объясняется тем, что туловищные сегменты у них слились попарно и образуют диплосомиты (сдвоенные сегменты).

Всего известно около 12 тыс. диплопод. Большинство из них сапрофаги, питающиеся в почве растительными остатками, реже — растительноядные.

Внешнее строение. У диплопод, или кивсяков, продолговатое тело, длиной от нескольких миллиметров до 10—20 см. Тело состоит из головы, свободного шейного сегмента и сегментированного туловища (рис. 309, Г, рис. 310).

Голова диплопод состоит из слившихся акрона и трех головных сегментов, а четвертый головной сегмент свободный (шейный). На голове у диплопод имеются усики — придатки акрона и две пары челюстей: мандибулы — конечности второго сегмента и непарная пластинка — гнатохилярий, образовавшаяся в результате слияния первой пары максилл — конечностей третьего сегмента (рис. 311). Гнатохилярий выполняет функ-



цию нижней губы — поддерживает пищу у рта. Сверху ротовые части прикрыты кожной складкой — верхней губой. Первый сегмент головы вставочный, интеркалярный, без придатков. Шейный сегмент без конечностей, образует коленчатый перегиб между туловищем и перпендикулярно расположенной к нему головой (рис. 310). На голове по бокам от усиков расположены простые, или ложнофасеточные, глаза, состоящие из скопления простых глазков. Некоторые виды слепые.

Туловище диплопод состоит из трех передних сегментов, несущих по одной паре ножек, и последующих сдвоенных сегментов — диплосомитов с двумя парами ног на каждом. Заканчивается туловище анальной лопастью — тельсоном без придатков. У самца имеются видоизмененные половые ножки — гоноподы на первом и восьмом туловищных сегментах. Число туловищных сегментов у диплопод не менее 30 и может достигать 75, а число пар ног — 139.

Образование диплосомитов — особый путь олигомеризации у членистоногих, при котором сегменты сливались в процессе эволюции попарно без формирования отделов тела — тагм.

Несмотря на большое число ног, кивсяки передвигаются медленно. В связи с малой подвижностью у них имеются защитные морфологические и этологические приспособления. Твердый хитиновый покров, пропитанный карбонатом кальция, защищает их тело от хищников, механических повреждений и от высыхания. У многих кивсяков тело круглое в поперечнике, как у многих роющих почвенных животных. Это позволяет им зарываться в почвенную подстилку и в верхний слой почвы. При опасности они сворачиваются в кольцо или в спираль, закрывая уязвимую брюшную поверхность тела.

Еще одним защитным приспособлением у кивсяков являются пахучие железы. На каждом диплосомите туловища имеется пара отверстий пахучих желез. Выделения этих желез нередко ядовиты и у некоторых видов содержат синильную кислоту. Для многих животных кивсяки несъедобны, особенно для млекопитающих. Пахучие выделения кивсяков раздражают слизистые глаз и носоглотки у млекопитающих. Зато их охотно поедают рептилии и птицы. Некоторые виды кивсяков имеют предупреждающую окраску с яркими полосами. Едкий запах кивсяков имеет значение предостерегающего сигнала о несъедобности.

Пищеварительная система диплопод состоит из трех отделов и имеет форму прямой кишечной трубки. В ротовую полость впадают три пары слюнных желез мезодермального происхождения, что дает основание считать их производными целомодуктов. Узкий пищевод переходит в толстую среднюю кишку. Задняя кишка длинная и распадается на несколько отделов. Дифференциация задней кишки связана с происходящими в ней бродильными процессами, характерными для животных, питающихся растительными остатками.

Выделительная система. У диплопод одна пара мальпигиевых сосудов эктодермального происхождения. Они впадают в заднюю кишку на границе со средней, где происходит всасывание воды из экскретов в кровь. Функцию почек накопления выполняет жировое тело, в клетках которого накапливаются экскреты. Это дополнительная функция жирового тела, являющегося в основном запасной тканью.

Органы дыхания — трахеи. У диплопод на каждом диплосомите находится по две пары дыхательных отверстий — стигм и только на первых туловищных сегментах — по одной паре. Трахеи диплопод наиболее примитивные по строению: от каждого дыхальца отходит изолированный от других пучок трахей.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце длинное, состоящее из многочисленных камер, число которых соответствует числу туловищных сегментов. Каждая камера сердца в диплосомитах имеет по две пары отверстий — остий. Отходящие от сердца артерии многократно ветвятся. Кровь выливается в лакуны миксоцеля. Из лакун кровь собирается в брюшной венозный сосуд, а из него — в околосердечный синус, затем через остии поступает снова в сердце. К сердцу подходят особые крыло-видные мышцы, способствующие сокращениям камер.

Нервная система и органы чувств. Нервная система состоит из головного мозга, окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки. Головной мозг состоит из двух отделов, которые иннервируют глаза и усики. Подглоточный ганглий иннервирует ротовой аппарат. У кивсяков в шейном сегменте и в трех первых туловищных сегментах имеется по одному парному ганглию, а в диплосомитах по два. Органы чувств развиты слабо. Имеются скопления простых глазков на голове. У некоторых почвенных форм глаза редуцируются. Усики выполняют функцию органов осязания и обоняния.

Половая система. Диплоподы раздельнополы. Гонады слиты в непарную железу, от которой отходит непарный проток (семяпровод или яйцевод), который затем раздваивается. Парные половые отверстия расположены на втором туловищном сегменте. Оплодотворение сперматофорное. Самец выделяет сперматофоры, которые подхватываются передними половыми ножками и передаются ходильными ногами к задним половым ножкам на восьмом туловищном сегменте. При спаривании самец переносит сперматофоры в половые отверстия самки.

Развитие с анаморфозом. Из яйца выходит личинка с неполным числом туловищных сегментов и только с тремя парами ног на первых трех туловищных сегментах. Личинки кивсяков напоминают шестиногих личинок насекомых. По мере роста личинок с каждой линькой увеличивается число сегментов и ног.

Классификация. Класс диплопод включает шесть современных отрядов. Из них наиболее часто встречаются представители основного отряда

кивсяков — Juliformia. В лесной полосе наиболее обычны серый кивсяк (*Rossius kessleri*) и песчаный кивсяк (*Schizophyllum sabulosum*). Кивсяки питаются растительным опадом и способствуют процессу почвообразования. В нашей стране встречается 150 видов кивсяков. В тропиках распространены крупные виды кивсяков, которых местное население употребляет в пищу.

Особый отряд образуют многосвязы, или полидесмусы (*Polydesmida*). У них тело плоское, жесткое, четковидное благодаря перетяжкам между сегментами. Эти уплощенные диплоподы обитают под камнями, под корой пней и в трещинах почвы. Наиболее обычны в нашей фауне роды *Polydesmus*, *Strongylosoma*.

Биологически интересен отряд диплопод — броненосцев. Внешне они похожи на мокриц, что отражено в их латинском названии *Oniscotopha* — «мокрицеобразные». У них короткое тело, широкие твердые тергиты. При опасности свертываются шариком. Они обитают в лесной подстилке.

Класс Губоногие (*Chilopoda*)

В противоположность другим классам многоножек, являющихся сапрофагами, губоногие — активные хищники. Свое название они получили за то, что первая пара туловищных ног образует ногочелюсти, сросшиеся у них в непарную пластинку, похожую на нижнюю губу, с серповидными хватательными крючками. У основания крючков ногочелюстей имеются ядовитые железы, протоки которых открываются на их вершине. При помощи ногочелюстей губоногие схватывают добычу и умерщвляют ядом. К губоногим относится около 2800 видов.

Внешнее строение. Длина тела от нескольких миллиметров до 15—20 см. Тело уплощенное, с относительно гомономной сегментацией. Голова слитная, на ней расположены длинные усики, скопления простых

глазков и три пары челюстей, образующих ротовой аппарат: мандибулы и две пары максилл. Максиллы трехчлениковые с чувствующими волосками на вершине и служат для поддерживания пищи у рта (рис. 312). Сверху ротовой аппарат прикрыт складкой кожи — верхней губой.



Рис. 312. Максиллы костянки *Lithobius forficatus* (*Chilopoda*) (из Дорея)

Первый сегмент туловища снабжен парой сросшихся ногочелюстей, функционально примыкающих к ротовому аппарату головы. Ногочелюсти прикрывают голову с брюшной стороны. Два задних сегмента туловища малы, и на них расположе-

ны 1—2 пары половых ножек — гоноподий по бокам от полового отверстия. Тельсон лишен конечностей. Туловищные сегменты обычно имеют сходное строение и несут по одной паре ходильных ног. Но нередко туловищные сегменты чередуются по размеру — длинные и короткие, что обеспечивает гибкость тела. Задние ходильные ноги наиболее длинные; из них последняя пара выполняет в основном чувствующую функцию. Это позволяет губоногим передвигаться по скважинам как вперед головой, так и назад. При движении задом многоножка ощупывает дорогу задними ногами, а при движении вперед головой — усиками.

Внутреннее строение. Пищеварительная система состоит из трех отделов (рис. 313). В ротовую полость открываются протоки 3—5 слюнных желез эктодермального происхождения. Одна из них может выполнять функцию паутинных желез. Губоногие — хищники, и им свойственно внекишечное пищеварение. Жертву прокусывают ногощелкостями и умерщвляют ядом. В ранку жертвы они вводят слюну, а затем полупереваренную жидкую пищу высасывают. В переднем отделе кишки имеется цедильный аппарат из длинных волосков. Средняя кишка длинная, а задняя короткая.

Выделительная система представлена 1—2 парами мальпигиевых сосудов, впадающих в заднюю кишку. Как и у кивсяков, у них имеется жировое тело, выполняющее запасную и экскреторную функции.

Строение кровеносной, нервной систем и органов чувств сходно с таковым у диплопод. Однако у них нет сдвоенных органов, как у диплопод.

Органы дыхания. Трахейная система губоногих более сложная, чем у других многоножек. Трахеи ветвятся и соединяются между собой перемычками. Ветви трахей опутывают все внутренние органы.

У большинства губоногих дыхальца размещаются на туловище через сегмент. Дыхальца отсутствуют на голове, ногощелкостном сегменте и на двух последних — половых сегментах. А у мухоловки (*Scutigera*) всего семь пар стигм.

Половая система. Губоногие раздельнополы. Гонады размещаются в передней части туловища, а их протоки открываются на заднем конце тела. Семенники бывают парные и непарные, а яичники всегда срастаются в непарную гонаду. Семяпроводы парные, а потом соединяются в

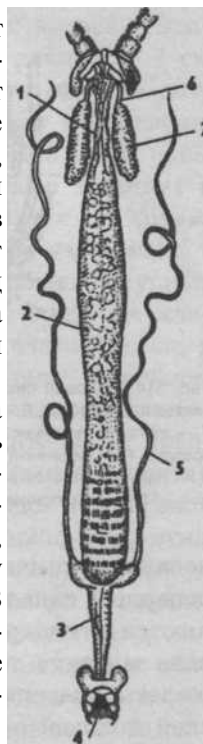


Рис. 313. Пищеварительная система костянки (по Иванову и Мончадскому): 1 — пищевод, 2 — средняя кишка, 3 — задняя кишка, 4 — анус, 5 — мальпигиев сосуд, 6, 7 — слюнная железа с протоком

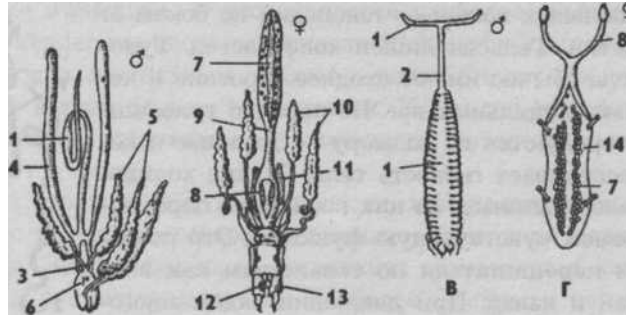


Рис. 314. Половая система губоногих и двупарноногих многоножек (из Догеля): А — мужская половая система Chilopoda, Б — женская половая система Chilopoda, В — мужская половая система Diplopoda, Г — женская половая система Diplopoda; 1 — семенник, 2 — семяпровод, 3 — парный участок семяпровода, 4 — семенной пузырек, 5 — придаточные железы, 6 — семяизвергательный канал, 7 — яичник, 8 — парный участок яйцевода, 9 — непарный участок яйцевода, 10 — женские придаточные железы, 11 — семяприемник, 12 — половое отверстие, 13 — половая ножка, 14 — половой мешок

непарный семяизвергательный канал. Яйцевод отходит от яичника как непарный канал, затем он раздваивается на два канала, которые соединяются в непарное влагалище, открывающееся половым отверстием на заднем конце тела. В мужской половой системе имеются придаточные железы, выделяющие секреты для образования сперматофоров. К женской половой системе могут относиться семяприемники и придаточные железы (рис. 314).

Размножение сперматофорное, или наружно-внутреннее. Самец губоногих в период размножения выделяет паутинку из паутинных желез на нижних челюстях и растягивает ее на почве или в ходах. Затем он откладывает на паутинку сперматофор в присутствии самки. Самка переползает через паутину и захватывает сперматофор гоноподиями. Самки откладывают яйца и часто проявляют инстинкт заботы о потомстве.

Развитие губоногих может быть прямым, как, например, у сколопендры. В этом случае из яиц выходят молодые особи с полным числом сегментов и пар ног. Чаще же наблюдается анаморфоз, когда отродившаяся молодежь многоножек имеет меньшее число сегментов и ног по сравнению со взрослыми особями. По мере роста и линек число сегментов и пар ног увеличивается.

Классификация. К губоногим относится несколько отрядов. Наиболее часто встречаются в средней полосе и на юге представители отрядов: геофилов (*Geophilomorpha*) и костянок (*Lithobiomorpha*). Они обитают в почве, под корой, камнями и могут проникать глубоко в почву. Геофилы рода *Geophilus* — очень тонкие и длинные многоножки с большим количеством ног, от 31 до 177 пар. Питаются различными мелкими почвенны-

ми беспозвоночными, но нередко нападают на дождевых червей, высасывая из них кровь. Большинство геофилов нашей фауны длиной 3—4 см. Но на юге Средней Азии встречаются крупные виды, достигающие длины 15 см. Любопытно, что некоторые геофилы на морских побережьях временно охотятся в море в зоне прилива. Костянки, или литобиусы (*Lithobius*), имеют более короткое тело с длинными ногами и живут в почве, пнях. Число пар ног у них равно 15. Они охотятся по ночам, обычно на поверхности почвы. Пищей им служат различные насекомые.

Отряд сколопендр (*Scolopendromorpha*) включает наиболее крупных представителей класса. Сколопендры обитают в широтах с теплым климатом. Они встречаются в южных районах европейской части России, в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Это ночные хищники, охотящиеся за крупными насекомыми и нападающие даже на мелких позвоночных животных. Укус сколопендры смертелен для их жертв, но не представляет серьезной опасности для здоровья человека. Самая ядовитая сколопендра — *Scolopendra gigantea*, обитающая на Ямайке и в Южной Америке. Она достигает 26 см в длину. Нападает на ящериц, жаб, птиц. На юге обычна кольчатая сколопендра (*Scolopendra eingulata*) длиной до 10 см. Днем она скрывается под камнями, а ночью охотится за насекомыми. Этот вид размножается партеногенетически. Среди сколопендр особое семейство представляют слепые сколопендры, перешедшие к обитанию в скважинах почвы. Они экологически сходны с костянками и геофилами. Они слепы, покрыты хетами, неядовиты для человека. Задние ноги у них хватательные.

К губоногим относится еще отряд мухоловок, или скутигер (*Scutigermorpha*). Они теплолюбивы и живут в южных широтах. У них длинные ноги, и они могут бегать по вертикальным плоскостям стен домов и по деревьям.

В противоположность другим губоногим со скрытым сумеречным образом жизни, скутигеры охотятся днем и у них более, чем у других видов, выражены приспособления к жизни на суше. Так, у них хорошо развиты эпикутикула и трахейная система. Это самые быстробегающие формы многоножек, охотящиеся за летающими насекомыми. У нас обычен вид обыкновенная мухоловка (*Scutigera coleoptrata*).

Филогенетические отношения и экологическая радиация в надклассе многоножек

Все существующие классы многоножек — результат радиации общей предковой группы. Каждый современный класс многоножек обладает особым комплексом плезиоморфных (исходных) и апоморфных (эволюци-

онно продвинутых) особенностей. К числу плезиоморфных признаков многоножек можно отнести: олигомерность и гомономность туловищных сегментов; одноветвистые усики; три пары челюстей; полный состав ходильных ног на всех туловищных сегментах, кроме последнего; парность гонад и их протоков. Эти признаки, по-видимому, были свойственны гипотетическим предкам многоножек.

Среди современных многоножек ближе всех к предкам представители класса *Symphyla*. Это мелкие олигомерные многоножки со скрытым образом жизни и менее специализированные к жизни на суше. У них сохраняются такие плезиоморфные признаки, как цельная голова, одноветвистые усики, три пары челюстей, гомономная сегментация туловища. Чертами специализации симфилов к сапрофагии и скрытому образу жизни в подстилке являются: гнатохиларий из сросшихся максилл на последнем головном сегменте, паутинные железы на церках, коксальные органы у основания ходильных ног для дополнительного дыхания.

Остальные классы многоножек эволюционно более продвинутые и развивались от предковых форм по следующим основным путям.

Классы *Paucipoda* и *Diplopoda* — сапрофаги и имеют много общих черт в строении. Они, по-видимому, представляют две ветви одного филогенетического ствола, происходящего от общих предков многоножек. Но *Paucipoda* претерпели регресс в связи с резким уменьшением размеров и переходом к существованию в мельчайших почвенных скважинах. *Diplopoda* развивались, наоборот, по пути увеличения размеров, образования диплосомитов, развития защитных свойств и приспособлений к жизни на поверхности почвы и в подстилке.

Особую ветвь эволюции представляют многоножки *Chilopoda*, которые развивались прогрессивно как активные хищники. У многих из них наиболее хорошо развиты приспособления к жизни на суше.

О независимости эволюционного развития всех классов многоножек свидетельствуют неповторимые в каждом из них варианты сегментации тела, ротового аппарата, трахейной и половой систем.

Экологическую радиацию многоножек можно представить следующим образом. От исходных форм, близких по облику к симфилам, с полускрытым образом жизни в верхнем слое почвы во влажных условиях происходила радиация в нескольких направлениях. Они специализировались к обитанию на поверхности почвы, приобретая ярко выраженные приспособления к жизни на суше: плотные покровы, эпикутикулу, развитую трахейную систему. По такому пути экологической эволюции параллельно развивались группы сапрофагов, как большинство диплопод и хищников, как сколопендры. Они отличаются между собой по типу пере-

движения, питания и способам защиты, что отразилось на их адаптивном облике. Другие многоножки специализировались к обитанию либо в мелких скважинах почвы (пауโรปоды), либо в узких ходах и трещинах, или в плотных слоях подстилки, как кивсяки — броненосцы. Частный случай специализации представляют морские геофилы, перешедшие из влажной почвы к частичному обитанию в море.

Значение многоножек в природе. Большинство многоножек — сапрофаги, и они имеют существенное значение в почвообразовании. Особенно велика роль кивсяков в разложении растительных остатков. Они встречаются преимущественно в лесных ландшафтах. В южных засушливых районах нашей страны, где мало дождевых червей, их функцию в переработке растительных остатков выполняют в значительной степени кивсяки. Так, в лесных полосах степной зоны плотность кивсяков составляет примерно 200 экземпляров на 1 м² почвы. Много кивсяков в лесах Крыма, Кавказа.

Губоногие многоножки-хищники важны как регуляторы численности почвенных и напочвенных беспозвоночных.

Кроме того, многоножки представляют объект питания для более крупных животных. Ими активно питаются хищные жуки, рептилии, птицы, насекомоядные млекопитающие.

Все это свидетельствует о существенном биологическом значении многоножек в наземных экосистемах.

Темы для обсуждения

1. Отличительные особенности трахейных от других подтипов членистоногих.
2. Приспособления трахейных к жизни на суше.
3. Признаки примитивности в организации многоножек.
4. Сходство и различие в организации классов многоножек.
5. Отличительные особенности внешнего и внутреннего строения диплопод и хилопод в связи с приспособлениями к разному образу жизни.
6. Типы размножения и развития многоножек.
7. Представители многоножек. Их биологическое значение в природе.
8. Филогенетические отношения в надклассе многоножек.
9. Экологическая радиация многоножек.

Надкласс Шестиногие (Hexapoda)

Шестиногие, как и многоножки, относятся к подтипу трахейных (Tracheata) и обладают общими с ними особенностями: трахейным дыханием и строением головы, состоящей из акрона и четырех сегментов, наличием на голове одной пары антенн и трех пар челюстей.

В отличие от многоножек, у шестиногих туловище подразделено на трехчлениковую грудь с тремя парами ходильных ног и брюшко без развитых конечностей. В составе ротового аппарата у шестиногих вторые максиллы образуют непарную пластинку — нижнюю губу, в то время как у многоножек вторые максиллы сохраняют парное строение или образуют гнатохиларий, а в некоторых группах отсутствуют. Глаза у шестиногих могут быть простыми или фасеточными, но не ложнофасеточными, как у многих многоножек.

Ранее шестиногих относили к одному классу насекомых (Insecta), но затем выяснилось, что эта группа неоднородна по уровню организации. В 1956 г. на Международном энтомологическом конгрессе было принято решение о разделении насекомых на два подкласса, а затем и на два класса: Insecta — Entognatha — Скрыточелюстные насекомые и Insecta — Ectognatha — Открыточелюстные насекомые.

Класс Насекомые скрыточелюстные (Insecta — Entognatha)

Это примитивные бескрылые шестиногие, у которых грудной отдел тела слабо обособлен от брюшного. Ротовой аппарат скрыт в головной капсуле. У них боковые стенки ротовой полости срослись с нижней губой, образуя глубокую полость, в которой находятся функционирующие челюсти: мандибулы и максиллы. На голове у большинства скрыточелюстных расположены усики, могут присутствовать простые глазки. На брюшке нередко развиты двигательные придатки. Дыхание трахейное или только кожное.

К скрыточелюстным относятся следующие отряды: отряд Бессаяжковые (Protura), отряд Ногохвостки (Collembola) и отряд Двуххвостки (Diplura, рис. 315).

Отряд Бессаяжковые, или Протуры (Protura). Это очень мелкие скрытоживущие в почве шестиногие, длиной от 0,5 до 2 мм. Голова конической формы, без антенн и глаз. Ротовой аппарат скрытый и состоит из стилетообразных мандибул и маленьких максилл. Первая пара грудных ног более длинная, чем две последующие пары ходильных ног, направлены вперед и функционально заменяют антенны (рис. 315, А).

У протур сохраняются некоторые примитивные признаки: число брюшных сегментов достигает 12 (наибольшее в надклассе), а на первых

трех брюшных сегментах сохраняются рудименты брюшных ножек. С другой стороны, у протур в связи со скрытым образом жизни редуцированы органы чувств. У некоторых протур еще сохранились две пары дыхалец трахейной системы на средне- и заднегрудном сегментах, а большинству видов свойственно кожное дыхание. Размножение сперматофорное. Развитие протекает с анаморфозом, при котором в процессе линек личинок увеличивается число брюшных сегментов. Личинки первого возраста имеют девять брюшных сегментов, а затем их число возрастает до 12.

Протуры живут в лесной подстилке и питаются разлагающимися органическими остатками.

Отряд Ногохвостки, или Коллемболы (Collembola). В этот отряд входят мелкие и среднего размера энтогнаты (от 0,2 до 10 мм, рис. 315, Г, Д, Е, Ж)

Коллемболы характеризуются следующими основными особенностями. На голове у них имеются 4—6-члениковые антенны, нередко присутствуют простые глазки. Ротовой аппарат скрытый, грызущего типа, у некоторых видов ротовые части стилетообразные. Три пары грудных ног сходного строения. Брюшко шестичлениковое, нередко слитное, с прыгательной вилкой, представляющей видоизмененные брюшные конечности (рис. 315). Кроме вилки на брюшке у ногохвосток имеется брюшная трубка. Вилочка и брюшная трубка — приспособления к прыжкам. В спокойном состоянии вилочка у коллембол подогнута под брюшко. При прыжке вилка распрямляется, тело отталкивается от субстрата и совершает скачок вперед. При опускании на субстрат коллемболы прикрепляются при помощи брюшной трубки, которая функционирует как присоска. У коллембол отсутствуют мальпигиевы сосуды и трахейная система. Размножение сперматофорное. Развитие прямое, без метаморфоза.

Известно около 2 тыс. видов коллембол, образующих ряд семейств. В нашей стране отмечено более 300 видов коллембол.

Семейство онихиурид (Onychiuridae) — постоянные обитатели почвы. Это белые ногохвостки с членистым гибким телом с редуцированной прыгательной вилкой (рис. 315, Е). Их часто можно видеть в теплицах, в цветочных горшках с комнатными растениями. При поливе растений они часто выходят на поверхность почвы.

Семейство сминтуров (Sminthuridae) — поверхностные обитатели почвы и часто встречающиеся на стволах деревьев и травянистых растениях. Это хорошие прыгуны. У сминтуров компактное короткое тело со слившимися сегментами брюшка и с хорошо развитой прыгательной вилкой.

Экологическое многообразие коллембол велико. Среди них встречаются поверхностные обитатели растений и почвы, нередко с пестрой окраской (Orchesella, Entomobria). На поверхности воды в пресноводных

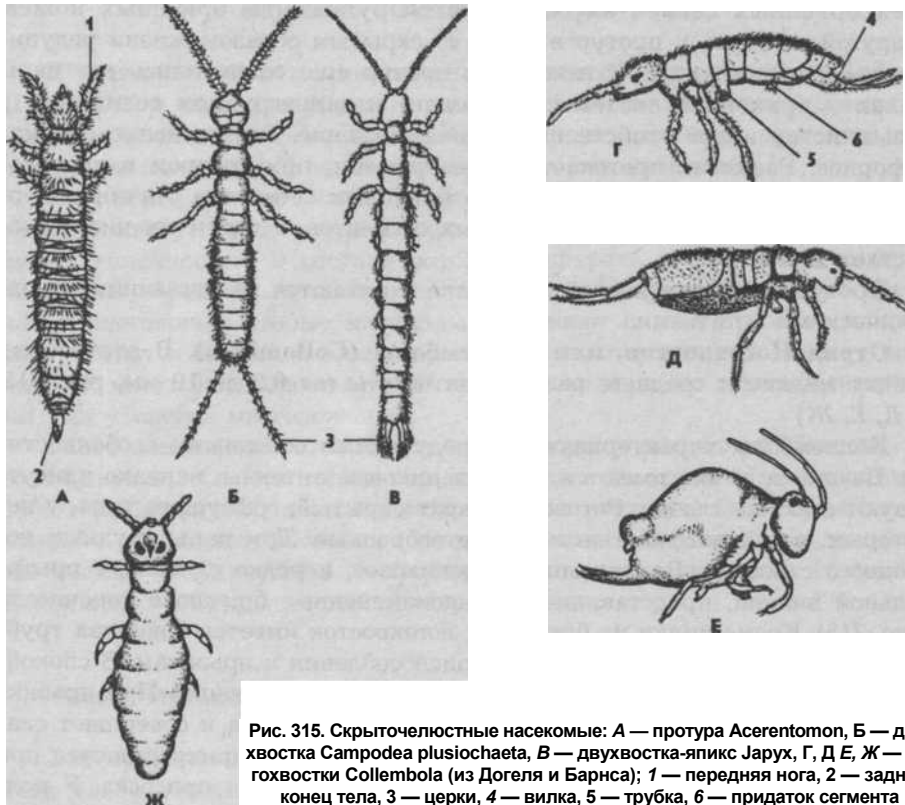


Рис. 315. Скрыточелюстные насекомые: А — протура *Acerentomon*, Б — двуххвостка *Campodea plusiochaeta*, В — двуххвостка-япикс *Jarux*, Г, Д Е, Ж — ногохвостки *Collembola* (из Догеля и Барнса); 1 — передняя нога, 2 — задний конец тела, 3 — церки, 4 — вилка, 5 — трубка, 6 — придаток сегмента

водоемах в массе встречаются прыгающие коллемболы — *Podura*. Коллемболы распространены даже в Арктике и в холодных пещерах.

Коллемболы питаются растительными остатками, почвенными грибами, водорослями и играют существенную роль в круговороте веществ в природе. Экспериментально доказана их роль в почвообразовании.

Отряд Двуххвостки (Diplura). Это скрытоживущие, слепые, мелких и средних размеров энтогнаты с длинным гибким телом. Двуххвостки ведут хищный образ жизни. Они быстро передвигаются по скважинам, ощупывая путь длинными многочлениковыми усиками. На заднем конце тела у них имеются чувствующие придатки — церки, которые у некоторых видов видоизменены в клешневидные органы (рис. 315, В). Ротовой аппарат внутренний, с саблевидными мандибулами. Ноги длинные бегательные. Брюшко 10-члениковое. На первых семи брюшных сегментах расположены парные грифельки — рудименты брюшных ног, которые служат как бы опорными «полозьями» при движении. Рядом с грифельками имеются

выпячивающиеся мешочки — коксальные органы, имеющие значение в кожном дыхании. Трахейная система развита. Обычно имеется три пары дыхалец на груди. Размножение сперматофорное. Развитие прямое или по типу протоморфоза — с элементами метаморфоза.

Известно около 400 видов двухвосток. Широко распространены два семейства: семейство Камподаиды (Camptodeidae) с длинными членистыми церками и семейство Япигиды (Japigidae) с клешневидными церками. Встречаются в почве, под корой, в листовом опаде.

Класс Насекомые открыточелюстные (Insecta-Ectognatha)

Насекомые открыточелюстные — основной класс шестиногих (Hexapoda). Как и у всех шестиногих, тело насекомых подразделяется на голову с усиками и тремя парами ротовых конечностей, трехсегментную грудь с тремя парами ног и брюшко, лишенное развитых конечностей. Дыхание трахейное.

В отличие от класса Insecta-Entognatha, у насекомых ротовой аппарат открытый, отсюда название класса — Insecta-Ectognatha. У большинства насекомых имеются развитые крылья на средне- и заднегруди и сложные фасеточные глаза на голове. Рудименты брюшных ножек модифицированы в половые придатки на заднем конце тела. Но у низших насекомых могут присутствовать и грифельки — рудименты брюшных ножек.

Насекомые достигли высокого прогресса среди трахейнодышащих и всех членистоногих. Это связано с их высокоразвитыми адаптациями к жизни на суше. По сравнению с многоножками и скрыточелюстными насекомые претерпели широкую экологическую радиацию, захватив самые разнообразные экологические ниши на суше. Некоторые из них вторично перешли в воду и играют существенную роль в пресноводных биоценозах.

Решающее значение в освоении суши насекомыми сыграли их адаптации в строении покровов, морфофункциональных особенностях выделительной, трахейной систем, в совершенствовании и функциональном многообразии органов движения — ног, ротовых аппаратов и появлении органов полета — крыльев. Кроме того, особенности эмбрионального и постэмбрионального развития насекомых обеспечили им большую независимость от факторов сухопутной среды обитания. В отличие от прочих трахейнодышащих, насекомые смогли значительно расширить свои экологические возможности.

Всего известно около 1 млн. видов насекомых. Однако эта цифра, по-видимому, занижена. Некоторые энтомологи считают, что число видов насекомых достигает 2 и даже 3 млн. Ежегодно описывают десятки и

даже сотни новых видов насекомых. И потому очевидно, что классификация насекомых еще не завершена.

Это самая процветающая группа животных на Земле как по числу видов и особей, так и по широте пространственного распределения и экологической дифференциации.

Внешнее строение. Тело насекомых подразделено на три отдела: голову, грудь и брюшко (рис. 316). Размеры тела варьируют от 1—2 мм до 15—30 см.

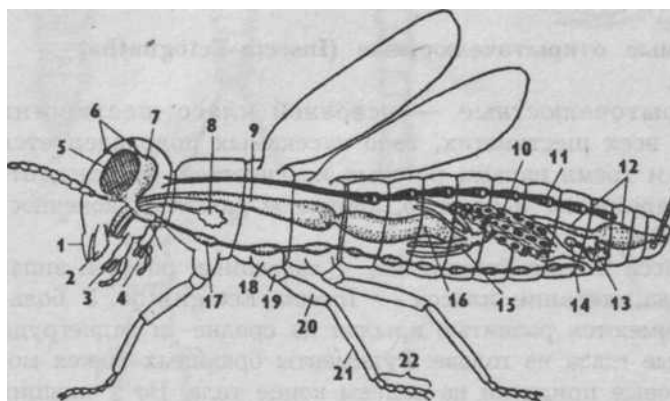


Рис. 316. Схема организации крылатого насекомого (по Хадорну): 1 — верхняя губа, 2 — мандибулы, 3 — максиллы, 4 — нижняя губа, 5 — глаза фасеточные, 6 — глазки простые, 7 — мозг, 8 — слюнная железа, 9 — зуб, 10 — яичник, 11 — сердце, 12 — задняя кишка, 13 — придаточные железы, 14 — семяприемник, 15 — мальпигиевы сосуды, 16 — средняя кишка, 17 — брюшная нервная цепочка, 18 — тазик, 19 — вертлуг, 20 — бедро, 21 — голень, 22 — лапка

Голова слитная и состоит из акрона и четырех сегментов. Однако в последнее время принято считать, что акрон насекомых — сложное образование, состоящее из собственно предротовой лопасти и двух сегментов (антеннального и губного). В этом случае можно считать, что голова насекомого состоит из головной лопасти и шести сегментов.

На голове находятся антенны — придатки акрона и три пары челюстей: мандибулы — конечности второго головного сегмента, максиллы — конечности третьего сегмента и непарная нижняя губа, образованная в результате слияния второй пары максилл — конечностей четвертого сегмента. Первый головной сегмент интеркалярный, или вставочный, слабо развит и лишен конечностей.

На голове взрослых насекомых расположены сложные фасеточные глаза и 1—3 простых глазка. Три пары челюстей насекомых образуют ротовой аппарат открытого типа. В состав ротового аппарата входит также верхняя губа, представляющая подвижную пластинку на переднем крае головы. Верхняя губа прикрывает челюсти сверху. У некоторых насекомых в состав ротового аппарата может входить еще непарный вырост глотки — гипофаринкс, или «язычок».

Усики (антенны) — членистые придатки, отходящие от лицевой поверхности головы, обычно между глаз. Усики — органы осязания и обо-

нения. Они могут быть нитевидными, четковидными, гребневидными, булавовидными, перистыми и др.

Ротовые части насекомых, представленные тремя парами конечностей, также весьма разнообразны. Различают грызущий, грызуще-лижущий, колюще-сосущий, сосущий и лижущий ротовые аппараты.

Первичным типом ротового аппарата у насекомых, по-видимому, следует считать грызущий (рис. 317). Подобный тип ротового аппарата свойствен низшим трахейным: многоножкам и низшим группам шестиногих. От грызущего типа ротового аппарата с наиболее полным составом ротовых частей прослеживаются морфологические переходы к другим специализированным типам ротовых аппаратов. Существуют и онтогенетические доказательства примитивности грызущего ротового аппарата, который наблюдается у личинок всех насекомых, развивающихся с полным метаморфозом. Так, у многих насекомых со специализированным ротовым аппаратом (бабочек, мух, пчел) личинки имеют грызущие ротовые части.

Грызущий ротовой аппарат свойствен тараканам, прямокрылым, жукам и другим насекомым (рис. 317, *A*). В состав грызущего аппарата входят: верхние челюсти — мандибулы жующего типа с зубцами на внутренней поверхности, максиллы, состоящие из двух базальных члеников (кардо), стволика (стипеса), челюстных щупиков и двух жевательных лопастей (наружной и внутренней), и нижняя губа, состоящая из сросшейся второй пары нижних челюстей. Базальная пластинка нижней губы — подподбородок соответствует кардо максилл. Причлененный к подподбородку подбородок гомологичен стипесу максилл. Нижнегубные щупики соответствуют щупикам нижних челюстей, а две пары язычков — жевательным лопастям максилл. Сверху грызущий ротовой аппарат прикрыт верхней губой.

Остальные типы ротовых аппаратов насекомых — производные от грызущего. Это связано с переходом к питанию жидкой пищей.

Среди специализированных ротовых аппаратов насекомых наименее измененным по сравнению с грызущим является грызуще-лижущий, или лакающий, ротовой аппарат пчелиных (пчелы, шмели). Ротовой аппарат пчелиных приспособлен для высасывания нектара из цветков. Эту функцию выполняет длинный хоботок, состоящий из вытянутых максилл и нижней губы. Жевательные лопасти максилл превращены в вытянутые заостренные к вершине лопаточки, а нижнечелюстные щупики редуцированы. Основную функцию слизывания нектара выполняет длинный язычок, образованный внутренними парными язычками нижней губы. Нижнегубные щупики длинные, прилегающие к язычку. Хоботок действует по типу капиллярной системы. Верхние челюсти пчелиных грызущего типа. При помощи мандибул пчелы строят соты и разжевывают пальцу.

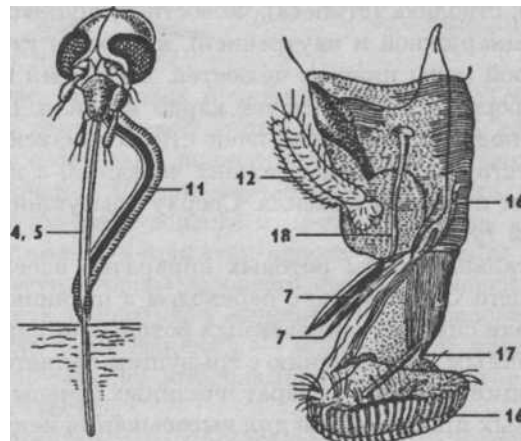
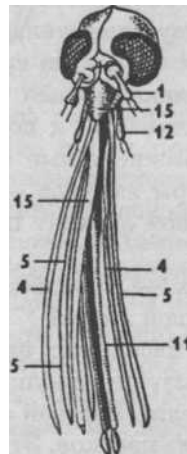
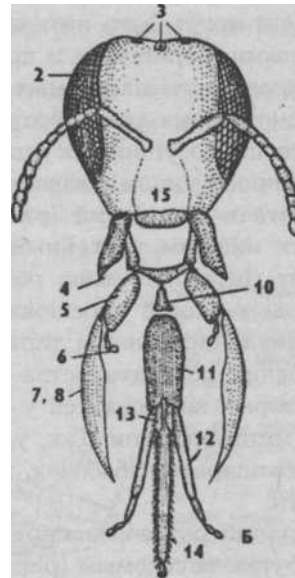
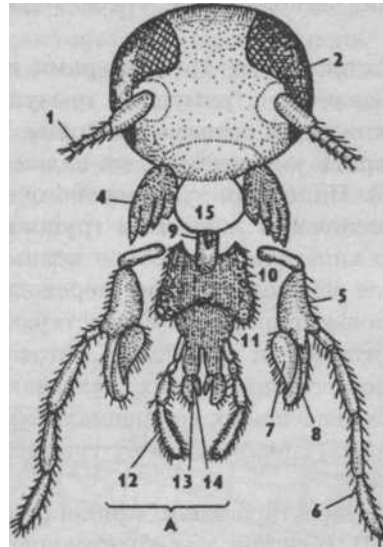


Рис. 317. Ротовые аппараты насекомых (из Хадорна): А — грызущий у таракана, Б — грызуще-лижущий у пчелы, В, Г — колюще-сосущий у комара, Д — лижущий у мухи; 1 — антенны, 2 — глаза сложные, 3 — глазки простые, 4 — мандибулы, 5 — ствол максилл, 6 — челюстной щупик, 7, 8 — нижние челюсти, жевательные лопасти. 9 — сочленение, 10 — подподбородок, 11 — подбородок нижней губы, 12 — губной щупик, 13, 14 — язычок, 15 — верхняя губа, 16 — нижняя губа, 17 — сочленение с лопастями, 18 — слюнные протоки

Более специализирован ротовой аппарат кровососущих комаров — колюще-сосущий (рис. 317, В, Г). В состав колюще-сосущего хоботка входят все элементы ротового аппарата. Колющую часть хоботка составляют пять длинных иглоочек (мандибулы, максиллы и гипофаринкс). Иглы вкладываются в желоб вытянутой нижней губы. Сверху желоб прикрыт длинной верхней губой, которая срослась в тонкую трубочку. При укусе комар прокалывает кожу жертвы иглами хоботка, а по трубочке верхней губы как по капилляру кровь поднимается к ротовому отверстию. Нижняя губа при этом коленчато изгибается, упирается в субстрат и служит опорой колющей части хоботка, погруженной в покровы (рис. 317, Г).

У клопов ротовой аппарат сходного типа. Колющую часть аппарата составляют верхние и нижние челюсти, а нижняя губа членистая с желобом, в который вкладываются, как в ножны, челюсти.

Сосущий ротовой аппарат характерен для бабочек, высасывающих нектар из цветков с глубокими нектарниками (рис. 318). Это один из самых специализированных ротовых аппаратов у насекомых. От всего состава ротовых частей здесь сохранились лишь нижние челюсти, образующие длинный спирально закрученный хоботок. При этом мандибулы редуцировались, а нижняя губа с опущенными щупиками превратилась в органы обоняния.

Лижущий ротовой аппарат мух относится к числу самых специализированных аппаратов насекомых (рис. 317, Д). У мух имеется хоботок, при помощи которого они слизывают жидкую пищу, в том числе и нектар. Хоботок образован нижней губой с фильтрующими лопастями на конце. Муха способна высасывать жидкость или отфильтровывать ее из смеси с твердыми частицами. На хоботке имеется желобок, прикрытый верхней губой. В желобке расположен язычок — гипофаринкс, способствующий сосанию. Остальные ротовые части рудиментарны. У хищных и кровососущих мух помимо лижущей губы имеются режущие челюсти.

Рис. 318. Сосущий ротовой аппарат бабочки (по Веберу): А — голова бабочки с хоботком, Б — участок хоботка на поперечном разрезе; 1 — основание усиков, 2 — верхняя губа, 3 — нижнегубной щупик, 4 — нижняя губа, 5 — хоботок — нижние челюсти, 6 — глаз, 7 — нижние челюсти, 8 — соединение челюстей, 9 — полость хоботка, 10 — трахеи, 11 — мускулатура хоботка



У некоторых насекомых ротовой аппарат редуцирован и не функционирует, как, например, у имаго поденок. Взрослые стадии поденок живут всего несколько часов и выполняют лишь функцию размножения, после чего отмирают. Питание поденок происходит только на личиночной фазе развития.

Рассмотренные типы ротовых аппаратов свидетельствуют о широкой экологической радиации насекомых, а также и о конвергенции в строении ротовых аппаратов в связи со сходством в способах питания у некоторых групп насекомых. Так, у всех насекомых, питающихся жидкой пищей, имеется хоботок, но построен он по-разному в разных отрядах. У бабочек хоботок образован нижними челюстями, у мух — нижней губой, у пчел — нижними челюстями и нижней губой, а у комаров, клопов — всеми ротовыми частями.

Грудь насекомых состоит из трех сегментов: передне-, средне- и заднегруди. Это локомоторный отдел тела. К груди причленяются три пары ног, а у крылатых насекомых еще и две пары крыльев. Каждый грудной сегмент имеет сложное строение из чередующихся склеритов и участков мембран, что обеспечивает его прочность и подвижность. Различают спинные склериты (тергиты), брюшные (стерниты) и боковые (плевриты). Хитиновые покровы груди образуют внутренние впячивания — эндоскелет, к которым прикрепляются мышцы ног и крыльев.

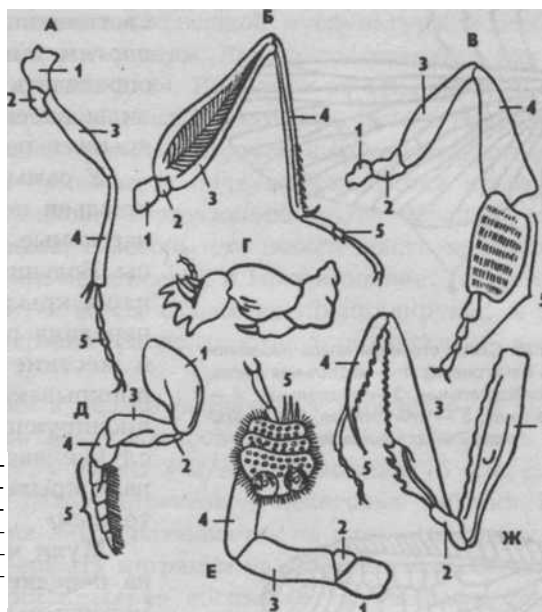
Конечности насекомых состоят из пяти отделов: базального членика — тазика (соха), вертлуга (trochanter), бедра (femur), голени (tibia) и лапки (tarsus), состоящей из нескольких члеников, последний из которых заканчивается одним или двумя коготками (рис. 319).

В зависимости от выполняемой функции ноги насекомых могут быть бегательными, ходильными, копательными, хватательными, прыгательными, плавательными, присасывательными. Каждый тип конечностей характеризуется спецификой морфологических особенностей.

Ноги насекомых представляют собой самые совершенные органы движения среди конечностей всех членистоногих. Причленение ног у насекомых смещено к брюшной стороне, что определяет приподнятость тела над субстратом. Многочлениковые ноги насекомых с 4—5 суставами обеспечивают успех передвижения по сложному микрорельефу. Большим преимуществом ног насекомых является образование лапки, состоящей из 3—5 члеников. Лапка функционально соответствует стопе сухопутных позвоночных животных. Опушенность нижней стороны лапок, а также особые присоски под коготками у некоторых видов дают насекомым возможность передвигаться не только по вертикальным поверхностям, но и вниз спиной и вверх ногами (например, движение мухи по потолку).

В пределах класса насекомых прослеживается переход от относительно примитивных конечностей, едва приподнимающих тело над суб-

Рис. 319. Конечности насекомых (из Натальи): А — бегательная, Б — прыгательная, В — собирательная с корзиночкой (пчела). Г — копательная, Д — плавательная, Е — присасывательная, Ж — хватательная; 1 — тазик, 2 — вертлуг, 3 — бедро, 4 — голень, 5 — лапка



стратом, например у первичнобескрылых чешуйниц, до специализированных и совершенных ног у многих жуков, двукрылых.

Исходный тип ног у насекомых — это ходильные и бегательные. От них прослеживаются морфологические переходы к специализированным типам ног — копательным, хватательным, плавательным и др. Крылья — характерное приспособление к полету у насекомых. Обычно крыльев две пары, которые расположены на средне- и заднегруди. Они представляют собой складки стенки тела. Крыло состоит из двух слоев кожи, покрытых кутикулой, и узкой полости между ними. В толще крыла проходят каналы с трахеями, нервами и лакунами полости — миксоцеля. Они образуют жилки. Крылья закладываются мягкими складками на стадии куколки. У насекомых, выходящих из куколки, по жилкам крыльев нагнетаются гемолимфа и воздух по трахеям. В результате крылья расправляются. После затвердевания покровов крыло омертвевает и представляет собой пластинку, приводимую в движение специальной крыловой мускулатурой. Жилки крыльев выполняют функцию опорной конструкции. Различают продольные жилки: костальную, субкостальную, радиальную, медиальную, кубитальную, анальную и югальную (рис. 320). Продольные жилки, кроме костальной, могут ветвиться. Между ними часто имеются поперечные жилки, которые ограничивают участки крыла, называемые ячейками. Ячейки имеют специальные названия, как и жилки. Строение крыльев и жилкование — важный

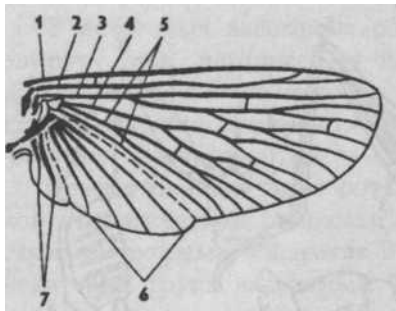


Рис. 320. Схема строения крыла насекомого (из Кенигсмена): 1 — костальная жилка, 2 — субкостальная, 3 — радиальная, 4 — медиальная, 5 — кубитальная, 6 — анальная, 7 — югальные жилки

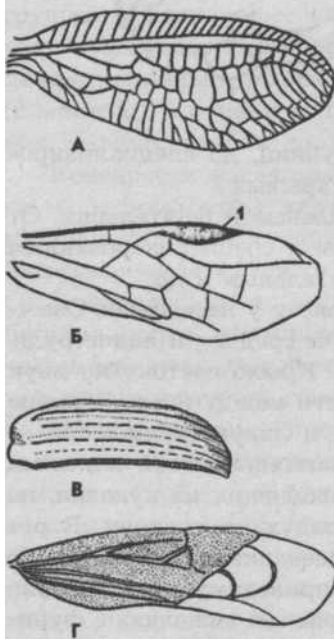


Рис. 321. Типы крыльев у насекомых (по Веберу): А — сетчатое (переднее крыло золотоглазки), Б — перепончатое (переднее крыло пилильщика), В — жесткое надкрылье жука, Г — полужесткое крыло клопа; 1 — птеростигма

систематический признак. По особенностям жилкования крыльев можно определять отряды, семейства, роды и виды насекомых. Разнообразие типов крыльев показано на рис. 321.

У самых примитивных насекомых крыльев нет. Это первичнобескрылые насекомые. К ним относятся чешуйницы. Большинство насекомых имеет две пары крыльев. В некоторых отрядах передняя пара крыльев превращается в жесткие пластинки — надкрылья, прикрывающие в покое задние функционирующие крылья (жуки). В этом случае насекомые летают на задней паре крыльев. Их относят к «заднемоторным».

Мухи и комары, наоборот, летают на передней паре крыльев («переднемоторные»), а задняя пара крыльев у них редуцирована и превратилась в жужжальца. У высших насекомых из отрядов перепончатокрылых и бабочек передние и задние крылья скрепляются между собой и образуют как бы только два функциональных крыла.

По способу прикрепления крыльев к телу и типу движения среди насекомых различают древнекрылых насекомых и новокрылых. У первых крылья движутся в одной вертикальной плоскости (вверх-вниз). Крылья у второй группы насекомых при полете вращаются вокруг оси и их вершина описывает восьмерку (пчелы). У некоторых насекомых крылья редуцированы, и их называют вторичнобескрылыми. К ним относятся многие паразиты: вши, клопы, блохи. Но бескрылость развивается и по другим экологическим причинам. Бескрылы пещерные, некоторые почвенные насекомые, обитатели гнезд муравьев и термитов и т. д.

Полет обеспечивается движением крыловой мускулатуры и особенностями причленения крыльев к тергитам. Крыло представляет как бы двуплечий рычаг с разной длиной плеч. Недалеко от основания крыла имеется вырост боковой пластинки тела, на который крыло опирается. Дорзовентральные пучки мышц приводят к опусканию тергита, который давит на короткое плечо и приводит к подъему пластинки крыла. И наоборот, подъем тергита приводит к опусканию крыла. Мышцы, прикрепленные к основанию крыла, способны его поворачивать вдоль продольной оси. При движении крыльев вперед и вниз возникает подъемная сила, а при движении назад и вверх создается пропеллирующий эффект. В первом положении крылья располагаются горизонтально, а при втором — вертикально.

Скорость взмахов крыльев в полете различна: у бабочек 5—9 взмахов в секунду, у пчелы около 200, у комаров-звонцов 1000. Скорость полета также сильно варьирует: у пчелы 3 м/с, у бражников 15 м/с. Длительные перелеты способны делать стрекозы и некоторые бабочки. Например, олеандровый бражник летом развивается на юге — в Крыму, на Кавказе, а осенью может совершать миграции на север до Прибалтики.

Проблема происхождения крыльев обсуждается учеными давно. Наиболее принятая концепция происхождения крыльев из паранотальных выростов кожи на грудных сегментах. У некоторых ископаемых насекомых паранотальные выросты образовывались на трех грудных сегментах и служили для парения при прыжках с растений вниз. Из таких разросшихся выростов в дальнейшем могли образовываться крылья.

Брюшко — третий отдел тела насекомых — основноеместилище внутренних органов. Число сегментов брюшка варьирует. Максимальное число сегментов — 10 характерно для низших отрядов насекомых и для личинок насекомых с полным превращением. В целом наблюдается тенденция к олигомеризации сегментов. У некоторых мух число сегментов равно всего лишь 4—6. Брюшко насекомых лишено конечностей. Однако у некоторых имеются рудименты конечностей, выполняющие другие функции. У чешуйниц (*Thysanura*) имеются на всех сегментах придатки — грифельки, на которых брюшко волочится по субстрату, как на полозьях санок. Одна пара задних грифельков имеется у тараканов. Членистые придатки заднего сегмента — церки — также производные конечностей. Имеются доказательства, что яйцеклады многих насекомых представляют собой видоизмененные конечности трех последних сегментов, например яйцеклад у кузнечиков, сверчков (рис. 322).



Кожно-мускульная система. Кожа насекомых представлена одним слоем клеток — гиподермой. Снаружи гиподерма выделяет кутикулу, а с внутренней стороны она подстилается базальной мембраной соединительнотканной природы (рис. 250).

Кутикула состоит из трех слоев. Наружный слой — эпикутикула — очень тонкий и содержит в своем составе липоиды и воскоподобные вещества. Наиболее хорошо развита эпикутикула у открытообитающих насекомых и слабее у скрытоживущих. Этот слой защищает тело насекомых от высыхания. Второй слой кутикулы — экзокутикула — имеет столбчатое строение, а третий — эндокутикула — слоистой структуры. Эти слои кутикулы во много раз толще эпикутикулы и представляют основу наружного скелета. Экзокутикула и эндокутикула в основном состоят из хитина и пропитаны белками, задубленными фенолами.

Хитиновая кутикула образует серию внутренних выростов — эндоскелет (тенторий), к которым изнутри прикрепляются мышцы и внутренние органы. Производными покровов могут быть: скульптурные образования — (бугорки, ямки, шипы) и более сложные — структурные (щетинки, волоски, шпоры). Волоски у насекомых в некоторых случаях преобразованы в чешуйки, например у бабочек на крыльях.

В гиподерме насекомых много желез. Это могут быть восковые железы, как у пчелы; пахучие, как у клопов; ядовитые, как у некоторых гусениц. Слюнные и паутинные железы также кожного происхождения.

Окраска покровов насекомых зависит от пигментов, которые могут содержаться в кутикуле или гиподерме. Основные пигменты насекомых — меланины, окраска которых варьирует от желтых и бурых до черных. Кроме того, распространены пигменты — каротиноиды и птерины желтых и красных тонов. Переливчатая и металлическая окраска зависит от структуры кутикулы и обусловлена интерференцией света.

Окраска насекомых имеет важное защитное значение. У одних насекомых наблюдается покровительственная окраска под цвет фона, на котором они обитают (зеленый кузнечик — на траве), у других, как у ядовитых и несъедобных видов, — предостерегающая окраска (красная божья коровка с черными пятнами), третьи имитируют окраску (мимикрия) под защищенные виды (муха-пчеловидка похожа на жалящую пчелу).

Мышечная система. Мышечная система насекомых дифференцирована. Различают скелетные мышцы, приводящие в движение тело и его придатки, и внутренностные, входящие в состав внутренних органов. Почти все мышцы насекомых поперечнополосатые.

Относительная сила мышц насекомых велика: они могут передвигать груз, в 14—25 раз превышающий массу их тела. Прыгающие насекомые (саранча, блохи) могут прыгать на расстояние, в сотни и тысячи раз превышающее длину их тела. Частота сокращений мышц может достигать

1000 раз в секунду. Интенсивность работы мышц насекомых объясняется высокой скоростью химических процессов в мышцах при условиях трахейного дыхания и способностью мышц отвечать несколькими сокращениями на один нервный импульс.

Пищеварительная система насекомых, как у всех членистоногих, состоит из трех отделов (рис. 323). Передняя кишка эктодермальная и выстлана кутикулой. У большинства видов этот отдел подразделяется на глотку, пищевод, нередко расширяющийся в зоб и мускульный желудок (проventрикулос). К переднему отделу кишечника примыкают 1—2 пары слюнных желез кожного происхождения. Первая пара желез вырабатывает пищеварительные ферменты. Вторая пара желез может видоизменяться в шелкоотделительные или паутинные железы — у гусениц бабочек. Протоки каждой пары слюнных желез соединяются в непарный канал, который открывается у основания нижней губы под выступом глотки — гипофаринксом. В переднем отделе кишечника происходят механическая обработка пищи и частичное переваривание под действием пищеварительных ферментов слюнных желез. В зависимости от типа питания строение этого отдела кишечника сильно варьирует. Так, у пчел имеется «медовый желудок» — слепой вырост зоба, в котором пчела накапливает **мед**, чтобы потом отложить его в соты. У некоторых мух зоб представляет слепой резервуар, связанный с пищеводом тонким каналом. Желудок растительноядных насекомых с крупными хитиновыми зубцами внутри, а у некоторых хищников с цедильным аппаратом из длинных волосков.

Средняя кишка энтодермальная; в ней происходит переваривание и всасывание пищи. На границе с передней кишкой средняя кишка часто образует слепые выросты — пилорические придатки, которые функционируют как пищеварительные железы, а также служат для всасывания переваренной пищи. В средней кишке непрерывно выделяется особая пленка — перитрофическая мембрана, обволакивающая пищу. Мембрана защищает стенки кишечника от механических повреждений и облегчает процесс проникновения пищеварительных ферментов в пищевой комок.

У разных насекомых в зависимости от пищевой специализации вырабатываются различные пищеварительные ферменты. Так, у плотоядных видов преобладают протеолитические ферменты, а у растительноядных видов переваривание клетчатки осуществляется за счет кишечных симбионтов (простейших и бактерий), способных выделять фермент целлюлазу. Например, в кишечнике у термитов, питающихся древесиной, обитает несколько десятков видов симбионтов, обеспечивающих переваривание пищи. Если кишечник термитов освободить от симбионтов (дефаунизировать), то они погибают.

На границе среднего и заднего отделов кишки впадают мальпигиевы сосуды (от 2 до 150) эктодермального происхождения.

Задняя кишка иногда дифференцируется на несколько участков: тонкую, толстую и прямую. В стенках прямой кишки находятся продольные валики — ректальные железы, которые обеспечивают наиболее полное всасывание влаги из экскрементов и экскретов, выделяемых через анальное отверстие.

Органы выделения насекомых, как у всех трахейных, представлены мальпигиевыми сосудами, впадающими в заднюю кишку. Основным продуктом выделения — кристаллы мочевой кислоты. У насекомых, живущих в воде или во влажных местах, мальпигиевых сосудов много (до 150), так как они выполняют дополнительную функцию осморегуляции. У видов, обитающих в аридных условиях, мальпигиевых сосудов всего 1—2 пары, а их слепые концы нередко прирастают к прямой кишке, что усиливает обратное всасывание воды из мальпигиевых сосудов в гемолимфу и более надежно обеспечивает экономию влаги в организме.

Дополнительно выделительную функцию выполняют почки накопления: клетки жирового тела и перикардиальные клетки, скопления которых располагаются вокруг сердца. Частично продукты обмена откладываются в покровную кутикулу, а затем при линьке личинок удаляются вместе с экзвием — сброшенной кутикулой.

Жировое тело у насекомых сильно развито и выполняет несколько функций. Главная функция жирового тела — это накопление запаса питательных веществ (жиров, белков и гликогена) и метаболической влаги. За счет этих энергетических веществ происходит интенсивный рост насекомых и сложный метаморфоз. Благодаря запасам питательных веществ насекомые могут долго обходиться без пищи и воды. Особенно это важно при переживании неблагоприятных условий сезона: зимовки или летней засухи. Некоторые паразиты, например постельные клопы, могут голодать несколько месяцев и жить за счет жирового тела. Дополнительной функцией жирового тела является накопление продуктов обмена (почка накопления). В клетках жирового тела накапливаются соли мочевой кислоты и другие экскреты. У некоторых насекомых, например жуков-светлячков, часть жирового тела видоизменяется в орган свечения. В нем содержится вещество люциферин, способное к свечению.

Кровеносная система насекомых незамкнутая. Кровь — гемолимфа — свободно циркулирует по полости тела, омывая все органы. Ее приводит в движение главный пульсирующий орган — сердце. Сердце насекомых расположено на спинной стороне и имеет форму мускулистой трубки, разделенной на камеры. На заднем конце сердце слепо замкнуто. Камер может быть восемь, но их число может сокращаться до одной. Каждая камера имеет пару боковых отверстий — остий с клапанами, обеспечивающими односторонний ток крови из полости тела в сердце. Между камерами имеются клапаны, открывающиеся только вперед (рис. 324).

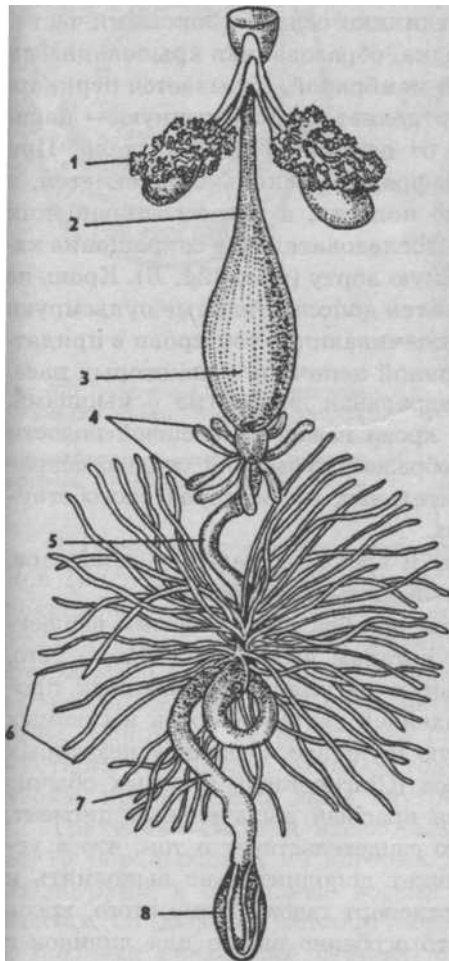


Рис. 323. Пищеварительная система черного таракана (по Веберу): 1 — слюнные железы, 2 — пищевод, 3 — зоб, 4 — пилорические придатки, 5 — средняя кишка, 6 — мальпигиевы сосуды, 7 — задняя кишка, 8 — прямая кишка

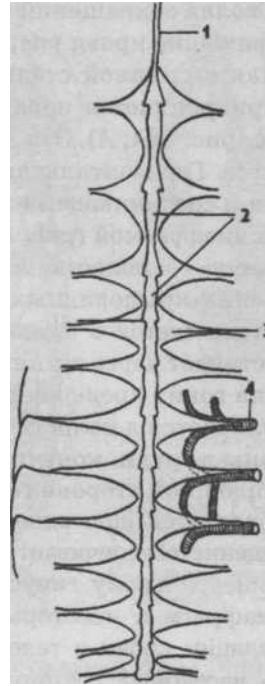


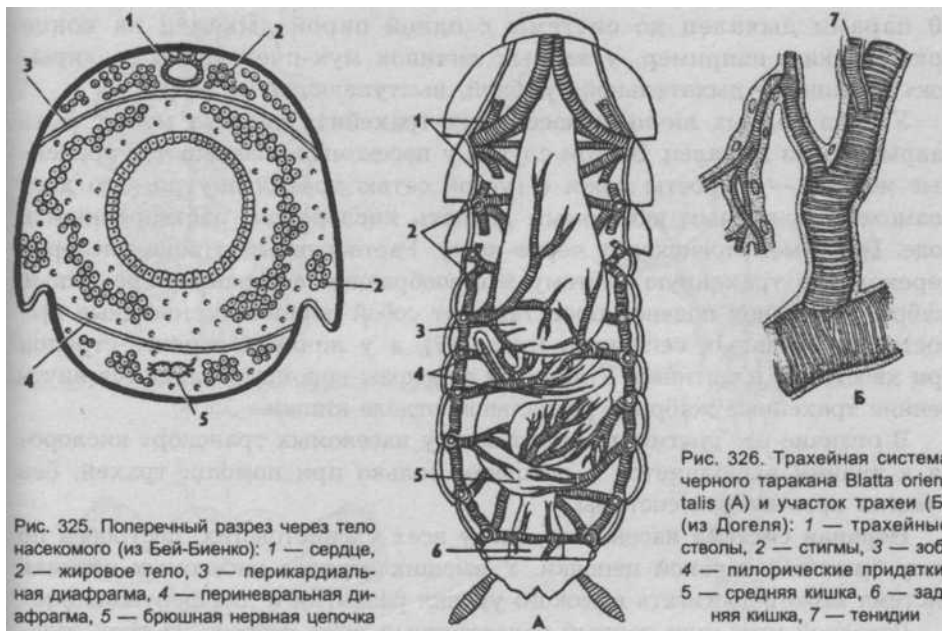
Рис. 324. Сердце таракана (А) и строение камер сердца (Б) (из Натали): 1 — аорта, 2 — камеры сердца, 3 — крыловидные мышцы сердца, 4 — трахея, 5 — остии камеры сердца открыты, 6 — остии камеры сердца закрыты, 7 — клапан между камерами закрыт, 8 — клапан между камерами открыт

Поэтому волна сокращений сердца от задней камеры к передней обеспечивает движение крови вперед. Сердце подвешено на коротких мышечных тяжах к спинной стенке тела (рис. 325). Снизу к каждой камере сердца прикрепляется пара крыловидных мышц, похожих на крылья или веера (рис. 324, *А*). Эти мышцы соединяют сердце с боковыми частями тергитов. Горизонтальная перегородка, образованная крыловидными мышцами и соединяющей их пористой мембраной, называется перикардиальной диафрагмой (рис. 325). Она отделяет околосердечную — перикардиальную — полость, или синус, от остальной полости тела. При расслаблении крыловидных мышц диафрагма несколько опускается, и кровь устремляется в околосердечную полость, а при их сокращении кровь поступает через остии в сердце. Последовательное сокращение камер сердца гонит кровь вперед в головную аорту (рис. 324, *Б*). Кровь из аорты изливается в полость тела. Имеются дополнительные пульсирующие органы в груди, конечностях, обеспечивающие ток крови в придатках. На брюшной стороне тела над нервной цепочкой у некоторых насекомых образуется еще одна — периневральная диафрагма с мышцами. Ее сокращение обеспечивает движение крови назад по брюшной полости и по периневральному синусу. Таким образом, пульсация сердца, сокращение диафрагм и некоторых дополнительных пульсаторов способствуют циркуляции крови в теле насекомых.

Кровь насекомых состоит из плазмы и кровяных телец — гемоцитов, среди которых различают фагоциты, лейкоциты и амебоциты.

Функции крови состоят в снабжении органов питательными веществами и переносе продуктов обмена к органам выделения. Кроме того, кровь насекомых выполняет гуморальную регуляцию жизненных процессов. В связи с сильно развитой трахейной системой кровь насекомых практически не выполняет дыхательную функцию. Однако у некоторых водных личинок насекомых — комаров (*Chironomus*), которых обычно называют «мотылем», в крови имеется красный дыхательный пигмент, близкий по формуле к гемоглобину. Это свидетельствует о том, что в условиях дефицита кислорода кровь может дополнительно выполнять и дыхательную функцию, обеспечивая транспорт газов. Кроме этого, кровь насекомых определяет тургор тела, что особенно важно для личинок с мягкими покровами. Под давлением гемолимфы расправляются крылья у молодого насекомого и разрываются покровы при линьке.

У некоторых насекомых кровь может быть ядовитой, что имеет защитное значение. Например, у божьей коровки и жуков-нарывников кровь обладает едкими свойствами. Эти насекомые в случае опасности способны выбрызгивать кровь из мест сочленения сегментов и ног. Это произвольное кровопускание — аутогеморрагия. Яркая окраска таких насекомых предупреждает хищников о том, что они ядовиты и несъедобны.



Дыхательная система насекомых представлена трахейной системой (рис. 326, А). Трахеи представляют собой глубокие впячивания покровов, открывающиеся наружу дыхальцами — стигмами. Изнутри трахеи выстланы тонкой кутикулой — интимой, которая образует спиральные утолщения — тении (рис. 326, Б). Тении препятствуют спаданию трахей. Трахеи ветвятся, опутывают все внутренние органы. Концевые ветви трахей заканчиваются звездчатой трахейной клеткой, от которой отходят тончайшие трахейные трубочки — трахеолы, проникающие даже внутрь клеток окружающих тканей.

Трахейная система насекомых сильно развита. Максимально бывает 10 пар дыхалец, из которых две пары расположены на средне- и заднегруди, а остальные восемь пар на последующих брюшных сегментах. От дыхалец отходят короткие поперечные трахеи, впадающие в боковые трахейные стволы, от которых отходят многочисленные ветвящиеся трахеи. Иногда трахеи образуют расширения — воздушные мешки, которые уменьшают удельный вес тела и улучшают вентиляцию в трахейной системе. Например, у майского жука множество воздушных мешков, что облегчает его удельный вес. У хорошо летающих насекомых — комнатной мухи и пчелы — воздушные мешки занимают большую часть полости тела.

Трахейная система с дыхальцами называется открытой. Имеется большое разнообразие открытых трахейных систем — от типичной с

10 парами дыхалец до системы с одной парой дыхалец на конце брюшка, как, например, у водных личинок мух-пчеловидок — «крысок» с длинной дыхательной трубкой, выступающей из воды.

У ряда водных личинок насекомых трахейная система может быть закрытой, без дыхалец. В этом случае у насекомых развиваются трахейные жабры — выросты кожи с густой сетью трахей внутри. Это дает возможность водным насекомым дышать кислородом, растворенным в воде. Газообмен происходит через кожу. Растворенный в воде кислород переходит в трахейную систему в газообразном состоянии. Трахейные жабры у личинок поденок представляют собой парные листовидные выросты на брюшных сегментах (рис. 327), а у личинок стрекоз-стрелок три хвостовые пластинки. У личинок стрекозы-коромысло имеются внутренние трахейные жабры в ректальном отделе кишки.

В отличие от других членистоногих у насекомых транспорт кислорода к тканям выполняется в основном только при помощи трахей, без участия кровеносной системы.

Нервная система насекомых, как у всех членистоногих, построена по типу брюшной нервной цепочки. У высших отрядов насекомых нервная система может достигать высокого уровня развития и дифференциации.

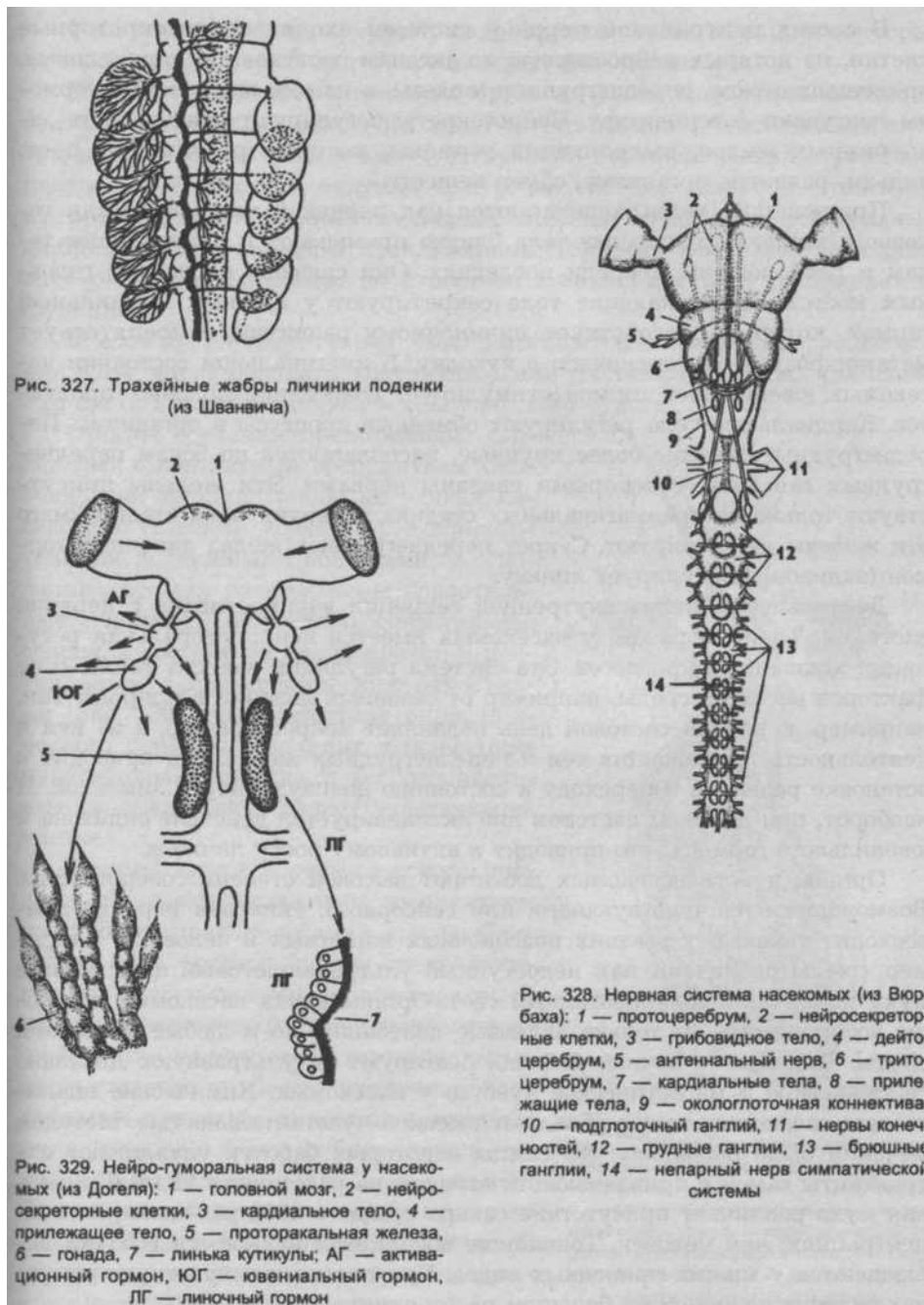
Головной мозг, или парный надглоточный узел, состоит из трех отделов: прото-, дейто- и тритоцеребрума (рис. 328). Протоцеребрум иннервирует акрон и размещающиеся на нем глаза, дейтоцеребрум — усики, тритоцеребрум — верхнюю губу. На протоцеребруме развиты грибовидные тела — важные ассоциативные центры мозга, к которым подходят нервы от органов зрения. Чем сложнее поведение насекомых, тем сильнее развит у них головной мозг и грибовидные тела, например у рабочих особей пчел и муравьев.

Головной мозг связан окологлоточными коннективами с подглоточным ганглием, который состоит из слившихся трех пар ганглиев, иннервирующих ротовой аппарат и передний отдел кишечника.

Брюшная нервная цепочка иннервирует грудь и брюшко. Максимально в ее состав входит 11—13 пар ганглиев: три грудных и 8—10 брюшных. В пределах класса наблюдается тенденция к олигомеризации ганглиев брюшной нервной цепочки. Так, например, у тараканов брюшная нервная цепочка представлена восемью ганглиями; у жуков-вертячек ганглии брюшного отдела сливаются в общий узел, а у многих мух грудные и брюшные ганглии цепочки сливаются в один грудной узел.

С центральной нервной системой связана система симпатических нервов, иннервирующих внутренние органы.

Эндокринные железы насекомых представлены нейросекреторными клетками мозга, кардиальными, прилежащими телами и переднегрудными железами (рис. 329).



В состав центральной нервной системы входят нейросекреторные клетки, из которых нейросекреты по аксонам поступают в кардиальные, прилежащие тела, переднегрудные железы, а из них выделяемые гормоны поступают в гемолимфу. Нейросекреты регулируют деятельность эндокринных желез, выделяющих гормоны, которые регулируют рост, линьку, развитие организма, обмен веществ.

Прилежащие тела располагаются над передней кишкой позади головного мозга. Кардиальные тела близко примыкают к прилежащим телам и расположены впереди последних. Они связаны нервами с головным мозгом. Прилежащие тела секретируют у личинок ювенильный гормон, который способствует личиночному развитию и препятствует метаморфозу — превращению в куколку. В имагинальном состоянии насекомых ювенильный гормон стимулирует созревание половых продуктов. Кардиальные тела регулируют обменные процессы в организме. Переднегрудные железы более крупные, располагаются по бокам переднегрудных ганглиев, с которыми связаны нервами. Эти железы присутствуют только на преимагинальных стадиях развития, а на стадии имаго эти железы дегенерируют. Секрет переднегрудных желез личинный гормон (экдизон) стимулирует линьку.

Деятельность желез внутренней секреции взаимосвязана с нервной системой. Таким образом, у насекомых имеется нейрогуморальная регуляция жизненных процессов. Эта система регуляции зависит также и от факторов внешней среды, например от сезонных явлений в природе. Так, например, короткий световой день подавляет нейросекрецию, а за ней и деятельность прилежащих тел и переднегрудных желез. Это приводит к остановке развития и переходу к состоянию диапаузы перед зимовкой. И наоборот, при длинном световом дне активизируется действие экдизона и ювенильного гормона, что приводит к активному росту личинок.

Органы чувств насекомых достигают высокой степени совершенства. Возможности их чувствующего, или сенсорного, аппарата нередко превосходят таковые у высших позвоночных животных и человека. Например, пчелы различают нам недоступный ультрафиолетовый цвет; многие мухи различают поляризованный свет. Органы слуха насекомых способны воспринимать не только звуковые колебания, но и любые колебания среды. Так, многие ночные бабочки реагируют на ультразвук. Доказано сейсмическое и магнетическое чувство у насекомых. Химические анализаторы насекомых также обладают высокой чувствительностью. Методом мечения было выявлено, что самцы некоторых бабочек улавливают аттрактанты самок с привлекающим запахом на расстоянии 11 км. Комнатная муха различает присутствие сахара в воде в 2000 раз меньших концентрациях, чем человек. Тончайшие восприятия влажности воздуха наблюдаются у многих приводных видов. При полете они чувствуют местонахождение водоемов на большом расстоянии.

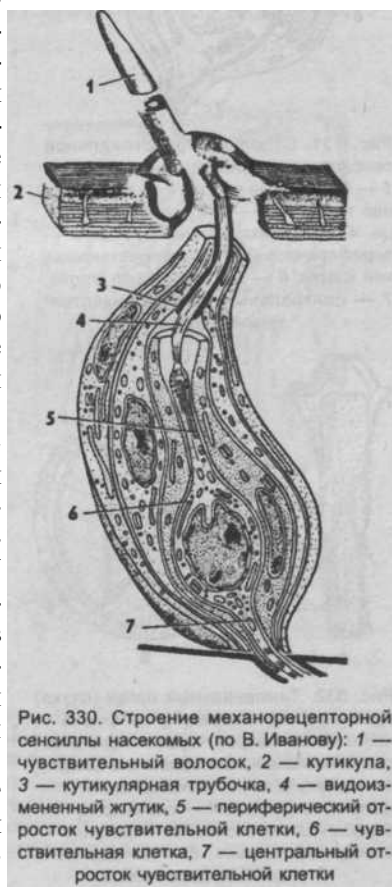
У насекомых органы чувств подразделяются на механорецепторы, хеморецепторы, термо- и гигрорецепторы, фоторецепторы.

Элементарным элементом всех органов чувств насекомых являются сенсиллы. Сенсилла состоит из одной или нескольких чувствующих клеток, каждая из которых имеет чувствующий периферический отросток и центральный отросток, ведущий к нервной системе. На конце чувствующего отростка клеток имеется видоизмененный жгутик без центральных фибрилл, заключенный в кутикулярную трубочку (рис. 330). Сенсиллы насекомых разнообразны по строению в зависимости от выполняемой функции.

Механорецепторы воспринимают механические раздражения. Они могут обладать контактным или дистанционным восприятием. Это органы осязания, слуха и сейсмического чувства.

Органы осязания представлены сенсиллами с контактным восприятием. Особенно они многочисленны на усиках насекомых. Членики усиков густо покрыты тонкими подвижными волосками, у основания которых расположены осязательные сенсиллы. Простейшая осязательная сенсилла состоит из одной клетки с центральным и периферическим отростками (рис. 330). Конец жгутика периферического отростка подходит к основанию чувствующего волоска и все осязательные раздражения передает чувствующей клетке.

Органы слуха и сейсмического чувства обладают дистантным восприятием различного рода колебаний среды. Сенсиллы этих органов чувств специализированы и называются сколопофорами. У них периферический отросток чувствующей клетки со жгутиком, заключенным в кутикулярную трубочку, окружен обкладочными клетками с чехликом из фибрилл (рис. 331). Этот фибриллярный чехол называется сколопоидным тельцем. Чувствующий жгутик сверху прикрыт шапочковидной клеткой, за счет которой образуется кутикулярная трубочка вокруг дистального конца жгутика.



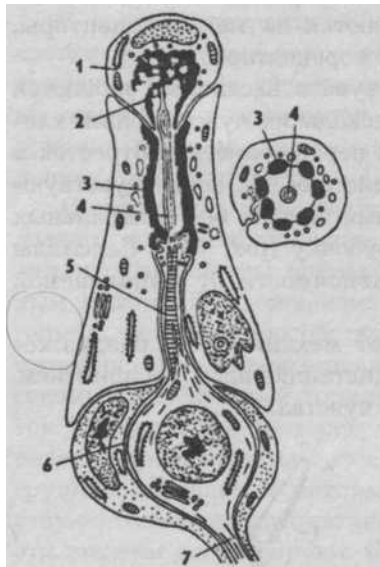


Рис. 331. Строение хордотональной сенсиллы насекомых (по В. Иванову): 1 — шапочковая клетка, 2 — кутикулярная трубочка, 3 — сколопоидное тельце, 4 — видоизмененный жгутик, 5 — периферический отросток чувствительной клетки, 6 — чувствительная клетка, 7 — центральный отросток чувствительной клетки

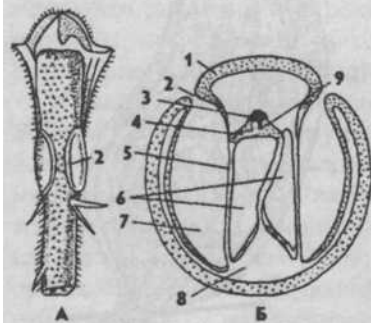


Рис. 332. Тимпальный орган (слуха) кузнечика: А — передняя голень, Б — поперечный разрез через голень в области тимпанального органа (по Швабе); 1 — кутикула, 2 — слуховая щель, 3 — шапочковая клетка, 4 — сколлофор, 5 — барабанная перепонка, 6 — трахеи, 7 — барабанная полость, 8 — полость ноги, 9 — сколопоидное тельце

Сколпофоры входят в состав хордотональных органов, или органов слуха. Часть этих органов примыкают к внутренней поверхности кутикулы или находятся на особых мембранах, натянутых между двумя участками кутикулы. Хордотональные органы у разных насекомых располагаются на разных частях тела: брюшке, усиках, ногах, крыльях. Эти органы воспринимают механическое напряжение, внутреннее давление, механические вибрации. Они способствуют регуляции положения тела в пространстве, особенно во время полета.

Сколпофоры входят в состав тимпанальных органов, или органов слуха. В схеме тимпанальный орган состоит из кутикулярной мембраны, с которой связаны скопления сколлофоров. Органы слуха особенно хорошо развиты у насекомых, у которых имеются органы звука.

У кузнечиков органы слуха находятся на передних голеньях (рис. 332). Парные боковые щели ведут в карманообразные углубления с тонкими внутренними стенками — мембранами. Мембраны с двух сторон примыкают к продольным стволам трахей. Вибрация мембран резонирует в трахеях. К мембранам и трахеям примыкают группы сколлофоров, от которых отходит слуховой нерв.

У саранчовых органы слуха находятся на первом сегменте брюшка, у певчих цикад — на груди у основания брюшка. Органы слуха имеются лишь у тех насекомых, которым свойственна звуковая сигнализация.

Функцию органов звука у самцов кузнечиков и сверчков выполняют передние крылья. На левом крыле имеется выступающая зубчатая жилка — «смычок», а на правом находится резонатор — «зер-

кальце», представляющее округлую площадку крыла, ограниченную выступающей жилкой. У самцов саранчовых роль смычка выполняют зубчики на внутренней стороне задних бедер. Звук у них издается при трении бедер о передние надкрылья с выступающей радиальной жилкой. У певчих цикад тимпанальные органы (слуха) играют роль и органов звука. Мембрана тимпанальных органов может производить вибрацию, вызываемую сокращением особых мышц.

Хеморецепторы воспринимают химические раздражения. Может быть контактное восприятие или дистантное. К хеморецепторам относятся органы вкуса и обоняния.

Обоняние — это дистантная хеморецепция. Органы обоняния могут располагаться на разных частях тела насекомых. Особенно много обонятельных сенсилл на усиках. Они могут иметь вид выступающих тонкостенных пузырьков, конусов, щелей, ямочек, пластинок. Так, у рабочей пчелы на каждом усике до 6 тыс. пластинчатых сенсилл. У мух они собраны в особую ямку на третьем членике усиков.

Обонятельные сенсиллы по своему строению несколько отличаются от других. Каждая обонятельная сенсилла состоит из группы чувствующих клеток, периферические отростки которых образуют пучок жгутиков, заключенный в широкую кутикулярную трубочку. Окончания жгутиков подходят к кутикулярному образованию сенсиллы — пузырьку, пластинке или ямке, которые пронизаны тончайшими порами (рис. 333). Таким образом, химические раздражители через поры действуют на жгутики чувствующих клеток, от которых отходят центральные отростки к нервной системе.

Обоняние имеет большое значение в жизни насекомых. По запаху они отыскивают пищу, места для откладки яиц, а также особей другого пола. Многие насекомые выделяют привлекающие вещества — аттрактанты. Чувствительность обонятельных сенсилл особенно высока на распознавание аттрактантов. Самцы бабочек распознают самок с расстояния 3—9 км.

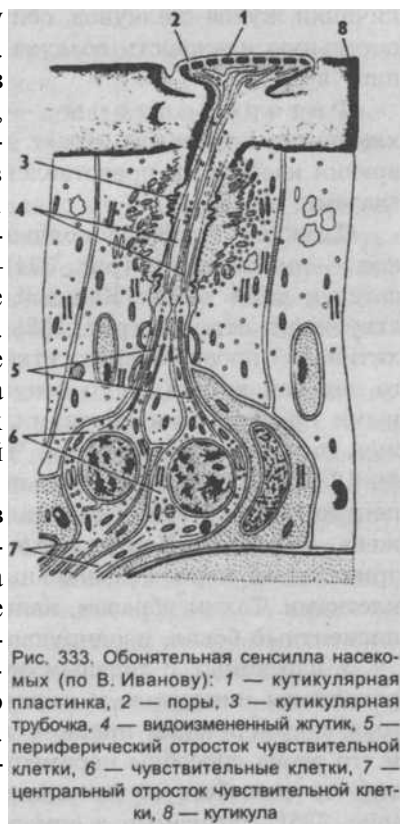


Рис. 333. Обонятельная сенсилла насекомых (по В. Иванову): 1 — кутикулярная пластинка, 2 — поры, 3 — кутикулярная трубочка, 4 — видоизмененный жгутик, 5 — периферический отросток чувствительной клетки, 6 — чувствительные клетки, 7 — центральный отросток чувствительной клетки, 8 — кутикула

Органы вкуса — это контактные хеморецепторы. Они представлены вкусовыми сенсиллами с кутикулярными придатками, пронизанными порами. В отличие от обонятельных, сенсиллы вкуса, как правило, включают большее число чувствующих клеток с дифференциацией восприятия вкуса. Одни клетки ощущают горький вкус, другие — сладкий, третьи — кислый. Вкус насекомых не идентичен вкусу у человека. Так, например, пчела не обнаруживает горького вкуса хинина, добавленного в сахарный сироп.

Органы вкуса у мух и бабочек расположены на лапках передних ног, а у жуков на челюстных и губных щупиках.

Термо- и гигрорецепторы способны воспринимать режим влажности и температуры. Действие этих рецепторов может быть контактным и дистантным. Сенсиллы с такой специализацией расположены преимущественно на усиках и щупиках. Они имеют вид кутикулярных ямочек, бугорков. Насекомые, чувствительные к микроклимату, обладают хорошо развитыми гигро- и терморецепторами. Так, например, личинки жуков-щелкунов, обитающие в почве, способны различать относительную влажность воздуха от 99,5% до 100%, т.е. воспринимают разницу в 0,5%.

Фоторецепторы — органы зрения. Зрение вместе с химическим чувством играет ведущую роль в жизни насекомых. Органы зрения насекомых представлены простыми и сложными — фасеточными глазами.

Сложные глаза расположены по бокам головы и состоят из глазков — омматидиев (рис. 334). Их число может достигать нескольких сотен и даже тысяч. Каждый омматидий состоит из оптического и чувствующего отделов (рис. 335). Оптический отдел омматидия состоит из хитиновой прозрачной фасетки в форме шестигранника и расположенного под ней хрустального конуса, который образован четырьмя удлиненными прозрачными клетками. Хрустальный конус по периферии окружен пигментными клетками. Чувствующая часть омматидия состоит из 4—12 зрительных ретинальных клеток, расположенных радиально. В центре прикосновения ретинальных клеток образуется зрительный стержень — рабдом. Центральные отростки зрительных клеток переходят в зрительный нерв. Ретинальные клетки также окружены пигментными клетками. Таким образом, каждый омматидий заключен в двухъярусный пигментный бокал, изолирующий его от соседних омматидиев.

У насекомых с дневным зрением пигментные клетки омматидиев переполнены пигментом и надежно изолируют соседние глазки. У насекомых с сумеречным зрением в пигментных клетках пигмента меньше, и его зерна способны перемещаться и концентрироваться в верхней части, что способствует проникновению лучей света в соседние омматидии (рис. 335). Насекомые с сумеречным зрением могут видеть и в дневное

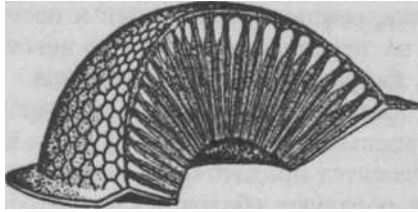
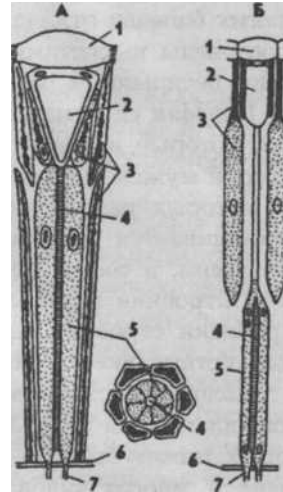


Рис. 334. Сложный глаз насекомого. На разрезе видны омматидии (по Гессе).

Рис. 335. Строение омматидиев дневных (А) и сумеречных (Б) насекомых (из Мазохина-Поршнякова): 1 — хрусталик, 2 — хрустальный конус, 3 — пигментные клетки, 4 — рабдом, 5 — чувствительные клетки, 6 — базальная мембрана, 7 — центральный отросток чувствительных клеток



время; при этом пигмент в клетках омматидия равномерно распределен и образует оптическую изоляцию омматидиев.

Дневное зрение насекомых называется аппозиционным, а сумеречное — суперпозиционным. При сумеречном зрении наблюдается нарушение эффекта мозаичности зрения.

Для многих насекомых — бабочек, пчел, мух, муравьев известно цветное зрение. Их восприятие цвета отличается от такового у человека. Так, пчелы различают четыре цвета. Первый цвет, который воспринимают пчелы, соответствует красному, желтому и зеленому у человека. Вторым цветом — сине-зеленый, третий — сине-фиолетовый и четвертый — ультрафиолетовый.

Простые глазки имеются не у всех насекомых. Они обычно расположены на темени в числе трех, например у пчел, муравьев. По строению они отличаются от омматидиев. Под одной крупной линзой глаза расположено множество групп ретинальных клеток с рабдомами (рис. 335). Кроме того, простые глазки лишены хрустального конуса и иннервируются от переднего отдела protocerebrum, а не от грибовидных тел.

У личинок насекомых по бокам головы расположены простые глазки — стеммы. Их может быть несколько с каждой стороны, от одного до шести. Простые глазки дополняют основную зрительную функцию сложных глаз. Насекомые, у которых имеются только простые глазки, способны лишь различать степень освещенности, что определяет время их суточной активности и избирательность к местам обитания с разной освещенностью.

Половая система. Размножение. Насекомые раздельнополые. У многих видов хорошо выражен половой диморфизм. Так, самцы и самки

многих бабочек отличаются по окраске, самцы жуков-олений и носорогов вооружены выростами на голове и на переднеспинке, самки некоторых видов бескрылы, а самцы крылатые, например у жуков-светляков.

Половая система самцов состоит из парных семенников и семяпроводов, которые впадают в семяизвергательный канал (рис. 336, Б). Кроме этого, к мужской половой системе относятся придаточные железы, секреты которых разбавляют сперму или образуют оболочку сперматофоров. Заканчивается семяизвергательный канал совокупительным органом — эдеагусом, в состав которого входят кутикулярные элементы — гениталии. Строение гениталиев сложное и имеет таксономическое значение. Признаки строения гениталий самца широко используются в современной систематике насекомых.

Половая система самок состоит из двух яичников, яйцевода и непарного влагалища (рис. 336, А). Яичники состоят из яйцевых трубочек, которых может быть 1—100 пар. Во влагалище впадают придаточные железы. У многих видов имеется семяприемник, проток которого открывается во влагалище. У полового отверстия часто имеется яйцеклад. Яйцеклад может быть крупным — саблевидным, как у кузнечиков, сверчков, или коротким, как у саранчи. Хитиновые гениталии самок — важный диагностический признак в систематике многих групп насекомых.

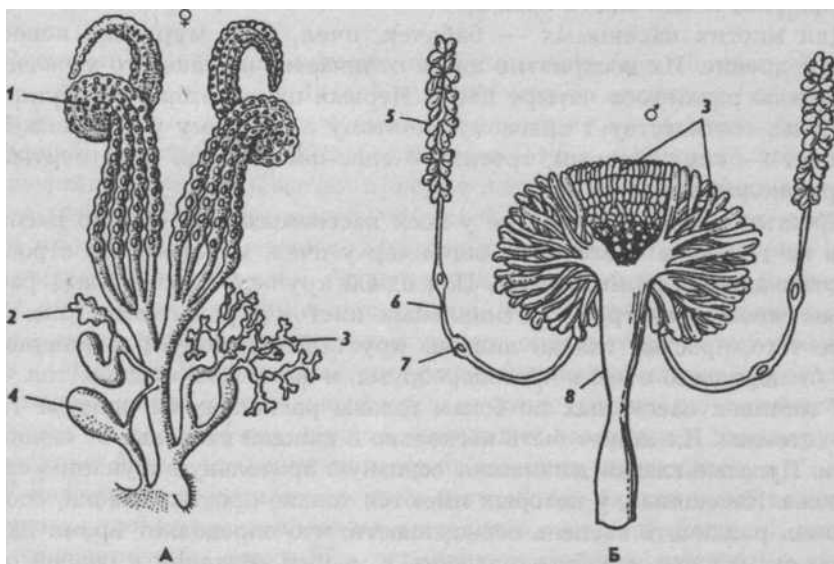


Рис. 336. Половая система самки (А) и самца (Б): 1 — яичник, 2 — семяприемник, 3 — придаточные железы, 4 — совокупительная сумка, 5 — семенник, 6 — семяпровод, 7 — его разделение, 8 — семяизвергательный канал (из Догеля)

Развитие насекомых

Индивидуальное развитие насекомых (онтогенез) складывается из эмбрионального развития, протекающего на фазе яйца, и постэмбрионального — после выхода личинки из яйца до достижения взрослой фазы — имаго.

Эмбриональное развитие. Яйца насекомых разнообразны по форме в связи с приспособлениями к среде, в которой они развиваются. Например, у жуков яйца преимущественно овальные и развиваются чаще в закрытом субстрате; у клопов — бочонковидные, прикрепленные к субстрату; у бабочек — башенковидные или бутылковидные; у сетчатокрылых (золотоглазок) яйца со стебельком. Часто яйца откладываются группами. Кладки яиц могут быть открытыми или закрытыми. Примером открытой кладки могут служить яйца колорадского жука, приклеенные самкой на нижнюю сторону листьев картофеля. К закрытым кладкам относятся кубышки саранчовых, образованные из частиц почвы, сцементированных выделениями придаточных желез самок. Тараканы откладывают яйца в оотеках — яйцевых капсулах, образующихся в половых путях самки.

Яйца насекомых снаружи покрыты оболочкой — хорионом, защищающим их от высыхания (рис. 337). На поверхности оболочки имеется микропиле — маленькое отверстие со сложной «пробкой» с каналцем внутри для проникновения сперматозоидов при оплодотворении. Под хорионом находится тонкая желточная оболочка, а под ней плотный слой цитоплазмы. Центральная часть цитоплазмы переполнена желтком. В цитоплазме расположены ядро и полярные тельца.

Дробление поверхностное. Вначале ядро многократно делится, дочерние ядра с участками цитоплазмы мигрируют к периферии яйца, покрываются мембраной и образуется поверхностный слой клеток — бластодерма, а в центре яйца остается желток. На брюшной поверхности бластодермы клетки более высокие и образуют утолщение — зародышевую полосу. Эта стадия эмбрионального развития насекомых соответствует бластуле.

Деление клеток зародышевой полосы ведет к развитию зародыша. Зародышевая полоска постепенно погружается, образуя брюшную борозду.

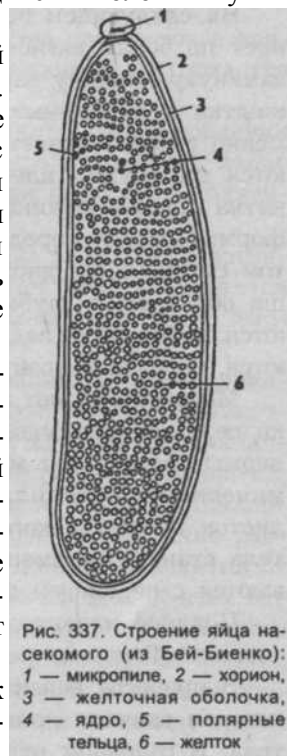


Рис. 337. Строение яйца насекомого (из Бей-Биенко): 1 — микропиле, 2 — хорион, 3 — желточная оболочка, 4 — ядро, 5 — полярные тельца, 6 — желток



Рис. 338. Стадии образования зародышевых оболочек в эмбриогенезе насекомых (по Бейдеру): 1 — зародышевая полоска, 2 — амнион, 3 — сероза, 4 — желток, 5 — зачаток энтомерозодермы, 6 — амниотическая полость

Складки бластодермы над бороздой смыкаются, и образуются зародышевые оболочки: сероза и амнион (рис. 338). Здесь проявляются конвергенция с высшими позвоночными животными, у которых также имеются подобные оболочки. Благодаря образующейся амниотической полости зародыш оказывается во взвешенном состоянии внутри яйца, что надежно защищает его от механических повреждений. Кроме того, жидкость, заполняющая амниотическую полость, облегчает обменные процессы зародыша.

Зародышевая полоска в дальнейшем дифференцируется на два слоя: нижний — эктодерму и верхний — энтомерозо-

дерму. Энтомерозодерма у разных видов насекомых может образовываться по-разному путем инвагинации или иммиграции клеток.

На следующем этапе развития эктодермальный слой полоски начинает по бокам загибаться вверх, а затем смыкается на спине, образуя замкнутую стенку зародыша. При смыкании стенок тела на спине часть желтка и желточных клеток попадает внутрь тела зародыша. Одновременно с образованием стенок тела зародыша в энтомерозодерме обособляются две группы клеток на переднем и заднем концах тела. Это два зачатка средней кишки. В дальнейшем из этих двух зачатков начинают формироваться передний и задний участки средней кишки, которые потом смыкаются. Одновременно на переднем и заднем концах тела зародыша образуются глубокие впячивания эктодермы, из которых формируются передний и задний отделы кишки. Потом все три отдела соединяются, образуя сквозную кишечную трубку.

Мезодермальная полоска распадается на парные метамерные зачатки целомических мешков. Но в дальнейшем они распадаются, и из мезодермы образуются мускулатура зародыша, соматический листок целомического эпителия, сердце, жировое тело и гонады. Висцеральный листок целомического эпителия у насекомых не образуется, а полость тела становится смешанной — миксоцелью. Целомические зачатки сливаются с первичной полостью тела.

Позднее из эктодермы формируется нервная система и трахейная система. Из стенок задней кишки образуются мальпигиевы сосуды.

В процессе развития зародыш насекомого претерпевает сегментацию, которая вначале проявляется в передней части, а потом в задней части тела. В головном отделе закладываются акрон с глазами, губными и

антеннальными лопастями, интеркалярный сегмент и три челюстных сегмента. Затем оформляются три грудных и десять брюшных сегментов и анальная лопасть.

У многих насекомых зародыш проходит три стадии, характеризующиеся разным составом зачатков конечностей: протоподную, полиподную и олигоподную (рис. 339).

Для эмбрионального развития насекомых характерно явление бластокинеза. Это изменение положения тела зародыша в яйце, при котором наиболее полно используются запасы желтка.

Два типа бластокинеза для насекомых описаны А. Г. Шаровым. У насекомых с неполным превращением вначале зародыш располагается спиной вверх и головой к переднему концу яйца, а затем при образовании амниотической полости зародыш переворачивается брюшной стороной вверх, а голова соответственно оказывается в задней части яйца.

По-другому происходит бластокинез у большинства насекомых с полным превращением и у прямокрылых, у которых зародыш погружается в желток, не меняя положения тела в яйце.

В эмбриональном развитии насекомых проявляются приспособления к жизни на суше: защитные оболочки (хорион, сероза, амнион), запас питательных веществ (много желтка), амниотическая полость, заполненная жидкостью.

Перед вылуплением сформировавшаяся личинка насекомого заглатывает жидкость из амниотической полости, за счет чего усиливается тургор тела. Личинка прорывает хорион головой, на которой часто имеются яйцевые зубчики или шип.

Постэмбриональное развитие. В период постэмбрионального развития насекомых после выхода из яйца происходит рост молодого животного путем последовательных линек и прохождения качественно различных фаз развития. В течение онтогенеза, или индивидуального развития, насекомые линяют от 3—4 до 30 раз. В среднем число линек составляет 5—6. Промежуток между линьками называют стадией, а состояние развития — возрастом. Морфологические изменения в процессе развития от личинки до взрослого насекомого называются метаморфозом. У всех насекомых, кроме низших бескрылых форм, после достижения взрослого состояния — имаго рост и линьки прекращаются. Поэтому, например, вариации в размерах жуков одного вида нельзя относить к разным возрастным группам, а следует считать лишь проявлением индивидуальной изменчивости.



Различают три основных типа постэмбрионального развития насекомых: 1) прямое развитие без метаморфоза — аметаболия, или протометаболия; 2) развитие с неполным превращением, или с постепенным метаморфозом, — гемиметаболия; 3) развитие с полным превращением, т.е. с резко выраженным метаморфозом, — голометаболия.

Аметаболия, *ИЛИ* прямое развитие, наблюдается только у первично-бескрылых насекомых из отряда щетинкохвостых (Thysanura), к которым относится часто встречающаяся чешуйница (Lepisma). Такой же тип развития наблюдается у Entognatha: коллембол (Collembola) и двухвосток (Diplura).

При аметаболлии из яйца выходит личинка, похожая на имаго. Отличия касаются лишь размеров, пропорций тела и степени развития гонад. В отличие от крылатых насекомых, у них линьки продолжаются и в имагинальном состоянии.

Гемиметаболия — неполное превращение, или развитие с постепенным метаморфозом. Характерно для многих крылатых насекомых, например для тараканов, кузнечиков, саранчи, клопов, цикад и др.

При гемиметаболлии из яйца выходит личинка, похожая на имаго, но с зачаточными крыльями и недоразвитыми гонадами. Такие имагоподобные личинки с зачатками крыльев называются нимфами. Это название заимствовано из древнегреческой мифологии и относится к божественным крылатым существам в облике девушек. Нимфы насекомых несколько раз линяют, и с каждой линькой зачатки крыльев у них увеличиваются. Нимфа старшего возраста линяет, и из нее выходит крылатое имаго. На рисунке 340 показаны фазы развития саранчи (яйцо, нимфы 1—5-го возрастов и имаго) как пример неполного превращения. Такое типичное неполное превращение называют *гемиметаморфозом*.

Среди насекомых с неполным превращением имеются случаи развития, когда нимфы заметно отличаются от имаго наличием особых личиночных приспособлений — провизорных органов. Такое развитие наблюдается у стрекоз, поденок, веснянок. Нимфы этих насекомых живут в воде, и их потому называ-

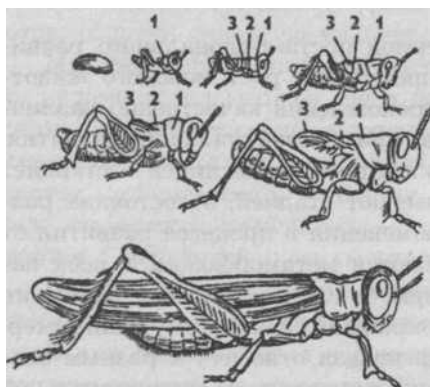


Рис. 340. Развитие с неполным превращением у саранчи *Locusta migratoria* (по Холодковскому): 1 — переднегрудь, 2 — среднегрудь с зачатками крыльев, 3 — заднегрудь с зачатками крыльев

ют наядами (водными нимфами). У них имеются такие провизорные органы, как трахейные жабры, исчезающие у сухопутных имаго. А у личинок стрекоз еще имеется «маска» — видоизмененная нижняя губа, служащая для схватывания добычи.

Среди насекомых с неполным превращением имеются варианты развития с повышенным метаморфозом (*гиперморфоз*) и с пониженным (*гипоморфоз*). Гиперморфоз наблюдается в развитии трипсов, часто встречающихся в корзинках сложноцветных, особенно ромашек, нивяника. У нимф трипсов не выражены зачатки крыльев, поэтому переход к имаго сопровождается более выраженным метаморфозом. А у вторичнобескрылых насекомых, утративших крылья в связи с приспособлением к паразитизму (клопы, вши, пухоеды, власоеды) или к скрытому образу жизни в почве (бескрылые, прямокрылые), наблюдается пониженный метаморфоз — гипоморфоз. Так, например, взрослую нимфу паразитических насекомых (клопа, вши) трудно отличить от имаго.

Голометаболия — полное превращение. Фазами развития при голометаболии являются: яйцо — личинка — куколка — имаго (рис. 341). Такое развитие характерно для жуков, бабочек, двукрылых, перепончатокрылых, ручейников и сетчатокрылых.

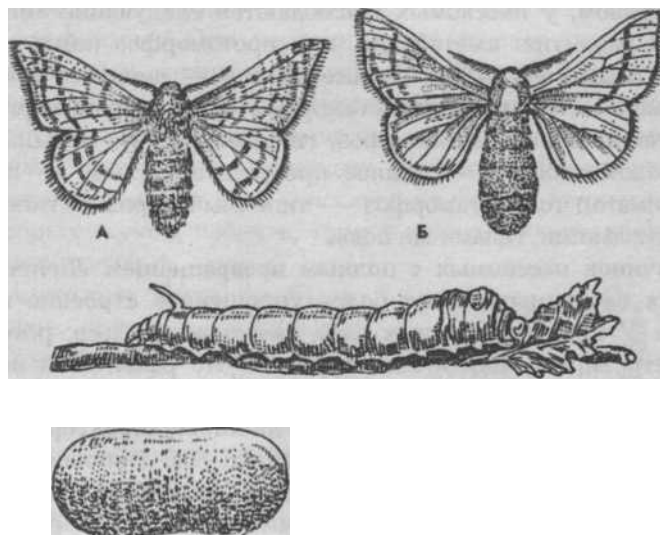


Рис. 341. Развитие с полным превращением у тутового шелкопряда *Bombyx mori* (по Лейнесу): А — самец, Б — самка, в — гусеница, Г — кокон, Д — куколка из кокона

Личинки насекомых с полным превращением не похожи на имаго и часто отличаются экологически. Так, например, личинки майских жуков живут в почве, а имаго — на деревьях. Личинки многих мух развиваются в почве, гниющем субстрате, а имаго летают и посещают цветы, питаясь нектаром. Личинки таких насекомых несколько раз линяют и затем превращаются в куколку. На фазе куколки происходит гистолиз — разрушение личиночных органов и гистогенез — формирование организации взрослого насекомого. Из куколки выходит крылатое насекомое — имаго.

Отклонением от голометаморфоза является особый случай полного превращения — *гиперметаморфоз* с личинками нескольких типов. Например, у жука-майки (*Meloe meloe*) яйца развиваются в почве и из них выходят личинки первого возраста — триунгулины. Эти мелкие личинки так названы потому, что у них на лапках развито по три цепких коготка. Триунгулины залезают на цветки луговых растений и затем с помощью коготков прицепляются к телу пчел. Пчелы переносят триунгулинов в улей, где они линяют и превращаются в паразитическую червеобразную личинку второго, а затем третьего возрастов. Они поедают в сотах молодь пчел, потом окукливаются, а взрослые жуки покидают улей. Гиперметаморфоз описан у некоторых жуков — жужелиц, стафилинов, нарывников.

Таким образом, у насекомых наблюдаются следующие типы постэмбрионального развития: аметаболия, или протоморфоз (яйцо — личинка (похожая на имаго) — имаго); гемиметаболия — неполное превращение (яйцо — нимфа — имаго); гемиметаморфоз — типичный вариант, гипоморфоз — пониженный метаморфоз, гиперморфоз — повышенный метаморфоз; голометаболия — полное превращение (яйцо — личинка — куколка — имаго); голометаморфоз — типичный вариант, гиперметаморфоз — с несколькими типами личинок.

Типы личинок насекомых с полным превращением. Личинки голометаболических насекомых имеют более упрощенное строение по сравнению с имаго. У них нет сложных глаз, зачатков крыльев; ротовой аппарат грызущего типа, усики и ноги короткие. По развитости конечностей различают четыре типа личинок: *протоподные*, *олигоподные*, *полиподные* и *аподные* (рис. 342). Протоподные личинки характерны для пчел, ос. У них имеются лишь зачатки грудных ног. Эти личинки малоподвижны, развиваются в сотах с заботой со стороны рабочих особей. Олигоподные личинки встречаются чаще других, для них характерно нормальное развитие трех пар ходильных ног. К олигоподным относятся личинки жуков, сетчатокрылых. Полиподные личинки, или гусеницы, обладают, кроме трех пар грудных ног, еще несколькими парами ложных ножек на брюшке. Брюшные ножки представляют выступы брюшной

стенки тела и несут крючочки и шипики на подошве. Гусеницы характерны для бабочек и пилильщиков. Аподные, или безногие, личинки наблюдаются в отряде двукрылых, а также у некоторых жуков (личинки усачей, златок), бабочек.



Рис. 342. Личинки насекомых с полным превращением (из Барнса): А — протоподная, Б, в — олигоподные, Г — полиподная, Д, Е, Ж — аподные

По способам движения личинки насекомых с полным превращением подразделяются: на *камподеовидные* с длинным, гибким телом, бегательными ногами и чувствующими церками; *эруковидные* с мясистым, слабоизогнутым телом с конечностями или без них; *проволочниковые* — с жестким телом, круглым в поперечнике, с опорными церками — урогомфами и *червеобразные* — безногие.

Камподеовидные личинки характерны для многих хищных жуков — жужелиц, стафилинов. Они передвигаются по скважинам в почве. Типичной эруковидной личинкой является личинка майского жука, навозников, бронзовок. Это роющие личинки. Проволочники характерны для жуков-щелкунов и чернотелок, личинки которых активно прокладывают ходы в почве. Червеобразных личинок множество. Они передвигаются в почве, тканях растений. К ним относятся не только личинки двукрылых, но и некоторых жуков, бабочек, пилильщиков, развивающихся, например, в тканях растений.

Типы куколок. Куколки бывают свободные, покрытые и скрытые (рис. 343). У свободных куколок зачатки крыльев, конечностей хорошо видны и свободно отделены от тела, например у жуков. У покрытых куколок все зачатки плотно прирастают к телу, например у бабочек. Покровы у свободных куколок тонкие, мягкие, а у покрытых — сильно склеротизированные. Еще выделяют тип скрытых куколок, покрытых затвердевшей не-



Рис. 343. Типы куколок у насекомых (из Вебера): А — свободная жука, Б — покрытая бабочки, В — скрытая мухи; 1 — антенна, 2 — зачатки крыльев, 3 — нога, 4 — дыхальца

сброшенной личиночной шкуркой, которая образует ложный кокон — пупарий. Внутри пупария находится открытая куколка. Поэтому скрытая куколка представляет собой лишь вариант свободной. Пупарии характерны для многих мух.

Нередко личинка последнего возраста перед окукливанием плетет кокон. Так, например, гусеница бабочек-шелкопрядов выделяет из шелкоотделительных желез шелк, из которого она свивает плотный кокон. Внутри такого кокона находится покрытая куколка. А у некоторых перепончатокрылых — муравьев, а также у сетчатокрылых внутри кокона находится открытая, или свободная, куколка. У личинок сетчатокрылых, например у золотоглазки, нити для кокона продуцируются мальпигиевыми сосудами и выделяются из анального отверстия.

Физиология метаморфоза. В процессе метаморфоза происходят два взаимосвязанных процесса: гистолиз и гистогенез. Гистолиз — это распад тканей личиночных органов, а гистогенез — образование органов взрослого насекомого. У насекомых с неполным превращением эти процессы протекают постепенно на фазе нимфы, а у насекомых с полным превращением — на фазе куколки.

Гистолиз происходит за счет деятельности фагоцитов и ферментов. При этом прежде всего разрушаются жировое тело, личиночные мышцы и некоторые другие органы, которые превращаются в питательный субстрат, расходуемый развивающимися тканями.

Гистогенез, или формирование органов взрослого насекомого, происходит главным образом за счет развития имагинальных дисков — зачатков из недифференцированных клеток. Имагинальные диски закладываются еще на личиночной фазе и даже в эмбриогенезе и представляют собой внутренние зачатки. Из имагинальных дисков развиваются глаза, крылья, ротовой аппарат, ноги, а также внутренние органы: мускулатура, гонады. Пищеварительная система, мальпигиевы сосуды, трахеи не разрушаются, а сильно дифференцируются в процессе метаморфоза. Менее всего метаморфозируется сердце и нервная система. Однако при метаморфозе в нервной системе часто наблюдается процесс олигомеризации (слияния) ганглиев.

Процесс метаморфоза контролируется железами внутренней секреции (рис. 329). *Нейросекреторные клетки* мозга выделяют гормоны, активизирующие деятельность *кардиальных тел*, гормоны которых через гемолимфу стимулируют *проторакальные* (переднегрудные) железы, выделяющие личиночный гормон — *экдизон*. Экдизон способствует процессу линьки: частичному растворению и отслаиванию старой кутикулы, а также формированию новой.

В процессе метаморфоза существенное значение имеет также деятельность *прилежащих тел*, продуцирующих *ювенильный* гормон. При высокой его концентрации линька личинки приводит к образованию ли-

чинки следующего возраста. По мере роста личинок деятельность прилежащих тел ослабевает и падает концентрация ювенильного гормона, а переднегрудные железы постепенно дегенерируют. Это приводит к тому, что личинки линяют в фазу куколки, а затем имаго.

Искусственная пересадка прилежащих тел, например в нимфу саранчовых последнего возраста, способствует тому, что она линяет не во взрослую фазу, а в более крупную личинку дополнительного возраста. На фазе имаго ювенильный гормон контролирует развитие гонад, а гормон экдизон уже не вырабатывается в связи с редукцией переднегрудных желез.

Происхождение метаморфоза. Существует несколько гипотез о происхождении метаморфоза у насекомых. Долгое время велись споры, какие насекомые в большей мере эволюционно продвинуты — с полным или неполным превращением. С одной стороны, нимфы насекомых с неполным превращением более прогрессивно развиты, чем личинки насекомых с полным превращением, с другой стороны, у последних имеется продвинутая фаза куколки.

В настоящее время это противоречие снято гипотезой о происхождении метаморфоза Г. С. Гилярова, А. А. Захваткина и А. Г. Шарова. Согласно этой гипотезе, обе формы метаморфоза у насекомых развивались независимо от более простого типа развития — протоморфоза, наблюдаемого у первичнобескрылых насекомых, например у щетинкохвостых (*Thysanura*).

При протоморфозе развитие прямое, при этом наблюдается множество линек на фазе личинок, а затем и в имагинальном состоянии. Все фазы развития этих насекомых протекают в одной и той же среде.

Предполагается, что в процессе эволюции насекомые переходили от полускрытого существования в верхнем слое почвы к обитанию на ее поверхности и на растениях. Этот переход в новую среду обитания увенчался крупным ароморфозом — развитием крыльев и полета.

Освоение открытых местообитаний отразилось на эволюции индивидуального развития насекомых. Эволюция онтогенеза насекомых, по-видимому, шла по двум основным направлениям.

В одном случае шел процесс эмбрионизации развития, приводивший к вылуплению насекомых из яиц, богатых желтком, на более поздних фазах развития. Это привело к имагинизации личинок с образованием нимф. Так развились насекомые с неполным превращением. Этот путь эволюции привел к прогрессивному развитию личинок, ведущих сходный образ жизни с имаго.

В другом случае, наоборот, происходил процесс дезэмбрионизации развития, т. е. осуществлялся выход из яиц, бедных желтком, на более ранних фазах развития. Это привело к морфоэкологическому расхождению личинок и имаго насекомых. Личинки упростились и приспособи-

лись к обитанию в более защищенной среде, выполняя функцию питания, а имаго стали в основном выполнять функцию размножения и расселения. Кроме дезэмбрионизации развития личинок насекомых с полным превращением, у них развилось множество провизорных адаптаций к различным условиям существования. Таким образом, произошел амфигенез (расхождение) в эволюции личинок и имаго у насекомых с полным превращением. Амфигенез личинок и имаго оказался очень глубоким по морфологическим адаптациям, что создавало серьезные противоречия в онтогенезе. Они благополучно были разрешены путем возникновения фазы куколки, во время которой происходит радикальная перестройка личиночной организации на имагинальную. Это позволило насекомым с полным превращением освоить более широкий спектр экологических ниш и достичь небывалого расцвета среди животных на Земле.

Размножение насекомых. Для большинства насекомых характерно обоеполое половое размножение. У многих видов выражен половой диморфизм. Например, у самцов жуков-оленьих мандибулы видоизменены в рога, а у самцов жуков-носорогов имеются рог на голове и горбы на переднеспинке. Это связано с брачным поведением этих видов, сопровождающимся борьбой самцов за самку. Взаимоотношения между полами у разных видов чрезвычайно разнообразны. Самцы двукрылых семейства *Dolichopodidae* приносят самке «подарок» — пойманную мушку и исполняют танец с зеркальцами на ножках. Самки богомолов отличаются хищным нравом и съедают самца во время спаривания.

Большинство насекомых откладывают яйца, но нередко наблюдается и живорождение. В этом случае яйца развиваются в половых путях самки и она рождает личинок. Так, мясные мухи-саркофаги (*Sarcophagidae*) откладывают на мясо живых личинок, развитие которых протекает очень быстро. Недаром в древности считали, что черви в мясе самозарождаются. Можно не заметить, как мясная муха посетила открыто лежащее мясо, и неожиданно обнаружить внезапно появившихся белых личинок.

К живородящим видам относятся также муха овечья кровососка, некоторые жуки, обитающие в пещерах.

Кроме обоеполого полового размножения у ряда насекомых наблюдается *партеногенез* — развитие без оплодотворения. Имеется немало видов из разных отрядов насекомых, для которых характерен партеногенез. Партеногенез может быть облигатным — обязательным, тогда все особи вида только самки. Так, в высокогорных условиях, на севере и в других неблагоприятных условиях встречаются партеногенетические жуки, прямокрылые, уховертки, сетчатокрылые. Партеногенез встречается и у обоеполых видов, когда часть яиц откладывается оплодотворенными, а часть без оплодотворения. Например, трутни у пчел развиваются из неоплодотворенных яиц.

Подобный партеногенез встречается и у других перепончатокрылых (муравьев, пилильщиков), у термитов, некоторых клопов и жуков. А у тлей, например, происходит смена поколений в жизненном цикле: обоеполого и партеногенетического. В некоторых случаях партеногенез может быть факультативным (временным), проявляющимся только при неблагоприятных условиях. Партеногенез у насекомых способствует поддержанию высокой численности популяций.

Вариантом партеногенеза является педогенез — размножение без оплодотворения на личиночной фазе развития. Это особый путь развития насекомых, когда созревание гонад опережает другие органы. Так, например, некоторые виды комариков-галлиц размножаются на личиночной фазе. Личинки старших возрастов рожают личинок младших возрастов. Педогенез отмечен для одного из видов жуков, личинки которого частично откладывают яйца, частично рожают личинок. Педогенез в дополнение к обоеполому размножению увеличивает численность вида.

У некоторых насекомых наблюдается еще один способ размножения — полиэмбриония. Это бесполое размножение зародышей. У ряда паразитических насекомых, например у наездников, которые откладывают яйца в личинок других насекомых, наблюдается размножение эмбрионов. Это полезное приспособление у паразитических насекомых, обеспечивающее резкое увеличение численности.

Жизненные циклы насекомых. В отличие от онтогенеза, или индивидуального развития насекомых, жизненный цикл — это развитие вида, включающее, как правило, несколько типов онтогенезов. Онтогенез ограничивается жизнью одной особи от яйца до наступления полового созревания и затем естественного отмирания. Жизненный цикл — это повторяющаяся часть непрерывного процесса развития вида. Так, в наиболее типичном случае у насекомых жизненный цикл складывается из двух сопряженных и отличающихся между собой морфофизиологически онтогенезов самцов и самок, размножающихся половым путем и воспроизводящих себе подобных. А у партеногенетических видов жизненный цикл характеризуется лишь одним типом онтогенеза самок.

Жизненные циклы насекомых разнообразны по типам размножения, составу поколений и их чередованию. Можно выделить следующие типы жизненных циклов насекомых.

1. Жизненные циклы без чередования поколений с обоеполым половым размножением. Это наиболее распространенный тип жизненного цикла, характерный для диморфных видов, состоящих только из самцов и самок, размножающихся половым путем. Таковы циклы у большинства жуков, бабочек, клопов.

2. Жизненные циклы без чередования поколений с партеногенетическим размножением. Такие виды мономорфные, состоящие только из партеногенетических самок, откладывающих яйца без оплодотворения.

Партеногенетические виды особенно часто встречаются среди тлей, листоблошек и других равнокрылых. В высокогорных условиях распространены партеногенетические виды жуков, клопов, кузнечиков, кокцид.

3. Редчайшим типом жизненного цикла у насекомых является цикл без чередования поколений с половым размножением гермафродитных видов.

Известен американский вид мухи, состоящий только из гермафродитных особей. На ранних фазах развития имаго функционируют как самцы, а на поздних — как самки. Поэтому все особи откладывают яйца, что повышает численность вида.

4. Жизненные циклы без чередования поколения с половым размножением и факультативным партеногенезом у полиморфных видов, на пример у общественных насекомых. Вид состоит из половых особей — самцов и самок и фертильных — рабочих особей, не участвующих в размножении. К таким видам относятся пчелы, муравьи, термиты. Такие жизненные циклы осложнены тем, что самки откладывают наряду с оплодотворенными яйцами и партеногенетические, из которых, например, у пчелиных развиваются гаплоидные самцы — трутни, а из оплодотворенных — самки и рабочие особи женского пола. Подобно развиваются некоторые наездники, трипсы, кокциды.

У других видов факультативный партеногенез проявляется по-другому: из неоплодотворенных яиц развиваются не самцы, а самки. Но в этом случае у самок восстанавливается диплоидный набор хромосом путем слияния гаплоидных ядер. Такое развитие известно у некоторых палочников, саранчовых, пилильщиков, кокцид.

5. Жизненные циклы с чередованием полового поколения и партеногенетического (гетерогония). У многих тлей и филлоксеры, кроме полового поколения крылатых самцов и самок, имеется несколько сменяющихся поколений партеногенетических самок, крылатых или бескрылых.

6. Жизненные циклы с чередованием полового поколения и нескольких поколений с педогенезом. Например, у некоторых комариков-галлиц после полового размножения, в котором участвуют самцы и самки, происходит партеногенетическое размножение личинок (педогенез). После нескольких поколений размножающихся личинок, отмирающих после живорождения себе подобных, последнее поколение личинок окукливается и дает крылатых самок и самцов.

7. Жизненные циклы с чередованием полового поколения (самцов и самок) с бесполом. После полового размножения самки откладывают оплодотворенные яйца, которые претерпевают полиэмбрионию. Это бесполое размножение на фазе зародыша. Яйцо претерпевает дробление, и зародыш на фазе морулы начинает размножаться путем почкования. Из одного яйца может образоваться несколько десятков зародышей. Такие

циклы по типу метагенеза характерны для некоторых паразитических насекомых — наездников, а также для растительноядных галлообразователей, например орехотворок.

Таким образом, классификацию жизненных циклов можно представить следующим образом.

I. Без чередования поколений:

- 1) с обоеполым половым размножением (майский жук);
- 2) с партеногенетическим размножением (высокогорные жуки, кузнечики);
- 3) с половым размножением гермафродитных особей (американская муха);
- 4) с половым размножением и частичным партеногенезом у полиморфных видов (пчелы).

II. С чередованием поколений:

- 1) гетерогония: чередование полового поколения и нескольких партеногенетических (тли, филлоксеры);
- 2) гетерогония: чередование полового поколения и нескольких педогенетических поколений (некоторые галлицы);
- 3) метагенез: чередование полового поколения с полиэмбрионией (наездники).

Сезонные циклы насекомых. Если под жизненным циклом понимается циклически повторяющаяся часть морфогенеза вида от одной фазы развития до одноименной, то под сезонным циклом развития понимается характеристика развития вида в течение сезонов одного года (от зимы до зимы).

Так, например, жизненный цикл майского жука протекает в течение 4—5 лет (от яйца до половозрелых имаго), а для сезонного цикла этого вида характерно, что весной перезимовавшие личинки окукливаются и молодые жуки размножаются. Летом, осенью и зимой встречаются их личинки разных возрастов. Число поколений, развивающихся в течение года, называется вольтинностью.

Различаются виды, дающие несколько поколений в год. Это поливольтинные виды. Например, комнатная муха может давать 2—3 поколения за сезон и зимует в фазе имаго. Большинство насекомых моновольтинные, дающие одно поколение за год.

Сезонные циклы насекомых в природе характеризуются календарными сроками встречаемости различных фаз развития. Важными особенностями сезонных циклов видов являются сроки их активной жизни и диапаузы (временной задержки развития) зимней или летней. Регуляцию жизненных циклов видов в соответствии с местными сезонными явлениями обеспечивают факторы среды и нейрогуморальная система организма.

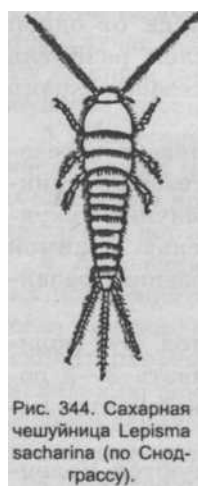
Классификация класса насекомых (Insecta-Ectognatha)

В основу подразделения класса насекомых на крупные систематические категории — подклассы, инфраклассы, отряды положены такие важнейшие особенности, как строение крыльев, ротового аппарата, тип постэмбрионального развития. Дополнительно используются и другие диагностические признаки.

Для таксономической характеристики родов и видов насекомых используется полный арсенал морфологических признаков, но при этом ведущее значение имеют жилкование крыльев, вариации в строении ротового аппарата, конечностей, гениталий. В последнее время шире используются микроморфологические признаки: состав и строение щетинок (хетом), сенсилл, структуры кутикулы и др.

Согласно современному воззрению, класс насекомых подразделяется на два подкласса: подкласс Первичнобескрылые (Apterygota) и подкласс Крылатые (Pterygota).

Подкласс Первичнобескрылые насекомые (Apterygota)



Насекомые характеризуются примитивными чертами организации. У них отсутствуют крылья. Их бескрылость первичная, так как их предки тоже были бескрылыми. Ротовой аппарат грызущий, слабоспециализированный. Ротовые части открытые, не втянутые в головную капсулу. Развитие прямое, без метаморфоза (аметаболия). Личинки отличаются от имаго только размером, пропорциями тела, хетомом. Линьки продолжаются и во взрослом состоянии. К подклассу относятся два отряда. Наиболее распространены представители отряда Thysanura — щетинохвосток. Представителем этого отряда является сахарная чешуйница (рис. 344).

Подкласс Крылатые насекомые (Pterygota)

Эти насекомые имеют крылья. Нелетающие виды имеют рудименты крыльев, свидетельствующие об их вторичной бескрылости. Ротовые аппараты разнообразные. Развитие с метаморфозом, неполным или пол-

ным. Среди крылатых насекомых (Pterygota) выделяют два инфракласса: инфракласс Древнекрылые (Palaeoptera) и инфракласс Новокрылые (Neoptera). Представители важнейших отрядов крылатых насекомых показаны на рис. 345.

Инфракласс Древнекрылые Palaeoptera включает более древних представителей крылатых насекомых. Из современных насекомых к ним относятся два отряда: отряд Стрекозы (Odonata) и отряд Поденки (Ephemeroptera). Их крылья не могут складываться на спине и имеют примитивное сетчатое жилкование. В полете движение крыльев происходит в одной плоскости. Ротовой аппарат грызущий. Развитие с неполным превращением. Личинки развиваются в воде и называются наядами, которые имеют провизорные органы (трахейные жабры и некоторые другие особенности).

У поденок сохранился древний признак — линька в имагинальном состоянии. Личинки последнего возраста линяют на субимаго, а последние — на имаго, которые приступают к размножению.

Инфракласс Новокрылые Neoptera — более высокоорганизованные насекомые. Их крылья могут складываться и лежать плоско на спине. Эта особенность позволила крылатым насекомым укрываться в трещинах, скажинах субстрата, что расширило их экологические возможности. При полете крылья движутся, описывая вершиной сложную траекторию с изменением плоскостей. Ротовые аппараты разнообразны. Развитие с полным и неполным превращением. Новокрылых (Neoptera) подразделяют на две серии отрядов с неполным и полным превращением: Hemimetabola и Holometabola.

Подкласс Первичнобескрылые насекомые (Apterygota)

Отряд Щетинохвостки (Thysanura). Это небольшие бескрылые насекомые от 8 до 20 мм с тремя членистыми хвостовыми нитями. Покровы тонкие, нежные, иногда с серебристыми чешуйками. Отсюда еще одно название представителей отряда — чешуйницы. Глазки простые, реже сложные. На брюшных сегментах снизу имеется несколько пар грифельков. Это рудименты брюшных конечностей. Они ведут скрытый образ жизни в пнях, лесной подстилке. Развитие — аметаболия (протоморфоз). В жилых помещениях человека встречается сахарная чешуйница (*Lepisma saccharina*, рис. 344), которая может повреждать бумагу, запасы продуктов. В нашей стране насчитывается 20 видов щетинохвосток.

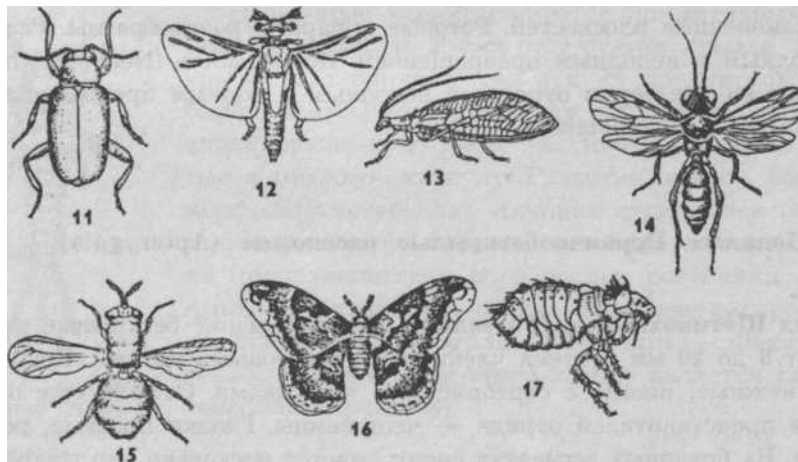
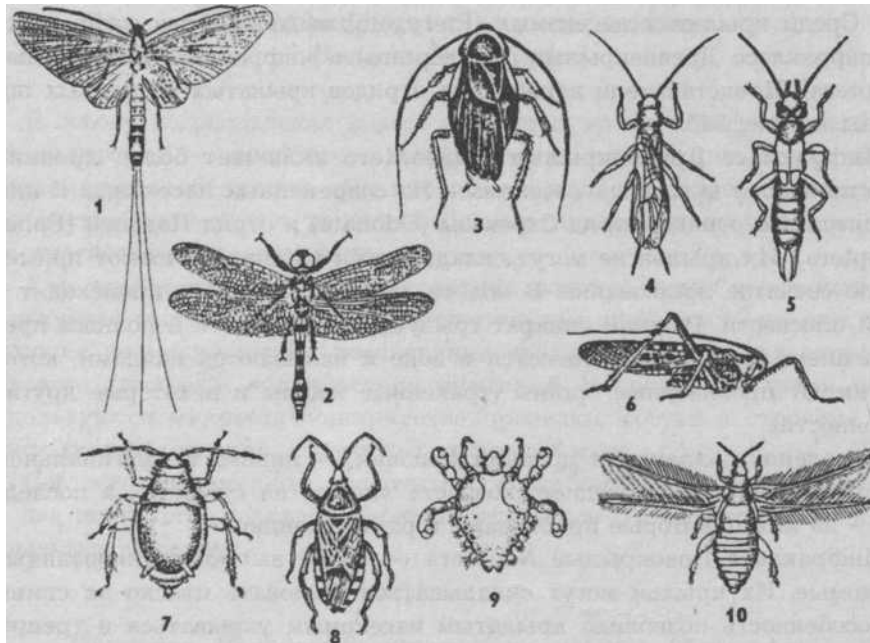


Рис. 345. Представители отрядов крылатых насекомых (по Барнсу): 1 — поденки Ephemeroptera, 2 — стрекозы Odonata, 3 — тараканы Blattodea, 4 — веснянка Plecoptera, 5 — уховертки Dermaptera, 6 — прямокрылые Orthoptera, 7 — равнокрылые хоботные Homoptera, 8 — клопы Hemiptera, 9 — вши Anoplura, 10 — трипсы Thysanoptera, 11 — жуки Coleoptera, 12 — веерокрылки Strepsiptera, 13 — сетчатокрылые Neuroptera, 14 — перепончатокрылые Hymenoptera, 15 — двукрылые Diptera, 16 — бабочки Lepidoptera, 17 — блохи Siphonaptera

Подкласс Крылатые насекомые (Pterygota)

Инфракласс Древнекрылые (Palaeoptera)

Отряд Поденки (Ephemeroptera). Поденки так названы потому, что крылатые имаго живут всего несколько часов и после размножения отмирают. Это изящные насекомые с сетчатыми крыльями неравной длины, с недоразвитыми ротовыми частями и тремя длинными хвостовыми нитями (рис. 345, 346).

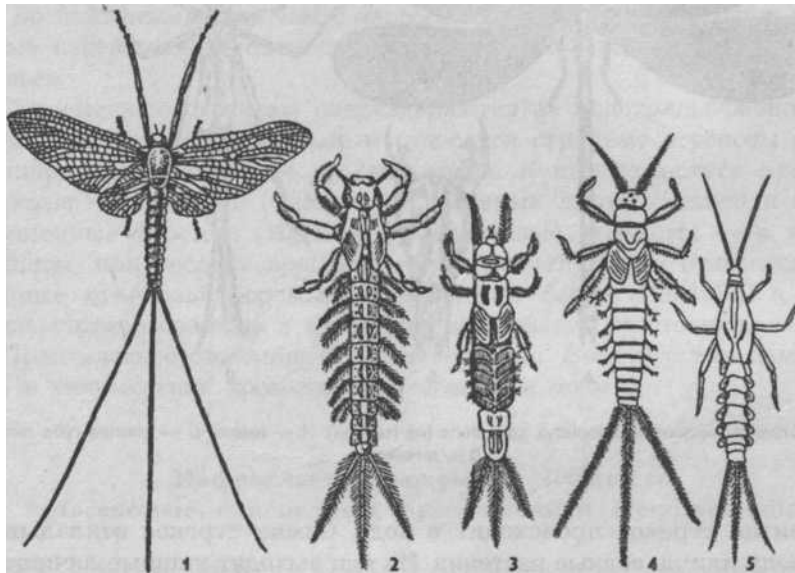


Рис. 346. Поденки: 1 — обыкновенная поденка *Ephemera vulgata*, 2—5 — личинки разных видов поденок (из Натали)

Поденки откладывают яйца в воду, из которых развиваются личинки с трахейными жабрами на брюшных сегментах. Личинки развиваются 2—3 года в воде и питаются растительными остатками. В отличие от имаго у них хорошо развит грызущий ротовой аппарат. Из личинки последнего возраста вначале вылупляется субимаго, а из последнего — имаго. Лёт поденок обычно массовый и происходит в сумерках по берегам рек, озер. Наиболее обычна обыкновенная поденка (*Ephemera vulgata*).

Отряд Стрекозы (Odonata). Стрекозы — активно летающие насекомые с вытянутым, иногда ярко окрашенным телом, с длинными прозрачными крыльями, пронизанными густой сетью жилок, с подвижной голо-

вой (рис. 347). На голове стрекоз расположены очень крупные глаза, которые иногда смыкаются на темени. Усики короткие. Ротовой аппарат грызущий. Взрослые стрекозы охотятся на лету за комарами и другими насекомыми.

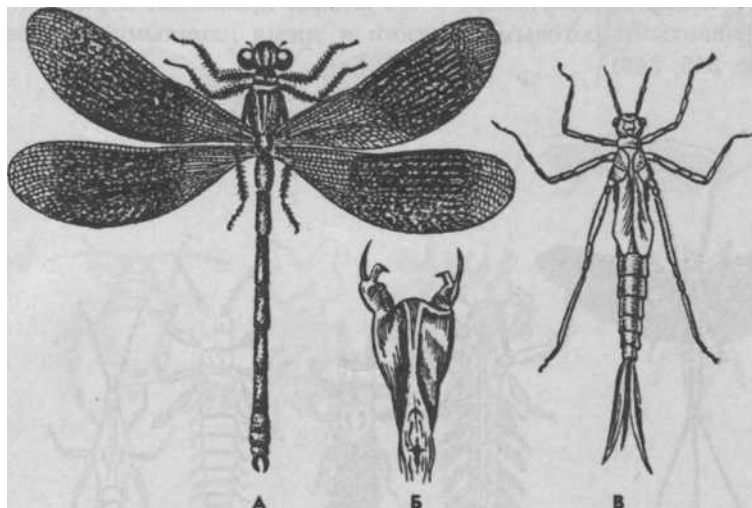


Рис. 347. Стрекоза красотка *Calopteryx splendens* (из Натали): А — имаго, Б — нижняя губа личинки. В — личинка

Развитие стрекоз происходит в воде. Самки стрекоз откладывают яйца в воду или на водные растения. Из яиц выходят хищные личинки — наяды, мало похожие на имаго (рис. 347, В). У них имеется особый орган захвата пищи — маска. Это видоизмененная нижняя губа. В неактивном состоянии маска прикрывает всю нижнюю часть головы личинки, а во время охоты она выбрасывается вперед. На конце маски имеются смыкающиеся крючки, которыми захватывается добыча. После захвата добычи коленчатый сустав основания маски складывается и пища подносится к челюстям. Личинки стрекоз питаются личинками комаров, поденок и другими водными беспозвоночными. Дышат личинки стрекоз кислородом, растворенным в воде, при помощи трахейных жабер. У личинок одних видов стрекоз трахейные жаберы наружные в форме трех листовидных придатков на заднем конце брюшка, а у других имеются внутренние трахейные жаберы. Функцию внутренних трахейных жабер выполняет задний отдел кишки, оплетенный трахеями. Личинки набирают воду в заднюю кишку, что соответствует вдоху, а затем выталкивают ее через анальное

отверстие, что соответствует выдоху. Кислород из воды поступает в трахейную систему через стенки задней кишки. Передвигаются личинки стрекоз по субстрату при помощи ног, а плавают изгибая тело или «реактивно», за счет выталкивания струи воды из задней кишки. Личинки последнего возраста вылезают из воды, линяют, а из личиночного экзuvia выходят взрослые стрекозы. Молодые имаго расправляют мягкие крылья, их покровы затвердевают, и через несколько часов после вылупления они готовы к полету.

Всего известно около 4500 видов стрекоз. В России встречается около 160 видов. Стрекозы — одна из самых древних групп насекомых, известных по ископаемым остаткам с карбона. К ним близки вымершие древнекрылые насекомые — палеодиктиоптеры, достигавшие 90 см в размахе крыльев.

Современные стрекозы подразделяются на подотряды равнокрылых и разнокрылых. К равнокрылым относятся стройные стрекозы с узким брюшком, складывающие крылья вверх. К ним относятся яркосиние стрекозы — красотки (*Calopteryx*), зеленые лютки (*Lestes*) и скромно окрашенные стрелки (*Agrion*). Разнокрылые стрекозы — с толстым брюшком, при посадке крылья не складывают. К ним относятся самые крупные стрекозы: коромысло (*Aeschna*), бабки (*Cordulia*) и др. Эта группа стрекоз способна к миграциям на большие расстояния.

Практическое значение стрекоз невелико. Вместе с тем заметна их роль в уничтожении кровососущих комаров и мошек.

Инфракласс Новокрылые (Ncoptera) Насекомые с неполным превращением Hemimetabola.

Эта серия отрядов из новокрылых насекомых включает наиболее примитивных представителей инфракласса наряду с сильно специализированными. Характерными фазами развития являются: яйцо — нимфа — имаго. Ротовые аппараты преимущественно грызущего типа или колюще-сосущие.

Среди Hemimetabola выделяют ортоптероидную группу отрядов (надотряд Orthopteroidea) с грызущим ротовым аппаратом, исходно пильчатым яйцекладом и полным жилкованием. Эта группа названа в соответствии с наиболее типичным отрядом Orthoptera — прямокрылые. К группе относятся отряды: тараканов, богомолов, термитов, прямокрылых, палочников, ухверток.

Вторую — гемиптероидную группу отрядов (надотряд Hemipteroidea) составляют насекомые с грызуще-сосущим и колюще-сосущим ротовым аппаратом и со вторично упрощенными крыльями. Центральный отряд в этой группе представлен полужесткокрылыми (Hemiptera), и потому

группа получила название «гемиптероидная». К ним относятся такие отряды, как сеноеды, пухоеды, власоеды, вши, трипсы, полужесткокрылые (клопы) и равнокрылые.

Отряд Таракановые (Blattodea). Таракановые обладают уплощенным телом, головкой, подогнутой под переднегрудь, длинными антеннами, хорошо развитым грызущим ротовым аппаратом. Передняя пара крыльев у них кожистая, а задние крылья перепончатые, складывающиеся веерообразно. Нередко крылья недоразвиты, особенно у самок. На заднем конце тела имеются церки, а у самцов еще и грифельки.

Тараканы откладывают яйца в оотеках, т. е. в оболочке, которая выделяется придаточными железами самок. В каждой оотеке помещается несколько десятков яиц. Оотеки могут долго находиться в покое и переживать неблагоприятные условия.

Всего известно 2500 видов тараканов. В основном они — обитатели тропиков, но некоторые синантропные виды встречаются повсюду в жилищах человека. В нашей стране около 50 видов тараканов, большинство из которых обитает в южных широтах.

В природных условиях тараканы питаются как сапрофаги и живут в лесной подстилке, разрушающейся древесине, почве. В лесах Европы широко встречается лапландский таракан (*Ectobius lapponicus*, рис. 348). Этот вид встречается от тундры до лесостепи. Внешне этот вид похож на рыжего домового таракана.

В жилищах человека обычно встречаются черный таракан (*Blatta orientalis*) и рыжий таракан, или прусак (*Blatella germanica*, рис. 349). Первый вид более крупный (18—13 мм), черной окраски. Самки черного таракана с недоразвитыми крыльями. Развитие длится около четырех лет. Завезен в Европу из тропиков около 300 лет назад. Рыжий таракан мельче (10—13 мм). Крылья развиты у самцов и самок. Развитие длится около 5—6 месяцев. В Америке широко распространен очень крупный синантропный вид — американский таракан (*Periplaneta americana*). Синантропные тараканы опасны для человека, так как загрязняют продукты, разносят болезнетворные бактерии и яйца гельминтов. Поэтому важно проводить санитарно-эпидемиологические мероприятия по борьбе с тараканами.

Отряд Богомолы (Mantodea). Своеобразная группа хищных насекомых, встречающихся в южных широтах. Это подкарауливающие хищники. Богомолами они названы потому, что, подкарауливая добычу, принимают «богомольную позу» — со сложенными вместе передними конечностями. У них хорошо выражен миметизм — сходство с окружающей обстановкой. Богомол похож на зеленый или бурый побег. Конечности напоминают черешки листьев или ветки, а крылья похожи на листья.

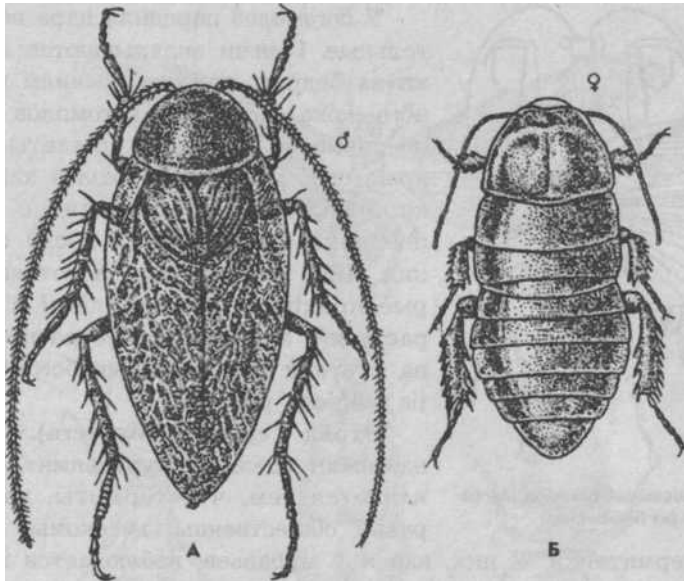


Рис. 348. Тараканы: А — лапландский *Ectobius lapponicus*, Б — реликтовый *Cryptocercus relictus* (из Бей-Биенко)

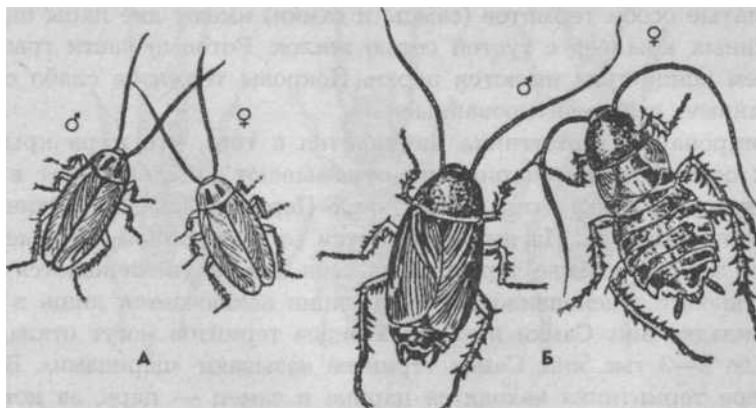


Рис. 349. Тараканы: А — прусак *Blattella germanica*, Б — черный таракан *Blatta orientalis* (из Гилярова)

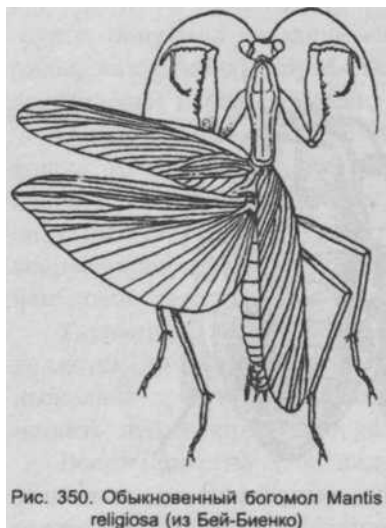


Рис. 350. Обыкновенный богомол *Mantis religiosa* (из Бей-Биенко)

У богомоллов передняя пара ног хватательные. Голени вкладываются в желобки на бедрах, подобно лезвиям перочинного ножа. Крылья у богомоллов развиты по-разному. Имеются крылатые и бескрылые виды. Для богомоллов характерен каннибализм. Распространено явление поедания самкой самца после спаривания. Яйца откладывают в оотеках, которые прикрепляются самками к стеблям растений. У нас наиболее распространен на юге вид обыкновенный богомол (*Mantis religiosa*, рис. 350).

Отряд Термиты (Isoptera). Термитов называют «белыми муравьями». Это объясняется тем, что термиты, как и муравьи, общественные насекомые и строят

гнезда - термитники. У них, как и у муравьев, наблюдается полиморфизм особей (рис. 351). В составе семьи термитов имеются крылатые самцы, самки и бескрылые неполовозрелые рабочие и солдаты мужского и женского пола. Однако это сходство поверхностное. Термиты, в отличие от муравьев, насекомые с неполным превращением, со скрытым образом жизни и питаются преимущественно древесиной и плесневыми грибами. А муравьи, как известно, развиваются с полным превращением и обычно питаются животной пищей.

Крылатые особи термитов (самцы и самки) имеют две пары одинаковых длинных крыльев с густой сетью жилок. Ротовые части грызущие. На заднем конце тела имеются церки. Покровы термитов слабо склеротизированные, депигментированные.

Формирование термитника начинается с того, что пара крылатых половых особей после спаривания отламывают крылья, роют в почве ходы, в которых самка откладывает яйца. Первое поколение личинок выкармливают родители. Из них образуются рабочие особи, которые затем берут все заботы о семье термитов на себя. Самка увеличивается в размерах, становится неподвижной. Ее функция заключается лишь в постоянной откладке яиц. Самки некоторых видов термитов могут откладывать в сутки до 2—3 тыс. яиц. Самок термитов называют «царицами». В крупной камере термитника находятся царица и самец — царь, за которыми ухаживают рабочие особи. Рабочие выполняют множество функций: заботу о потомстве, строительство гнезда, разведение культуры грибов, служащих им пищей. Защиту гнезда выполняют специализированные особи — солдаты с крупной головой и сильными челюстями (рис. 351).

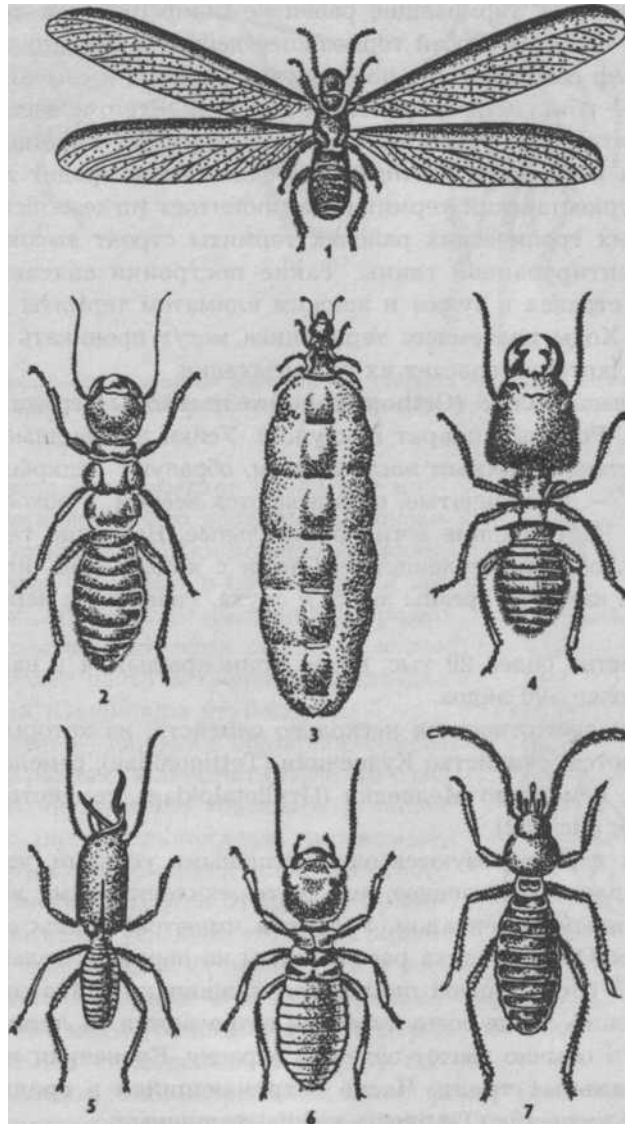


Рис. 351. Термиты: 1 — молодая крылатая самка *Termes spinosus*, 2 — самец, сбросивший крылья *Hodotermes ochraceus*, 3 — самка *Termes gilvus* с яйцами, 4, 5 — солдаты *Termes spinosus* и *Capritermes speciosus*, 6 — рабочий *Hodotermes ochraceus*, 7 — солдат *Eutermes tenuirostris* (из Натали)

Самки выделяют вещества, слизываемые нимфами. Эти выделения содержат феромоны, тормозящие развитие нимф (рабочих термитов). В случае гибели половых особей тормозящее действие феромонов снимается и часть нимф развивается в половозрелых самцов и самок.

Термиты — обитатели тропических областей. Всего известно 2500 видов, из них пять видов термитов встречаются на юге Украины, Кавказе, Средней Азии и Дальнем Востоке. В Средней Азии вредит деревянным постройкам туркестанский термит (*Acanthotermes turkestanicus*).

Во влажных тропических районах термиты строят высокие термитники из цементированной глины. Такие постройки спасают колонию от дождей. В странах с сухим и жарким климатом термиты живут глубоко в почве. Ходы подземного термитника могут проникать на глубину до 12 м. Эта адаптация спасает их от высыхания.

Отряд Прямокрылые (Orthoptera). Это насекомые средних и крупных размеров. Ротовой аппарат грызущий. Усики нитевидные. Передние крылья кожистые, с прямым жилкованием, образуют надкрылья. Вторая пара крыльев — перепончатые, складываются веером, в покое прикрыты надкрыльями. Часто задние ноги прыгательные. На конце тела прищипываются церки, обычно нечленистые. Самки с яйцекладом, иногда длинным. У многих имеются органы звука и слуха. Развитие с неполным превращением.

Всего известно более 20 тыс. видов прямокрылых, а в нашей стране встречается более 700 видов.

К прямокрылым относится несколько семейств, из которых наиболее часто встречаются: семейство Кузнечики (*Tettigonidae*), семейство Сверчки (*Gryllidae*), семейство Медведки (*Gryllotalpidae*), семейство Саранчовые (*Acrididae*, рис. 352).

Кузнечики характеризуются очень длинными усиками, часто превышающими по длине собственное тело, четырехчлениковыми лапками, хорошо выраженным яйцекладом. У самцов имеются органы стрекотания на надкрыльях. Органы слуха расположены на передних голеньях. Кузнечики питаются растительной пищей или хищничают. Яйца откладывают в стебли растений. Чаще всего кузнечики встречаются на лугах, держатся на растениях и обычно имеют зеленую окраску. Кузнечики издают красивые музыкальные трели. Часто встречающийся в средней полосе обыкновенный кузнечик (*Tettigonia viridis*) хищничает.

Сверчки отличаются от кузнечиков трехчлениковыми лапками, более темной окраской. Они питаются растениями. Яйца откладывают в стебли или почву. У нас наиболее вредным является степной сверчок (*Gryllus desertus*). В домах нередко встречается домовый сверчок (*Acheta domestica*), питающийся пищевыми остатками.

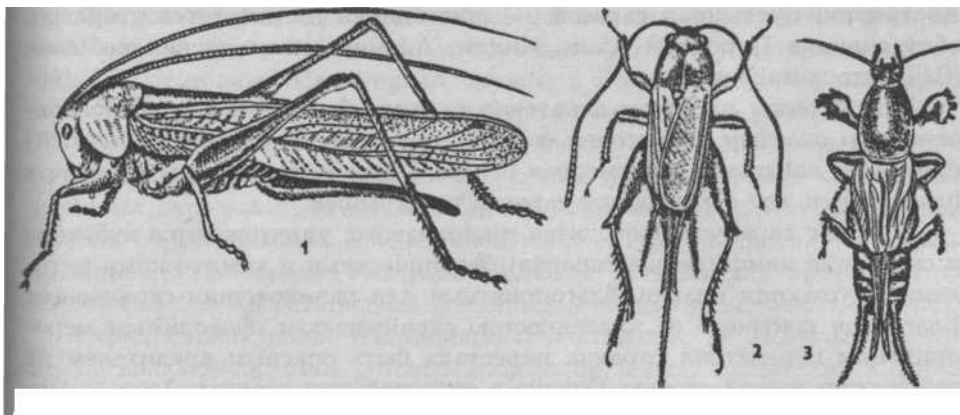


Рис. 352. Прямокрылые: 1 — кузнечик обыкновенный *Tettigonia viridis*, 2 — сверчок степной *Gryllus desertus*, 3 — медведка обыкновенная *Gryllotalpa gryllotalpa* (из Натали)

К сверчковым примыкает семейство медведок (*Gryllotalpidae*). Это роющие прямокрылые с копательными передними ногами, вальковатым телом. Они роют в почве ходы и поедают корни, корнеплоды растений. Нередко наносят существенный вред овощным культурам. Наиболее часто встречается медведка обыкновенная (*Gryllotalpa gryllotalpa*).

Саранчовые — наиболее обширное семейство прямокрылых. Известно около 10 тыс. видов, в том числе около 500 видов в нашей стране. Это растительноядные насекомые, среди которых много вредителей сельского хозяйства. Они отличаются от других прямокрылых короткими усиками, коротким крючкообразным яйцекладом. Органы слуха у них расположены на первом сегменте брюшка. Звуки издают самцы трением задних бедер о надкрылья. Яйца откладывают в почву в вырытые яйцекладом ямки. Яйцекладка имеет форму мешочка с земляными стенками и называется кубышкой (рис. 353). В образовании кубышки играют роль выделения придаточных желез самок. Пенистые выделения скрепляют частицы почвы вокруг яиц и образуют земляные стенки кубышки.

К наиболее вредным саранчовым относятся: перелетная, или азиатская, саранча (*Locusta migratoria*), распространенная в Евразии, Африке,

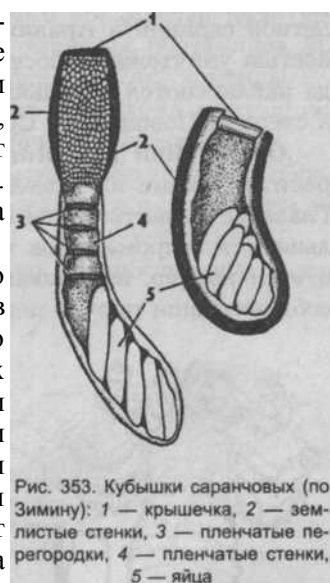


Рис. 353. Кубышки саранчовых (по Зимину): 1 — крышечка, 2 — землистые стенки, 3 — пленчатые перегородки, 4 — пленчатые стенки, 5 — яйца

Австралии; пустынная саранча — шистоцерка (*Schistocerca gregaria*), обитающая в Передней Азии, Индии, Африке; итальянская кобылка (*Calliptamus italicus*).

В недалеком прошлом азиатская саранча была самым распространенным и опасным вредителем на территории нашей страны. В дальнейшем была налажена планомерная борьба с саранчой, главным образом в плавнях рек, где отрождается саранча из кубышек.

Борьба с саранчой проводится многопланово: уничтожаются кубышки и скопления нимф (пешая саранча) механическими и химическими методами, осушаются плавни, благоприятные для размножения саранчовых. Благодаря контролю за численностью саранчовых и проводимым мероприятиям перелетная саранча перестала быть опасным вредителем на территории нашей страны. Однако в сопредельных странах Азии и Африки перелетная саранча наносит колоссальные убытки сельскому хозяйству. Служба России по защите растений от вредителей оказывает помощь другим странам в борьбе с вредными саранчовыми.

В 80-х годах зарегистрированы мощные вспышки численности перелетной саранчи в Аравии и северо-восточной Африке, где ею были полностью уничтожены посевы культурных растений. В нашей стране иногда наблюдаются локальные вспышки численности нестадных саранчовых в степном Поволжье и Средней Азии.

Отряд Вши (Anoplura). Вши — вторичнобескрылые насекомые, паразитирующие на млекопитающих. Ротовой аппарат колюще-сосущий. Глаза не развиты. Ноги цепляющиеся. Коготок лапок загибается и вкладывается в промежуток между двумя шпорами голени, и при этом образуется кольцо, охватывающее волос хозяина. Благодаря такому приспособлению вши прочно держатся на волосах.

Всего известно около 150 видов вшей, паразитирующих на разных видах млекопитающих. Например, на коровах паразитирует бычья вошь, на оленях — оленья, на тюленях — тюленья. У тюленей вши живут в ноздрях.

У человека паразитирует человеческая вошь (*Pediculus humanus*), которая образует две формы: головную и платяную (рис. 354). Первая форма паразитирует на голове и откладывает яйца — гниды на волосах. Вторая форма паразитирует на теле человека и откладывает яйца в складках одежды. Реже встречается лобковая вошь (*Phthirus pubis*). Близкие виды этого рода встречаются на человекообразных обезьянах, что свидетельствует о родстве человека с обезьянами.

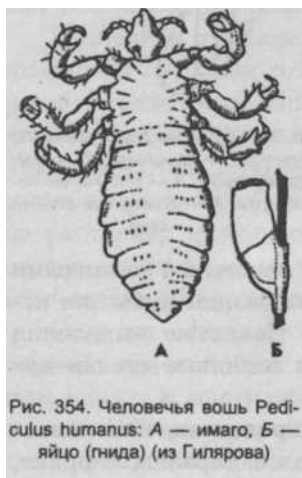


Рис. 354. Человечья вошь *Pediculus humanus*: А — имаго, Б — яйцо (гнида) (из Гилярова)

Человечья вошь передает опасные заболевания — сыпной и возвратный тиф. В первую мировую и гражданскую войну потери людей от тифа были велики. Санитарная служба в России предотвратила опасность эпидемии тифа во время Великой Отечественной войны.

Борьба со вшами осуществляется прежде всего соблюдением личной гигиены. От головной вши легко избавиться путем втирания керосиновой эмульсии перед мытьем головы. Одежда, зараженная платяными вшами, должна обрабатываться при высокой температуре (кипячение и проглаживание). В больницах, госпиталях одежда больных для профилактики обрабатывается инсектицидами в специальных дезинсекционных камерах.

Отряд Равнокрылые (Homoptera). Равнокрылые — наземные насекомые с колюще-сосущим ротовым аппаратом в виде членистого хоботка, с двумя парами тонких крыльев. Крылья в покое складываются кровлеобразно. Задние крылья иногда редуцированы. Питаются клеточным соком растений.

К равнокрылым хоботным относится более 30 тыс. видов. В нашей стране встречается 4 тыс. видов. Среди них много вредителей культурных растений. Отряд подразделяется на шесть основных подотрядов. Из них важнейшими являются: цикадовые, листоблошки, тли, кокциды.

К **цикадовым** (Auchenorrhyncha) относятся семейства настоящих певчих цикад (Cicadidae), цикадок (Jassidae) и пенниц (Cercopidae).

Певчие цикады — крупные насекомые, обитающие главным образом в тропиках. Около 2 тыс. видов цикад встречаются в частности на Кавказе, в Крыму, Средней Азии.

Дубовая цикада (*Tibicen haematodes*) широко распространена в наших южных дубравах.

Горная цикада (*Cicadetta montana*) заходит на север до юга Московской области (рис. 355). Ее распространение связано с дубравами. Нимфы цикад развиваются в почве несколько лет. Нимфы роют вертикальные норки и питаются соками корней деревьев. Взрослые насекомые живут лишь один сезон, держатся на деревьях, питаются соками стеблей. Цикады издают стрекочущие звуки. Органы звука и слуха у них расположены на нижней поверхности заднегруди.

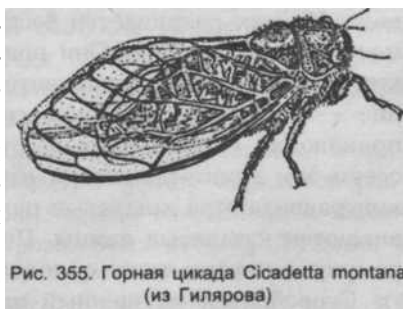


Рис. 355. Горная цикада *Cicadetta montana* (из Гилярова)

Пенницы, или слюнявицы (Cercopidae), — мелкие сосущие насекомые, питающиеся на стеблях растений. Их личинки выделяют из ануса пену, которая защищает их нежное тело от высыхания и от врагов. Нередко на траве видны скопления пены, выделяемой личинками пенниц,

напоминающие скопления слюны. Поэтому в народе они получили название «кукушкины слюнки». У нас на лугах особенно часто встречается обыкновенная слюнявица (*Philaenus spumarius*).

Настоящие цикадки (*Psylloidea*) многочисленны на травянистых растениях. Они быстро перелетают с места на место. Это небольшие по размеру сосущие насекомые, похожие по габитусу на певчих цикад. Среди цикадок встречаются вредители сельского хозяйства, некоторые из них переносят вирусные заболевания растений.

Подотряд Листоблошек (*Psylloidea*) объединяет мелких крылатых насекомых с нежными покровами. В нашей стране около 100 видов листоблошек. Листоблошки сосут соки из растений, но не усваивают весь содержащийся в пище сахар, и потому их экскременты сладкие. Побег растений, на которых развиваются листоблошки, часто липкие от их сладких выделений, которыми часто лакомятся муравьи, мухи и даже пчелы.

На яблоне часто встречается яблоневая листоблошка — медяница. Их нимфы повреждают почки и бутоны яблони. На ольхе развивается ольховая листоблошка. Ее нимфы выделяют восковые нити, и они похожи на пушинки.

Подотряд Тли (*Aphidodea*) — обширная группа равнокрылых хоботных, имеющая существенное значение как вредители растений.

Тли — мелкие сосущие насекомые, похожие на листоблошек (рис. 356). Но в отличие от листоблошек они не способны прыгать — бедра их ног не утолщены. Обычно у тлей имеется на пятом брюшном сегменте пара восковых трубочек. Тли характеризуются сложным жизненным циклом со сменой поколений.

Рассмотрим типичный жизненный цикл тлей на примере черемухово-овсяной тли. На ветках черемухи зимуют оплодотворенные яйца этого вида. Из них развивается бескрылое поколение партеногенетических самок — основательниц. Они рожают второе поколение партеногенетических самок, которые окрыляются и перелетают на другое кормовое растение — овес. Это поколение самок называют эмигрантами. На овсе они производят снова бескрылое поколение партеногенетических самок. К осени эти самки-полоноски откладывают яйца двух типов. Из крупных яиц развиваются крылатые панмиктические самки, а из мелких яиц развиваются крылатые самцы. После спаривания самки перелетают на черемуху и откладывают оплодотворенные яйца.

Своеобразен жизненный цикл у опасного вредителя — виноградной филлоксеры (*Viteus vitifolii*). У этого вида вместо смены кормового растения в процессе жизненного цикла наблюдается миграция с надземных частей виноградной лозы на корни (рис. 357). Такой цикл у филлоксеры наблюдается только на ее родине — в Америке, а в Европе, куда этот вид был завезен, развивается лишь корневая форма.

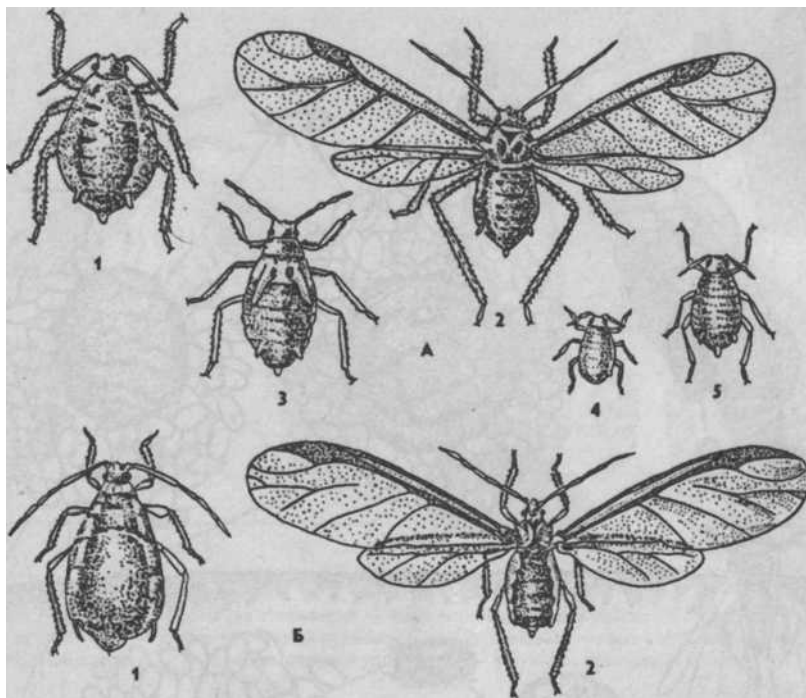


Рис. 356. Представители подотряда тлей: А — капустная тля *Brevicoryne brassicae* (из Натали): 1 — бескрылая самка, 2 — крылатая самка, 3 — нимфа, 4, 5 — личинки разных возрастов; Б — черемухово-овсяная тля *Siphonaphis padi*: 1 — бескрылая самка, 2 — крылатая самка

В нашей стране известно более 1000 видов тлей. Наибольший вред приносят такие виды тли, как яблонная, капустная, свекловичная, персиковая, хлопковая. Из завезенных видов опасным вредителем яблони является кровяная тля. Особую группу среди тлей представляют хермесы, повреждающие хвойные породы. В результате повреждения хвои хермесами образуется шишкоподобный галл на вершине побега.

Подотряд Кокциды (*Coccodea*), к которым относятся червецы и щитовки, представляет крайне специализированную группу паразитов растений. У них выражен половой диморфизм: самцы крылатые, а самки бескрылые, часто неподвижные, с редуцированными ногами. Личинки в большинстве случаев также неподвижны.

Кокциды — неподвижные, присосавшиеся паразиты растений. Их тело покрыто либо щитком, либо восковыми выделениями. На яблоне часто встречается запятовидная щитовка, тело которой прикрыто щитком в форме запятой. На ветвях яблони щитовки подобны мелким бугоркам коры. Они неподвижны и не похожи на насекомых. Только отделив щитовку от коры, снизу можно разглядеть живое тело насекомого (рис. 358).

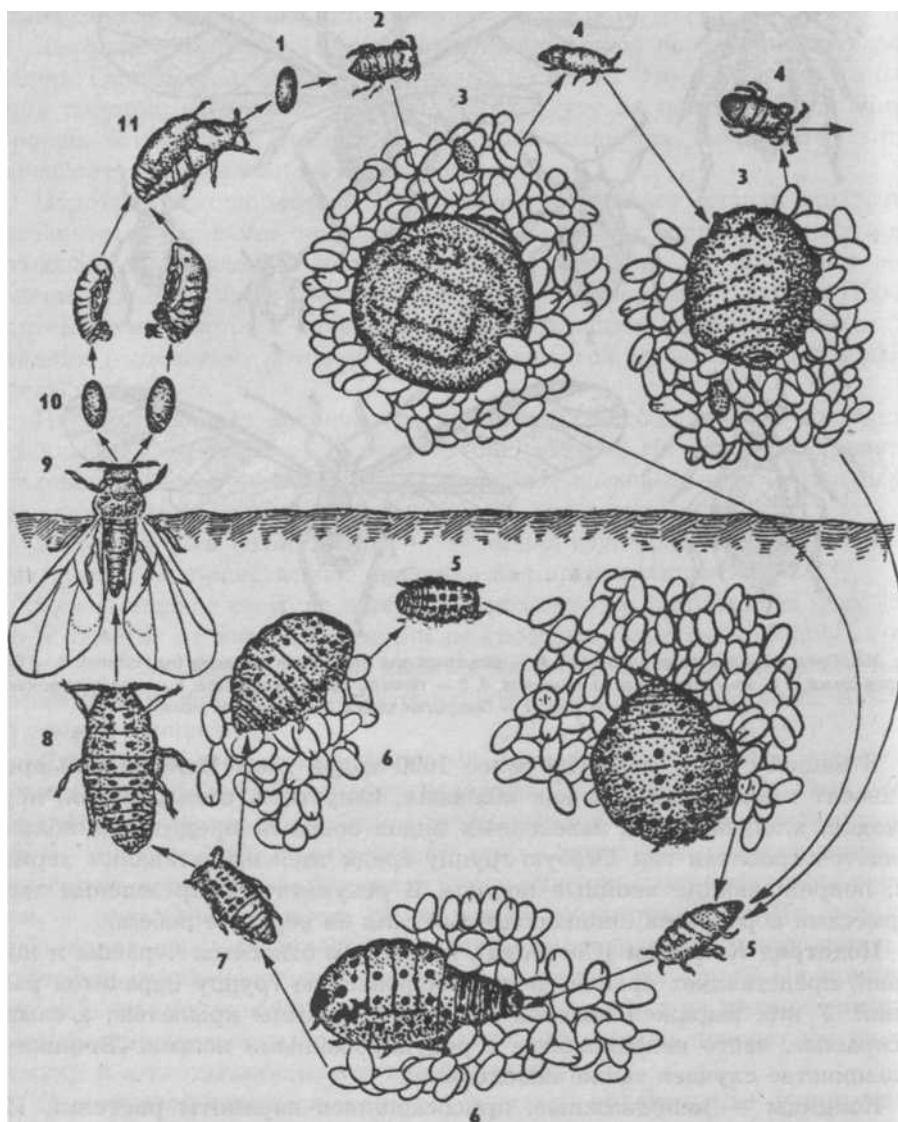


Рис. 357. Цикл развития филлоксеры (из Натали): 1 — яйцо, 2 — самка-основательница, 3 — яйцекладущая самка, 4 — личинка, 5 — зимовавшая личинка, 6 — яйцекладущая самка корневой тли, 7 — личинка корневой филлоксеры, 8 — нимфа, 9 — крылатая форма, 10 — ее яйца, 11 — спаривание

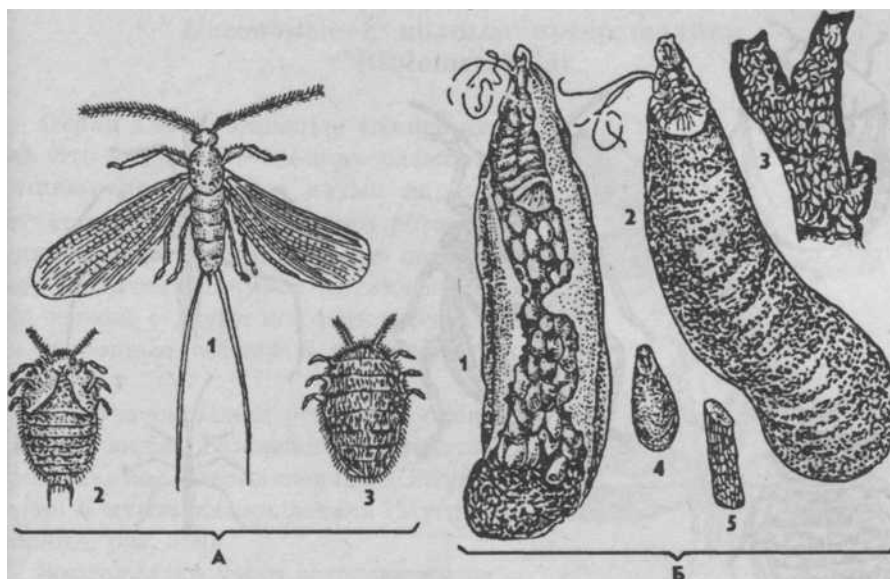


Рис. 358. Червецы и щитовки (из Натали): А — кошениль *Dactylopius coccus*: 1 — самец, 2 — самка с брюшной стороны, 3 — самка со спинной стороны; Б — запятовидный червец *Lepidosaphes ulmi*: 1 — самка с брюшной стороны, 2 — самка с спинной стороны, 3 — веточка с самками, 4 — самец, 5 — веточка с самцами

Червецы часто выделяют на спине восковые или лаковые выделения. К полезным червецам относится лаковый червец, которого культивируют в Южной Азии для получения шеллака. Из некоторых червецов получают краску — кармин. На юге большой вред наносят субтропическим культурам калифорнийская щитовка и австралийский червец — ицерия.

В борьбе с тлей и кокцидами наряду с химическими мерами используют энтомофагов: хищных божьих коровок и паразитических перепончатокрылых — хальцид.

Отряд Полужесткокрылые, или Клопы (Hemiptera). По особенностям строения полужесткокрылые близки к равнокрылым хоботным, но отличаются полужесткими передними крыльями, колющим членистым хоботком, отходящим от передней части головы. Крылья в покое сложены на спине плоско (рис. 359). Развитие с неполным превращением.

Полужесткокрылые питаются соками растений или хищничают, высасывая гемолимфу из насекомых, реже являются кровососами птиц или млекопитающих.

Для клопов характерны пахучие железы, протоки которых открываются на заднегруди у имаго и на брюшных сегментах у нимф. Ядовитый секрет этих желез имеет защитное значение.

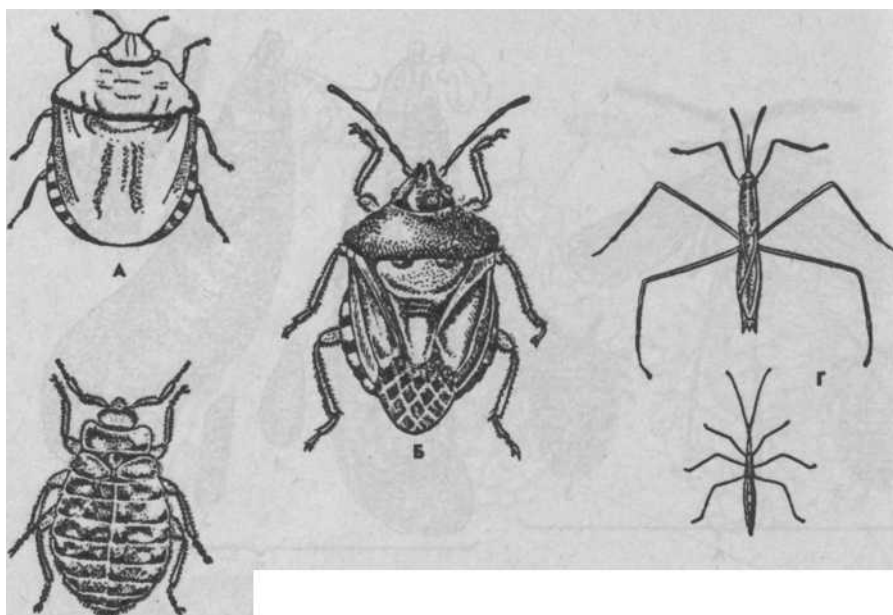


Рис. 359. Полужесткокрылые (из Натали): А — клоп-черепашка *Eurygaster integriceps*, Б — ягодный клоп *Dolycoris baccarum*, В — постельный клоп *Cimex lectularius*, Г — водомерки *Gerris* и *Naucoris*

Всего известно более 30 тыс. видов клопов. Среди клопов много открытоживущих растительноядных форм (щитники, слепняки). На растениях встречаются хищные клопы — хищнецы. Водные клопы — хищники, которые охотятся за насекомыми и другими мелкими беспозвоночными. К ним относятся водомерки, охотящиеся на поверхности воды, а также гладыши и водяные скорпионы, настигающие добычу в толще воды. Некоторые водомерки обитают на поверхности воды в морях.

Мелкие клопы — вредители сельского хозяйства. Наиболее опасны вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*), наносящая ущерб зерновым культурам, крестоцветные клопы рода *Eurydema*. Некоторые виды хищных клопов используются в биологической борьбе. Так, например, американский клоп (*Perilus bioculatus*) культивируется как истребитель колорадского жука.

Особое семейство образуют клопы-кровососы (Cimicidae), к которым относится постельный клоп (*Cimex lectularius*), питающийся кровью человека. Это плоские, вторичнобескрылые насекомые. Днем они прячутся в щелях стен, мебели, а ночью нападают на человека. Самка клопов откладывает до 200 яиц. Постельные клопы — показатель антисанитарного состояния жилищных условий. С клопами проводятся химическая борьба и предупредительные санитарные меры.

Насекомые с полным превращением (Holometabola)

Отряд Сетчатокрылые (Neuroptera). Это крупные и средних размеров хищные насекомые с двумя парами сетчатых крыльев, грызущим ротовым аппаратом. Личинки с тремя парами ног, заканчивающимися пятичлениковой лапкой с двумя коготками. Куколки свободные, иногда в волокнистом коконе.

К сетчатокрылым относится около 3,5 тыс. видов. Важнейшие семейства представлены золотоглазками (Chrysopidae) и муравьиными львами (Myrmeleonidae, рис. 360).

Золотоглазки часто встречаются на цветах. Наиболее обычны золотоглазки рода *Chrysopa* (рис. 360). У них бледно-зеленое тело, золотые глаза и неприятный запах. Яйца на стебельках, прикрепляются к растениям. Личинки золотоглазок считают активными энтомофагами, снижающими численность равнокрылых хоботных.

Муравьиные львы внешне похожи на стрекоз (рис. 360), но отличаются машущим полетом, булабовидными усиками и другими признаками. Их личинки мешковидной формы живут в песке. Над их норкой образуется воронка, в которую, как в ловушку, попадают муравьи и другие насекомые. Личинки муравьиных львов сидят в песке на дне воронки и съедают попадающихся в нее насекомых. За хищный нрав личинок эти насекомые и получили название «львов».

Отряд Жесткокрылые, или Жуки (Coleoptera). У жуков, в отличие от других насекомых, передние крылья превращены в жесткие надкрылья без жилок, которые в покое прикрывают задние перепончатые крылья. Функционально их можно считать двукрылыми насекомыми, так как они летают при помощи только одной (задней) пары крыльев. Ротовой аппарат у жуков грызущий, и они питаются твердой пищей. Глаза только фасеточные.

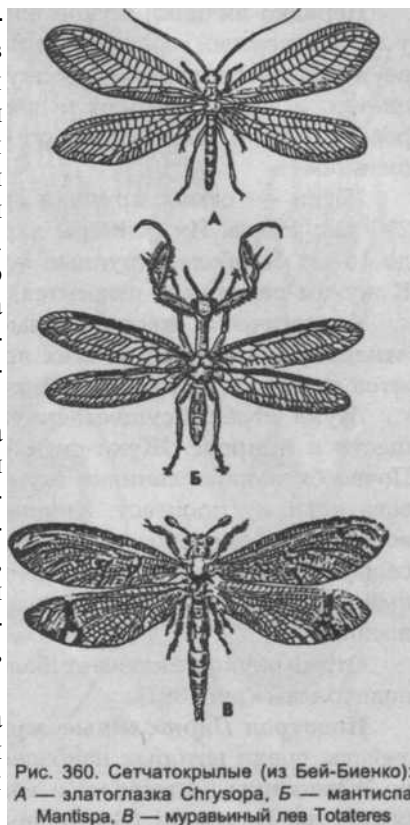


Рис. 360. Сетчатокрылые (из Бей-Биенко):
А — золотоглазка *Chrysopa*, Б — мантида
Mantispa, В — муравьиный лев *Totatere*

Личинки жуков с крупной склеротизированной головой и тремя парами ног, которые могут быть редуцированы. Брюшных ложноножек у личинок жуков не бывает.

Нередко личинки жуков живут в другой среде, чем имаго. Например, у жуков-хрущей, обитающих на растениях, личинки развиваются в почве и питаются корнями, у жуков-усачей, встречающихся на листьях, цветах, личинки обитают в древесине, а у жуков-листоедов, божьих коровок имаго и личинки живут в сходной среде, и у них общие объекты питания.

Жуки — самая крупная группа насекомых, насчитывающая около 250 тыс. видов. Их размеры варьируют от нескольких долей миллиметра до 15 см. Наиболее крупные жуки встречаются в тропических областях. К жукам-великанам относится, например, жук-голиаф (*Goliathus*).

Биологически жесткокрылые разнообразны. Они встречаются во всех ландшафтных зонах, во всех ярусах биоценозов суши. Среди жуков имеются хищники, фитофаги, сапрофаги, некрофаги, копрофаги.

Жуки играют существенную роль в биологическом круговороте веществ в природе. Жуки-фитофаги утилизируют растительные остатки. Почвообитающие личинки жуков — сапрофаги способствуют почвообразовательному процессу. Хищные жуки регулируют численность беспозвоночных в биоценозах. Но среди жуков немало серьезных вредителей сельского хозяйства (колорадский жук, свекловичный долгоносик, яблонный цветоед, хрущи и др.), а также леса (короеды, усачи, златки, долгоносики).

Отряд жуков включает более 100 семейств, относящихся к четырем подотрядам (рис. 361).

Подотряд *Плотоядные жуки (Adephaga)* включает всего восемь семейств, среди которых наиболее многочисленны: сухопутные — семейство Жужелицы (*Carabidae*) и водные — семейство Плавунцы (*Dytiscidae*), семейство Вертячки (*Gyrinidae*). Плотоядные жуки в большинстве хищники. У них неподвижные тазики задних ног, лапки пятичлениковые, нитевидные усики.

Жужелицы — активно бегающие наземные жуки, питающиеся другими насекомыми и прочими беспозвоночными. Особенно полезны в истреблении гусениц бабочек на почве и деревьях жуки-красотелы (*Calosoma*). Активно уничтожают слизней и улиток крупные жуки-карабусы (*Carabus*). Некоторые жужелицы перешли к питанию растительной пищей. Хлебная жужелица рода *Zabrus* вредит пшенице. Личинки жужелиц развиваются в почве. На полях наиболее многочисленны хищные жужелицы родов *Pterostichus*, *Agonum* и виды со смешанным питанием: *Pseudophonus*, *Harpalus*, *Amara*.

Плавунцы обитают в стоячих и медленнотекущих пресных водоемах. Это активные хищники, питающиеся личинками стрекоз, поденок и дру-

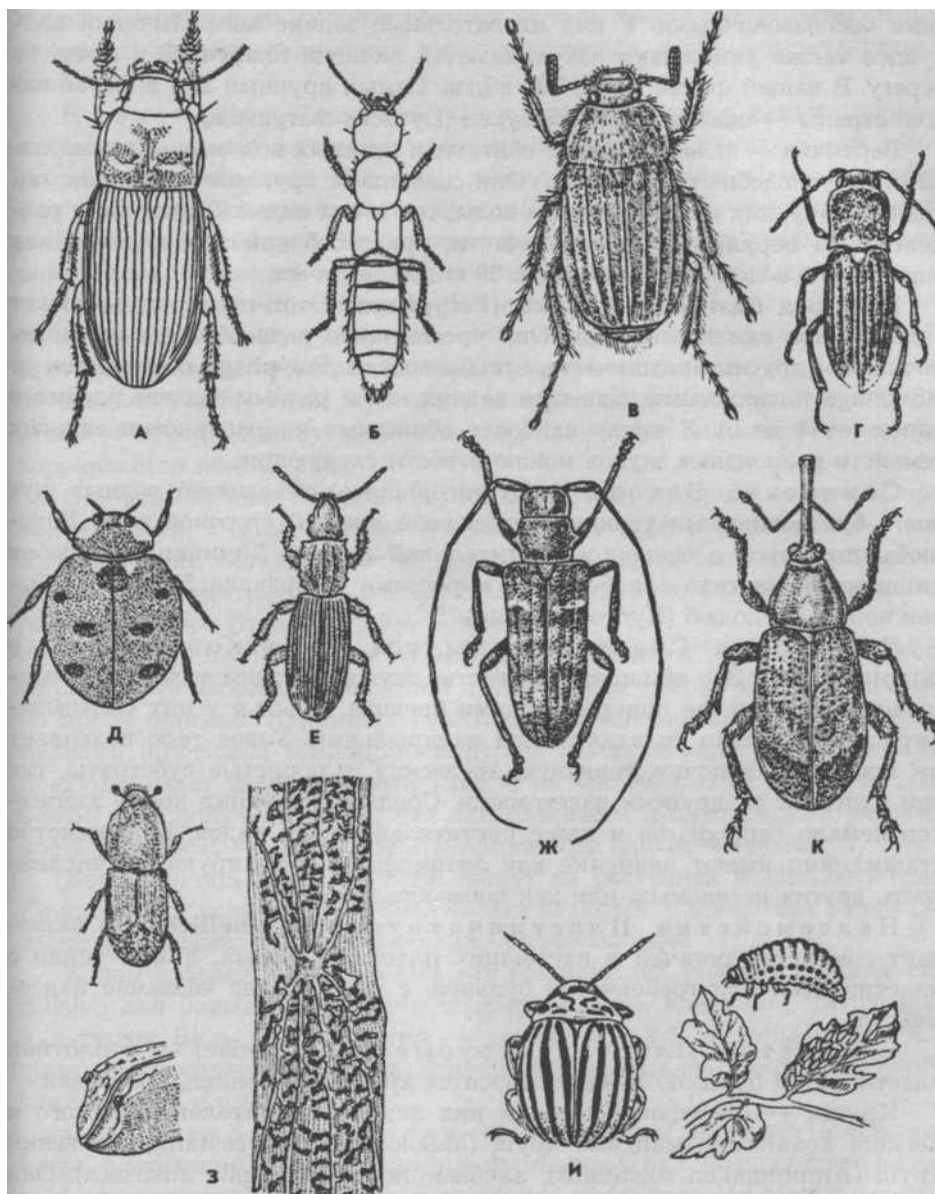


Рис. 361. Жесткокрылые (из Бей-Биенко): А — хлебная жужелица *Zabrus tenebrioides*, Б — стафилин *Oscurus*, В — июньский хрущ *Amphimallon solstitialis*, Г — полосатый шелкоун *Agriotes lineatus*, Д — семиточечная божья коровка *Coccinella septempunctata*, Е — чернотелка, Ж — черный сосновый усач *Monochamus galloprovincialis*, З — вершинный короед *Ips acuminatus* (имаго, его тачка, его ходы), И — колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata*, К — яблонный цветоед *Anthonomus pomorum*

гими беспозвоночными. У них плавательные задние ноги. Личинки плавунцов также хищничают. Окукливаются личинки плавунцов в почве на берегу. В нашей фауне около 300 видов. Самый крупный вид в фауне нашей страны — окаймленный плавунец (*Dytiscus marginalis*).

Вертячки — поверхностные обитатели пресных водоемов с двумя парами ластоподобных задних ног. Они совершают круговые движения, поедая добычу, как на поверхности воды, так и под водой. Глаза у них разделены на верхнюю и нижнюю части, приспособлены для видения над водой и под водой. Известно около 20 видов вертячек.

Подотряд Разноядные жуки (*Polyphaga*). Этот подотряд включает большинство семейств жуков. Они чрезвычайно разнообразны по типам питания и другим экологическим особенностям. *Polyphaga* отличаются от *Adephaga* подвижными тазиками задних ног и разным числом члеников лапок (от 4 до 5). К числу наиболее обширных и практически важных семейств разноядных жуков можно отнести следующие.

Семейство Водолюбы (*Hydrophilidae*) объединяет водных жуков с булавовидными усиками, опушенной нижней стороной тела. Водолюбы питаются в основном растительной пищей. Личинки водолюбов хищничают, их тело с жаберными выростами на брюшке. Наиболее обычен черный водолуб (*Hydrous piceus*).

Семейство Стафилиниды, или Коротконадкрылые (*Staphylinidae*). Это обширное семейство жуков с узким телом, короткими надкрыльями, не прикрывающими брюшка. Крылья у них складываются поперечными складками под надкрыльями. Узкое тело позволяет им проникать в почву, гниющую древесину, в пористые субстраты, где они охотятся за другими насекомыми. Среди стафилинид кроме хищников немало сапрофагов и даже растительноядных видов. Большинство стафилинид имеют значение как энтомофаги, регулирующие численность других насекомых, или как почвообразователи.

Надсемейство Пластинчатоусые (*Lamellicornia*) включает семейства рогачей и настоящих пластинчатоусых. У них усики с пластинчатой или гребенчатой булавой, с чем связано название надсемейства.

Семейство Пластинчатоусые (*Scarabaeidae*) — с плотной пластинчатой булавой. К нему относятся хрущи, навозники, бронзовки.

Хрущи — фитофаги, и среди них немало вредителей сельского и лесного хозяйства: майский хрущ (*Melolontha hippocastani*), июньский хрущ (*Amphimallon solstitialis*), хлебные жуки (*Anisoplia austriaca*). Они вредят на фазе имаго и личинки. Бронзовки вредят розам и другим цветущим садовым культурам. Навозники, питающиеся навозом, утилизируют органические остатки и способствуют почвообразованию. К ним относятся обыкновенный навозник (*Geotrupes stercorarius*), священный скарабей (*Scarabaeus sacer*), катающий из навоза шары для питания его ли-

чинок. К навозникам также относится жук-носорог (*Oryctes nasicornis*). В тропиках обитают гигантские виды навозников, например жук-голиаф (*Goliathus*).

К семейству Рогачей (*Lucanidae*) относятся самые крупные виды жуков нашей фауны — жуки-олени (*Lucanus cervus*). У них усики с гребенчатой булавой. Выражен половой диморфизм. Самцы с «рогами» — видоизмененными мандибулами, а самки «безрогие», т. е. с нормальными мандибулами. Их личинки развиваются в трухлявых дубовых пнях. Распространение жуков-олений связано в основном с дубравами.

Семейство Щелкуны (*Elateridae*) включает большую группу жуков-фитофагов. Это узкотелые жуки с короткими ногами. У них имеется прыгательный аппарат на груди (выступ на переднегруди и выемка на средней груди). Если жук оказывается в положении спиной вниз, он изгибает переднеспинку, раздается щелчок — жук подскакивает и переворачивается ногами вниз.

Особенно вредны личинки жуков-щелкунов, которых называют проволочниками. У них твердые покровы и круглое в поперечнике тело. Проволочники живут в почве, подгрызают корни растений и нередко полностью уничтожают посевы. Особенно широко распространены на полях щелкуны родов *Agriotes*, *Selatosomus*.

Семейство Кокцинеллиды, или Божьи коровки (*Coccinellidae*). Это небольшие округлой формы жуки, сверху выпуклые, обычно яркой окраски. Например, семиточечная коровка красная с черными пятнами (*Coccinella septempunctata*). Контрастная окраска кокцинеллид предупреждает насекомоядных птиц о их несъедобности. Название «коровки» они получили за то, что при опасности выделяют желтую жидкость (гемолимфу). Из-за едкости гемолимфы они несъедобны.

Кокцинеллиды и их личинки живут на растениях и питаются тлей. Кокцинеллид используют в биологической борьбе с вредными равнокрылыми хоботными: тлями, червецами, листоблошками.

К нам завезен из Австралии вид кокцинеллид родолия (*Rodolia cardinalis*) для борьбы с червцом ицерией (*Icerya*), вредящим цитрусовым культурам. Виды нашей фауны — семиточечная (*Coccinella septempunctata*) и двухточечная (*Adalia bipunctata*) коровки снижают численность тлей в садах и огородах.

Семейство Чернотелки (*Tenebrionidae*) включает в основном виды, обитающие в степной зоне и пустынях. Это в большинстве наземные жуки, часто нелетающие, с жесткими покровами. Их личинки червеобразные, с копательными ногами, с сильной склеротизацией покровов. За внешнее сходство с личинками жуков-щелкунов их называют ложнопроволочниками. Большинство видов растительноядные. Личинки нередко вредят всходам на полях. Продуктам вредят виды хрущаков: муч-

ной (*Tenebrio molitor*) и малый (*Tribolium confusum*). Чернотелки из анальных желез выбрызгивают едкую пахучую жидкость. Поэтому зараженность продуктов мучным хрущакom легко узнать по специфическому запаху. В степи наиболее часто встречаются чернотелки: медляки рода *Blaps* и песчаный медляк (*Opatrum sabulosum*).

Семейство Усачи (*Cerambycidae*) характеризуется длинным телом, лапательными лапками с расширенными члениками и длинными усами. Жуки питаются листьями, цветами, а их личинки развиваются под корой, в древесине стволов деревьев, реже в стеблях травянистых растений. Многие усачи — разрушители древесины. В основном они развиваются в отмирающих деревьях и пнях. Однако некоторые виды могут наносить вред строевому лесу, например черный сосновый усач (*Monochamus galloprovincialis*). В степной зоне полевым культурам и лесным посадкам могут вредить почвообитающие личинки усачей рода *Dorcadion*.

Среди усачей много видов, тесно связанных с какой-либо одной породой деревьев. Вырубка лесов приводит к обеднению фауны усачей. Ряд видов усачей внесены в Красную книгу как редкие и подлежащие охране.

Семейство Листоеды (*Chrysomelidae*). К листоедам относятся растительноядные жуки небольших размеров, яркой или блестящей окраски. Их личинки также растительноядны. Семейство включает многих вредителей сельского и лесного хозяйства: колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata*), тополевый листоед (*Melasma populi*), огородные блошки (*Phyllotreta*) и др.

Семейство Долгоносики (*Curculionidae*) самое многочисленное по числу видов. Известно более 40 тыс. видов долгоносиков. Это растительноядные жуки, которые повреждают различные части растений: семена, бутоны, листья, стебли, корни. Их личинки белые, безногие, скрытоживущие в растительных тканях. Долгоносики легко отличаются от других жуков по форме головы с вытянутой головотрубкой, на конце которой располагается ротовой аппарат. При помощи головотрубки жуки могут проникать глубоко в ткани растений, а затем туда откладывать яйца. Особенно длинная головотрубка у желудевого долгоносика (*Curculio glandium*), который просверливает глубокие ходы в желуде. Среди долгоносиков много вредных видов. Например, свекловичный долгоносик вредит сахарной свекле, яблонный цветоед — бутонам яблони, клеверные семяеды снижают урожай клевера.

Семейство Короеды (*Iridae*) характеризуется цилиндрическим телом, подогнутой головой с булавовидными усиками. На заднем конце тела имеется «тачка», образованная скошенной вниз площадкой надкрыльев, обрамленной зубчиками. Короеды прогрызают ходы под корой, а при помощи тачки они выталкивают из ходов нагрызанные частицы древесины. Ходы короедов имеют определенное строение, особое для каждого вида (рис. 361, 3). Имеется маточный ход, прогрызаемый сам-

кой, в стенках которого откладываются яйца. От маточного хода отходят многочисленные личиночные ходы, заканчивающиеся куколочной колыбелькой. Молодые жуки, вышедшие из куколок, прогрызают вылетные отверстия и покидают место отрождения.

В большинстве случаев короеды нападают на ослабленные или срубленные деревья. Наиболее распространен короед-типограф (*Ips typographus*), вредящий хвойным деревьям. Из других короедов часто встречаются большой и малый лубоеды, березовый заболонник.

Отряд Перепончатокрылые (Hymenoptera). Это один из крупнейших отрядов насекомых, к которому относится более 300 тыс. видов.

У перепончатокрылых две пары прозрачных крыльев с крупными ячейками. Задние крылья меньше передних и сцеплены с ними, образуя общую крыловую поверхность. Поэтому можно считать, что они функционально двукрылые. Ротовые части грызущие, как у муравьев, или грызуще-лижущие, как у пчел. Первый сегмент брюшка входит в состав груди. Второй и третий сегменты брюшка нередко образуют стебелек и обеспечивают подвижность брюшка. У многих на конце тела имеется яйцеклад или жало. На голове кроме фасеточных глаз обычно имеются простые теменные глазки. Личинки перепончатокрылых безногие или гусеницеобразные. Куколки свободные, нередко в волокнистом коконе.

Перепончатокрылые разнообразны экологически. Среди них имеются хищники (муравьи), растительноядные виды (пилильщики, орехотворки), собиратели нектара и пыльцы (пчелы), паразиты, откладывающие яйца в других насекомых (наездники).

Отряд делится на два подотряда: Сидячебрюхие и Стебельчатобрюхие. Они включают множество семейств. Рассмотрим важнейшие среди них.

Подотряд Сидячебрюхие, или Фитофаги (Phytophaga). Это наиболее примитивные перепончатокрылые с грызущим ротовым аппаратом, без стебелька между грудью и брюшком, с полным набором жилок на крыльях. Жизнь имаго более кратковременная, чем у личинок. Личинки и имаго — фитофаги. Личиночная фаза похожа на таковую у бабочек. Их называют ложногусеницами. Они окукливаются в волокнистых коконах. К сидячебрюхим относится несколько семейств.

Семейство Пилильщики (Tenthredinidae). У пилильщиков яйцеклад пильчатый, не выдается. Ротовые части грызущие. Стебелька на брюшке нет. Личинки гусеницеподобные, с парами грудных ног и брюшными ногами (рис. 362, Б). В отличие от гусениц, бабочек, у личинок пилильщиков имеются простые глазки на голове, а брюшных ножек 6—8 пар, а не 2—5 пар, как у бабочек, и без крючочков. Многие пилильщики вредят растениям: сосновый, крыжовенный, вишневый, хлебный.

Семейство Рогохвосты (Siricidae) включает крупных насекомых до 40 мм в длину (рис. 362, А). У самок рогохвостов очень крупный

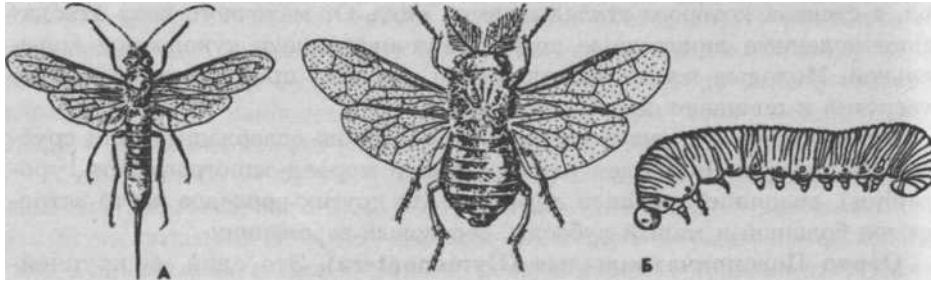


Рис. 362. Сидячебрюхие перепончатокрылые (из Бей-Биенко): А — большой хвойный рогохвост *Sirex gigas*, Б — сосновый пилильщик *Diprion pini* (имаго, личинка)

яйцеклад, при помощи которого они откладывают яйца под кору листовенных пород деревьев. Личинки рогохвостов цилиндрические, без ног. Они проделывают крупные ходы в стволах деревьев.

Подотряд Стебельчатобрюхие (*Apocryta*). У стебельчатобрюхих два первых сегмента брюшка образуют узкий стебелек между грудью и брюшком, обеспечивая подвижность брюшка. Ротовые части грызущие или грызуще-лижущие. Среди стебельчатобрюхих имеются фитофаги, зоофаги и нектарофаги. У многих хорошо развит яйцеклад. Личинки безногие. Куколки в коконах и без коконов.

Надсемейство Наездники (*Ichneumonidae*). Это паразиты насекомых и пауков (рис. 363). Название получили за характерную позу во время откладки яиц в жертву. Наездник садится верхом, например, на гусеницу, изгибает брюшко вниз и вкалывает в нее свой яйцеклад. У многих видов наездников имаго не питаются и отмирают после размножения. Их червеобразные личинки, как правило, эндопаразиты и развиваются в теле жертвы, реже бывают эктопаразиты. Наездники могут паразитировать на разных фазах развития жертв.

Одна группа мелких наездников откладывает яйца в яйца других насекомых. Их называют яйцеедами. Среди них виды родов трихограмма (*Trichogramma*) и теленомус (*Telenomus*) применяются для биологической борьбы с вредными насекомыми. Крупные наездники обычно откладывают яйца в гусениц бабочек, ложногусениц пилильщиков или в коконы с куколками. Некоторые наездники паразитируют на взрослых насекомых. Наездники рода *Apanteles* снижают численность вредных гусениц непарного шелкопряда, бабочек-капустниц (рис. 363, 1).

Надсемейство Орехотворки (*Cynipoidea*). Группа семейств мелких насекомых, морфологически близких к наездникам. Большинство орехотворок — паразиты растений, реже насекомых. Часто можно видеть на листьях дуба округлые разрастания в форме орешков. Это галлы — особый тип повреждения растений насекомыми (рис. 364).

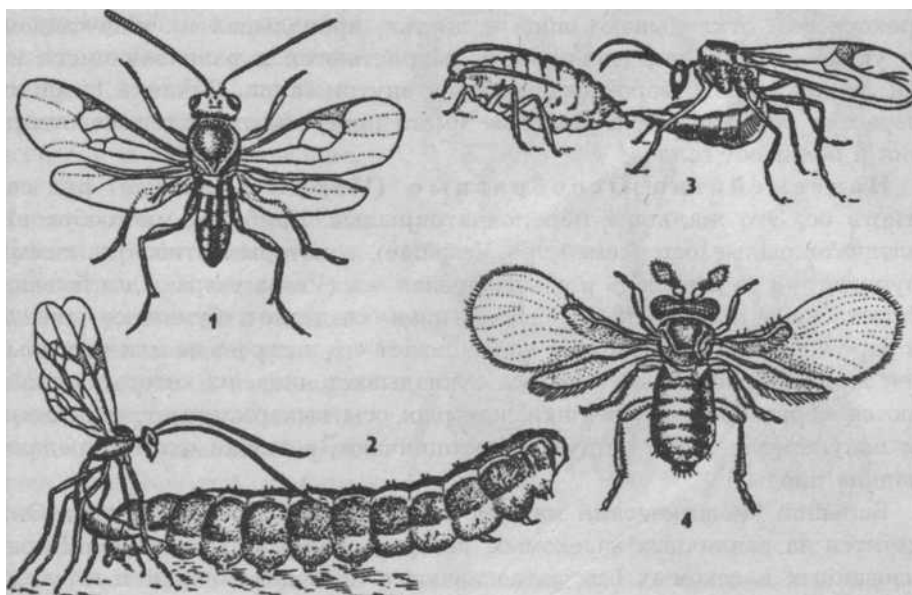


Рис. 363. Наездники и яйцееды (из Натали): 1 — наездник *Apanteles glomeratus*, 2 — наездник-паниск *Aphidius testaceipis*, парализующий гусеницу, 3 — наездник-афидий *Aphidius varius*, 4 — яйцеед трихограмма *Trichogramma evanescens*

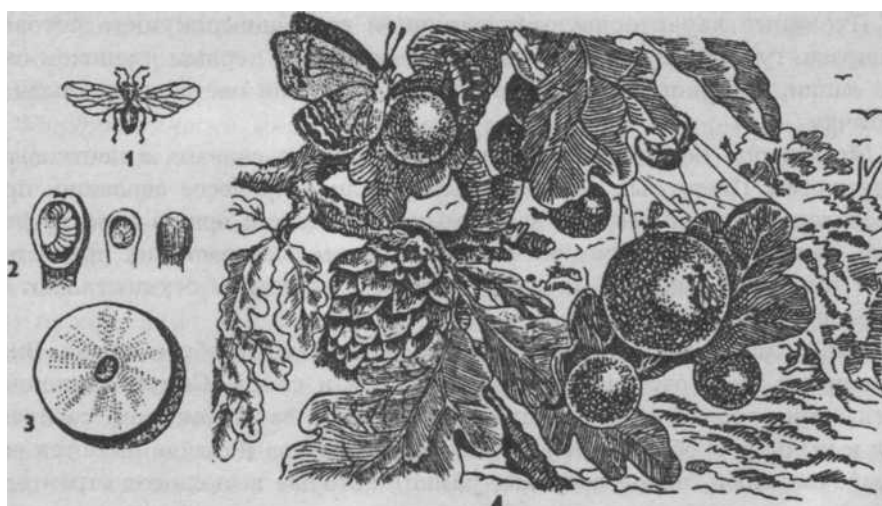


Рис. 364. Орехотворки (из Натали): 1 — дубовая орехотворка *Cynips folii*, 2 — развитие личинки в побеге, 3 — галл, 4 — галл шишковой орехотворки *Andricus fecundatrix*

Орехотворки откладывают яйца в листья, прокалывая их яйцекладом. От укола яйцекладом ткани листа разрастаются и развивающиеся из яиц личинки орехотворок оказываются внутри галла. Личинки старших возрастов окукливаются. Молодые имаго прогрызают вылетные отверстия и покидают галл.

Надсемейство Осообразные (Vespoidea) включает ряд семейств ос. Это жалящие перепончатокрылые. Наиболее многообразны складчатокрылые осы (семейство Vespidae), к которым относятся самый крупный вид — шершень и обыкновенная оса (*Vespa vespa*). Осы бывают общественные и одиночные. Обыкновенная оса делает «бумажное» гнездо из пережеванной древесины и подвешивает его к деревьям или под крышей жилищ человека. В соты оса откладывает яйца, из которых развиваются червеобразные личинки, которых осы выкармливают, передавая им полупереваренную пищу. Осы хищничают, а также охотно поедают сладкие плоды.

Большой биологический интерес представляют роющие пчелы. Они охотятся на различных насекомых, которых жалят и парализуют. Парализованных насекомых осы затаскивают в почвенные норки и выкармливают ими свое потомство. Такое сложное поведение определяется развитым инстинктом заботы о потомстве.

Надсемейство Пчелиные (Apoidea) включает шесть семейств и насчитывает более 30 тыс. видов. Это специализированная группа антофилов, питающихся нектаром и пыльцой цветков.

Пчелиные характеризуются наличием грызуще-лижущего ротового аппарата, густым опушением тела и увеличенным первым члеником задней лапки, превращенным в аппарат для собирания цветочной пыльцы — щеточку.

Эта группа перепончатокрылых эволюционно связана с цветковыми растениями. Цветковые растения выработали в процессе эволюции приспособления к привлечению насекомых-опылителей: яркую окраску венчика, нектар и ароматические вещества. Цветковые растения предоставляют пищу пчелиным — пыльцу, нектар, а последние осуществляют их перекрестное опыление.

Пчелы могут вести одиночный или общественный образ жизни. Виды одиночных пчел состоят только из самцов и самок. Самки одиночных пчел сами строят гнездо с сотами, ухаживают за потомством, собирают мед и пыльцу. У общественных пчел, кроме самцов и самок, имеются еще и рабочие особи (неполовозрелые самки), которые выполняют строительную функцию, осуществляют сбор нектара и пыльцы, заботятся о потомстве. Такие виды пчел полиморфны. У них особи различаются морфологически и функционально. В семьях общественных пчел наблюдаются

сложные взаимоотношения между особями с разделением функций. К общественным пчелам относятся медоносная пчела (*Apis mellifera*, рис. 365) и шмели (*Bombus*). Несколько видов диких пчел культивируются человеком для получения меда, воска. Велика роль всех пчелиных в опылении диких и культурных растений. В настоящее время предпринимаются меры к сохранению фауны пчел и шмелей как опылителей растений.

Надсемейство Муравьи (Formicoidea) представлено лишь одним семейством Formicidae. Всего известно

более 5 тыс. видов муравьев. Это общественные насекомые со сложным поведением. Строят гнезда — муравейники. У муравьев резко выражен кастовый полиморфизм: имеются крылатые самцы и самки, выполняющие функцию размножения, и бескрылые рабочие особи (бесплодные самки), которые строят гнездо, заботятся о потомстве, добывают пищу, защищают гнездо от врагов (рис. 366).

Морфологически муравьи характеризуются грызущим ротовым аппаратом, коленчатыми усиками, брюшным стебельком, состоящим из 1—2 члеников.

Муравьи — преимущественно хищники, питающиеся насекомыми и другими животными, поэтому они играют полезную роль в биоценозах как регуляторы численности многих беспозвоночных. Имеются случаи паразитизма у муравьев. Например, муравьи-амазонки похищают куколок другого вида, из которых вылупляются рабочие, обслуживающие гнездо своих хозяев. Среди муравьев встречаются растительноядные виды, а также сапрофаги. У муравьев широко распространено питание сладкими выделениями тлей и других равнокрылых. Многие муравьи находятся в симбиозе с ними и охраняют колонии тлей от хищников. В гнездах муравьев обитает множество видов насекомых-симбионтов (например, жуки-пауссиды и ломехуза из стафилинид), которые выделяют вещества, привлекающие муравьев.

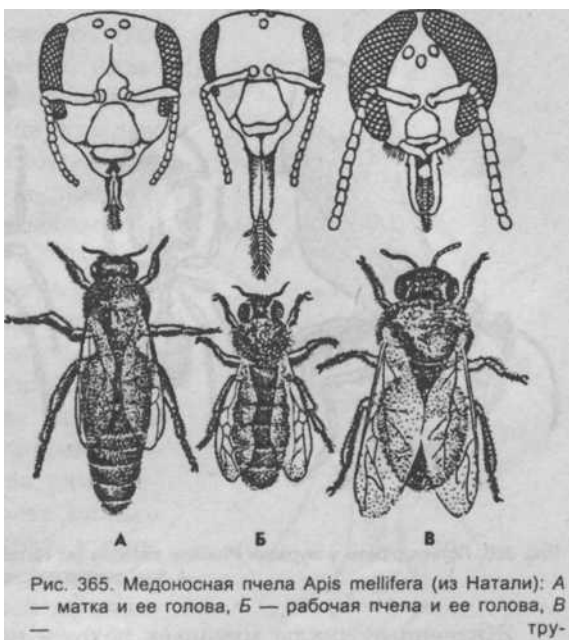


Рис. 365. Медоносная пчела *Apis mellifera* (из Натали): А — матка и ее голова, Б — рабочая пчела и ее голова, В — тру-

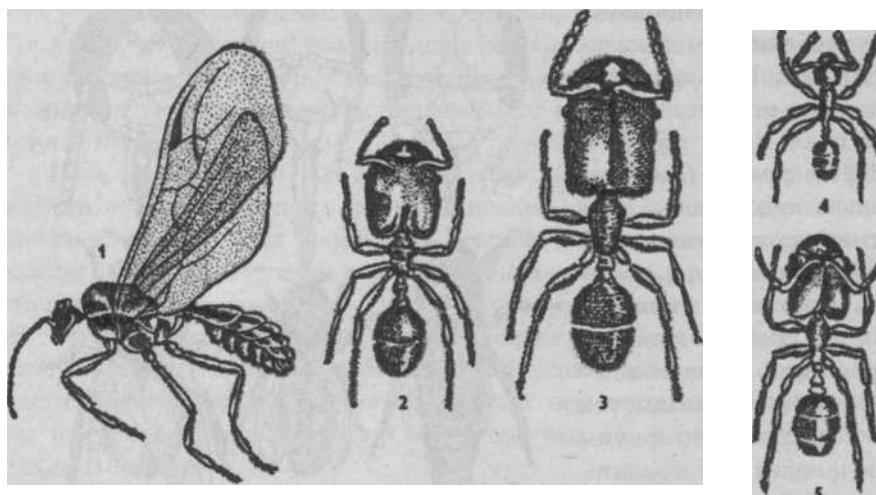


Рис. 366. Полиморфизм у муравья *Pheidole instabilis* (из Натали): 1 — самец, 2 — рабочий, 3 — солдат, 4, 5 — разные рабочие

Жизненные циклы муравьев похожи на таковые у пчел. Один раз в году у них наблюдается роение: вылетают из гнезда крылатые самцы и самки. После спаривания самцы погибают, а самки отгрызают крылья и начинают основывать гнездо. У некоторых видов самка сама выкармливает первое поколение рабочих муравьев, а за последующими поколениями ухаживают только рабочие. У других видов оплодотворенную самку рабочие переносят в уже существующее гнездо, где обычно имеется несколько плодущих самок, или обосновывают новое гнездо.

Хищных муравьев разводят и охраняют как истребителей вредных насекомых в лесах и садах. Особенно полезны в наших лесах виды рода *Formica*: рыжие лесные муравьи (*F. rufa* и *F. polystena*). Вредят зерновым культурам на юге муравьи-жнецы (*Messor*). В жилище человека вредит продуктам мелкий домовый муравей (*Monomorium pharaonis*), 200 лет назад завезенный в Европу. Многие почвообитающие муравьи играют существенную роль в почвообразовании.

Отряд Двукрылые (Diptera). Это один из самых крупных отрядов насекомых, включающий около 80 тыс. видов.

Основными чертами отряда являются: колющий или лижущий ротовой аппарат, наличие лишь одной — первой пары крыльев и редукция второй пары, а также червеобразная личинка без ног, а у высших представителей отряда даже без головы.

Это специализированный отряд насекомых. Взрослые формы питаются только жидкой пищей животного или растительного происхождения.

Среди двукрылых имеются кровососы (комары, мошки, слепни), опылители, питающиеся нектаром цветов (пчеловидки, шмелевидки) и др. Личинки двукрылых развиваются в почве, воде и гниющих субстратах, в тканях животных и растений. У многих из них развито внекишечное пищеварение.

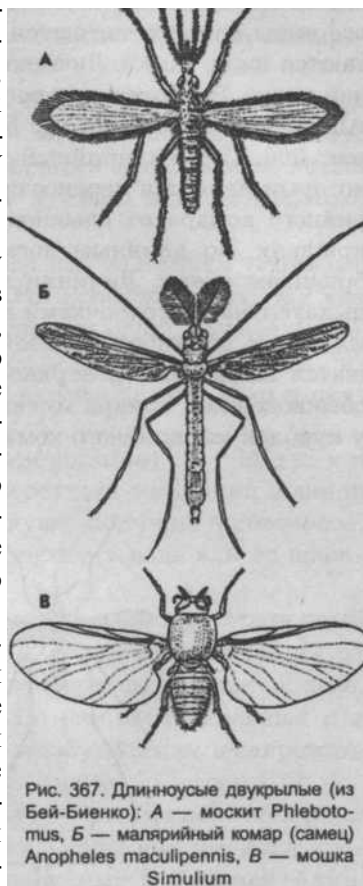
В отличие от перепончатокрылых, у двукрылых нет столь сложных инстинктов заботы о потомстве, гнездостроения, внутривидовых взаимоотношений. Однако морфологически двукрылые наиболее продвинуты по сравнению с другими отрядами. Большого совершенства они достигли в полете. У них наиболее сильно специализирован ротовой аппарат, а процессы метаморфоза протекают наиболее радикально — от червеобразной личинки до сложно организованного имаго.

Отряд подразделяется на три подотряда: подотряд Длинноусые, или Комары (*Nematocera*), подотряд Короткоусые прямошовные (*Brachycera-Orthorrhapha*) и подотряд Короткоусые круглошовные (*Brachycera-Cyclorrhapha*). Подотряды отличаются формой усиков, жилкованием крыльев, ротовым аппаратом, типом личинок и куколок.

Подотряд Длинноусые (*Nematocera*). Отличается от двух других подотрядов двукрылых длинными многочлениковыми усиками, личинкой с головной капсулой и покрытой куколкой. К длинноусым относится множество семейств комаров и мошек (рис. 367). Остановимся на характеристике некоторых из них.

Семейство Комары-долгоножки (*Tipulidae*). Это самые крупные комары в нашей фауне. Длина их тела может достигать 2—3 см, а ноги еще более длинные, они способны к автотомии, как сенокосцы. Долгоножки питаются нектаром цветков. Их личинки развиваются в почве, питаются как сапрофаги и играют существенную роль в почвообразовании.

Семейство Настоящие комары (*Culicidae*) широко распространено во всех природных зонах и особенно многочисленно в местах с



влажным климатом. У них совершенный колюще-сосущий аппарат, но не все виды комаров питаются кровью, а у кровососущих видов кровью питаются лишь самки. Личинки и куколки развиваются в воде или во влажной почве. Наиболее распространены кровососущие комары родов *Culex* и *Anopheles*. Чаще всего нас беспокоят обыкновенный комар (*Culex pipiens*, рис. 368, I) и малярийный комар (*Anopheles maculipennis*, рис. 368, II), который является переносчиком малярийного плазмодия. Отличить малярийного комара от обыкновенного можно по четырем бурым пятнам на крыльях, по длинным ногам (в два раза длиннее тела) и по посадке брюшком вверх. Личинки малярийного комара отличаются короткими дыхательными трубочками и горизонтальным положением тела, в то время как у обыкновенного комара личинки с длинными трубочками держатся наклонно к поверхности воды вниз головой (рис. 368, Б). Куколки обыкновенного комара имеют более длинные дыхательные трубочки, чем у куколок малярийного комара (рис. 368, В).

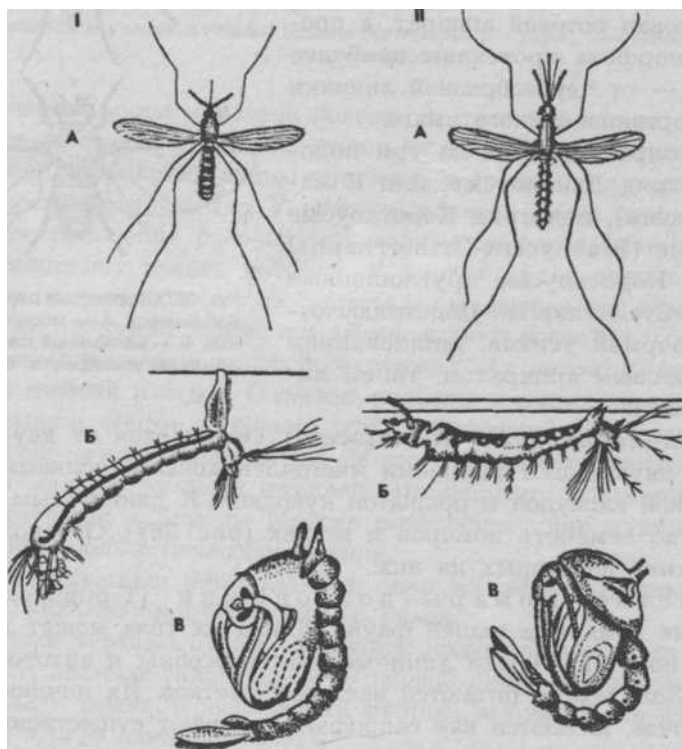


Рис. 368. Комары: I — комар обыкновенный *Culex pipiens*, II — комар малярийный *Anopheles maculipennis*, A — имаго, Б — личинка, В — куколка (из Натали)

Различные виды комаров могут переносить возбудителей таких тяжелых заболеваний, как малярия, желтая лихорадка, японский энцефалит и др.

Семейство Комары-дергуны (*Chironomidae*) — обитатели берегов водоемов. Они летают роями и издают мелодичные звуки. За это их иногда называют звонцами. У них ротовые части недоразвиты. Имаго живут недолго и не питаются. Передние ноги у имаго длинные, похожи на усики и выполняют функцию осязания.

Их личинки развиваются в воде и известны под названием «мотыль». Мотылем обычно кормят аквариумных рыб. Они красного цвета, так как в их гемолимфе содержится гемоглобин, обеспечивающий кожное дыхание при обитании на дне водоемов в условиях дефицита кислорода. Личинки мотыля питаются микроорганизмами и скрывают свое тело в паутинных трубочках.

Семейства Мокрецы (*Ceratopogonidae*) и Мошки (*Simuliidae*). К ним относятся мелкие кровососущие комарики длиной 3—6 мм, которые вместе с комарами образуют полчища кровососов, называемых гнусом. Личинки мокрецов развиваются в воде или во влажной среде, а мошек — обязательно в воде.

Наиболее массовым мокрецом является широко распространенный жгучий мокрец (*Culicoides pulicaris*), дающий несколько поколений за лето. Мошки-кровососы в России наиболее разнообразны в таежной зоне, где являются бичом для оленей и человека. Но они многочисленны и в других широтах. Мошки могут переносить возбудителей туляремии, чумы, проказы, сапа и других заболеваний.

Семейство Бабочницы (*Psychodidae*) — это мелкие комарики с пушистыми крыльями и густым жилкованием. Среди них имеются кровососы — москиты (*Phlebotomus*), распространенные в Средней Азии, Закавказье. Их личинки развиваются во влажных местах: пещерах, ямах, норах животных, а также скотных дворах, мусорных ямах. Самки москитов нападают на млекопитающих, птиц и человека. Они могут переносить возбудителей опасных заболеваний: вирус лихорадки папатачи и лейшманиозы (пендинскую язву и висцеральный лейшманиоз, поражающий печень, селезенку, костный мозг).

Семейство Галлицы (*Cecidomyiidae*). Это обширная группа мелких комариков, имаго которых не питаются, а личинки развиваются в тканях растений, вызывая образование галлов (разрастание тканей). Например, осиновая черешковая галлица образует красноватый округлый галл на черешке осины. Вредитель пшеницы — гессенская мушка развивается в пазухах листьев злаков, стебли которых потом обламываются.

Семейство Грибные комары (Mycetophilidae) примечательно тем, что их личинки преимущественно развиваются в грибах. Их белые личинки с черной головкой буквально кишат на разломе червивых грибов. Ряд видов грибных комаров развивается в гниющей древесине.

Подотряд Короткоусые-прямошовные двукрылые (*Brachycera-Orthorrhapha*). Это типичные мухи с короткими трехчлениковыми усиками. У личинок голова сильно редуцирована, а куколки покрытого типа, без пупария. При линьке на имаго покровы куколки растрескиваются по Т-образной линии в области переднеспинки. Продольный шов линии разрыва особенно длинный, отсюда название — прямошовные.

К этому подотряду относятся широкораспространенные семейства двукрылых: слепни, львинки, ктыри, жужжалы, толкунчики, зеленушки.

Семейство Слепни (Tabanidae) включает крупных кровососущих мух. Они доставляют страдания многим домашним животным, снижают их продуктивность. Слепни нападают на человека и могут переносить возбудителей заболеваний: сибирской язвы, туляремии, полиомиелита.

Слегшей легко узнать по крупным золотистым глазам, часто пестрым крыльям (рис. 369, 1). Укусы слепней очень болезненны. Кусаются только самки, а самцы питаются нектаром. Личинки слепней развиваются в воде и во влажной почве по берегам.

Семейство Львинки (Stratiomyidae) включает множество видов, обитающих в тропиках. В нашей фауне всего около ста видов львинок. Львинки — обычно яркоокрашенные мухи, нередко по окраске напоминают жалящих пчел, ос. Это проявление защитной окраски — мимикрии. Личинки львинок развиваются в почве, навозе и в загрязненных водоемах. Личинки обыкновенной львинки встречаются в прудах и отличаются удлинённым задним концом тела, на котором расположены дыхальца, окруженные венчиком волосков. Личинка подвешивается задним концом тела к поверхности воды и так дышит. Надышавшись, она складывает волоски венчика, закрывая дыхальца, и опускается на дно, где питается органическими остатками.

Семейство Ктыри (Asilidae) объединяет около 5 тыс. видов хищных мух. У них стройное тело, длинные крылья (рис. 369, 2). При укусе жертвы они вводят яд. Они охотятся на лету на различных хорошо летающих насекомых. Личинки ктырей — хищники, обитающие в почве.

Семейство Жужжалы (Bombyliidae) включает мух, специализированных опылителей. Они питаются нектаром цветков с глубокими нектарниками. Жужжалы по внешнему виду напоминают шмелей. У них компактное, опушенное тело с длинным хоботком (рис. 369, 3).

Личинки жужжал паразитируют в гнездах пчел, в кубышках саранчовых, куколках наездников, гусеницах бабочек.

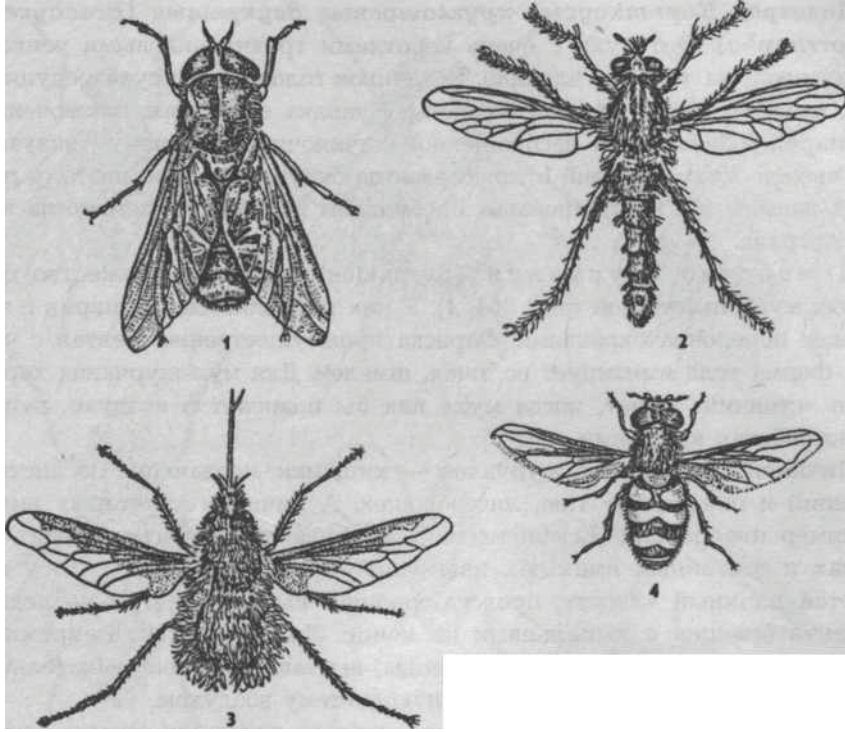


Рис. 369. Короткоусые двукрылые (из Бей-Биен-ко): 1 — слепень *Tabanus*, 2 — ктырь *Phitontcus*, 3 — жужжало *Bombytius*, 4 — журчалка *Syrphidus* (*Syrphus*)

Семейство Толкунчики (*Empididae*) — хищные мухи, личинки которых развиваются в почве. По габитусу они похожи на комариков, но у них короткие усики, а длинный хоботок отличается по строению и приспособлен для высасывания как насекомых, так и нектара и растительных соков. У толкунчиков передние ноги хватательные, при помощи которых они захватывают добычу — мелких двукрылых. Для толкунчиков характерны сложные брачные отношения. Они выполняют особые «танцы» во время брачного лета. Самцы некоторых видов предлагают самке «подарок» в виде убитой мушки, заключенной в волокнистую оболочку.

Семейство Мухи-зеленушки (*Dolichopodidae*) близко по экологии к предыдущему. Это хищные мухи с металлически-зеленым телом, охотящиеся на комариков и мошек. У зеленушек также сложные брачные отношения. Самцы исполняют сложные брачные танцы, играя «зеркальцами» на расширенных передних лапках. Зеркальца — отражающие поверхности на лапках. Некоторые виды, так же как и толкунчики, приносят самкам в «подарок» мушку.

Подотряд Короткоусые круглошовные двукрылые (*Brachycera-Cyclorrhapha*). Это мухи с очень короткими трехчлениковыми усиками со щетинкой на третьем членике. У личинок головная капсула редуцирована, имеются лишь ротовые стилеты. Куколка свободная, заключенная в пупарий (оболочка из несброшенной личиночной шкурки — экзувия). При выходе мухи пупарий открывается по округлой линии, поэтому подотряд называется круглошовные. Рассмотрим важнейшие семейства этого подотряда.

Семейство Журчалки (*Syrphidae*) включает множество цветочных мух-опылителей (рис. 364, 4). У них проявляется мимикрия с жалящими перепончатокрылыми. Окраска преимущественно желтая с черным, форма тела имитирует ос, пчел, шмелей. Для мух-журчалок характерен «стоячий» полет, когда муха как бы повисает в воздухе, непрерывно работая крыльями.

Личинки большинства журчалок — хищники, ползающие по листьям растений и поедающие тлю, листоблошек. А личинки некоторых видов, например пчеловидки (*Eristalis tenax*), развиваются в загрязненных водоемах и отстойных ямах. Их называют «крысками» за то, что у них имеется длинный «хвост», представляющий вытянутые три последних сегмента брюшка с дыхальцами на конце. Личинки *Eristalis* время от времени всплывают к поверхности воды, выставляют свою дыхательную трубку наружу и заполняют трахейную систему воздухом.

В целом семейство журчалок представляет полезную группу опылителей растений, а их хищные личинки истребляют растительноядных насекомых.

Семейство Злаковые мухи (*Chloropidae*) — вредители зерновых культур и диких злаков. Это мелкие мушки (3—5 мм), часто пестрой окраски. Личинки повреждают верхушку стебля злаков, что часто вызывает их отмирание. К опасным вредителям пшеницы относится шведская муха.

Семейство Навозные мухи (*Scatophagidae*). Личинки многих навозных мух развиваются в навозе, где питаются личинками других насекомых. Но среди навозных мух немало видов, личинки которых вредят злакам.

Семейство Настоящие мухи (*Muscidae*) — одно из самых многочисленных по числу видов (3000 видов). Биологически они чрезвычайно многообразны (рис. 370).

Личинки настоящих мух могут развиваться в гниющих органических остатках, где могут питаться как хищники или сапрофаги. Некоторые виды на фазе личинки паразитируют на растениях. Редко встречаются виды — паразиты насекомых.

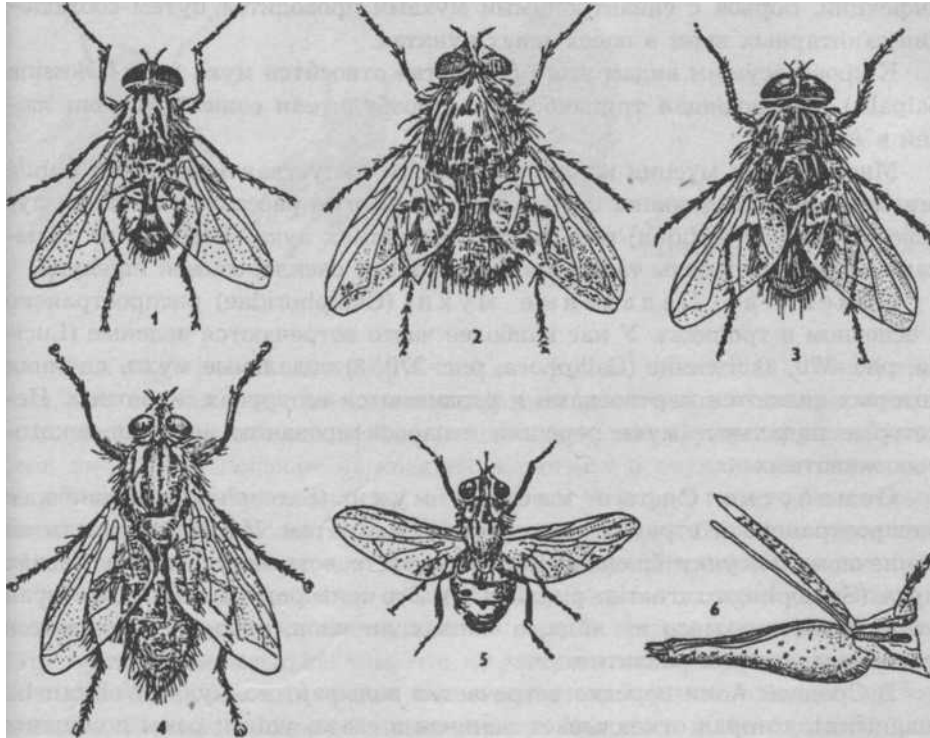


Рис. 370. Настоящие и падальные мухи (из Натали): 1 — комнатная муха *Musca domestica*, 2 — синяя падальная муха *Calliphora erythrocephala*, 3 — зеленая падальная муха *Lucilia caesar*, 4 — серая мясная муха *Sarcophaga carnaria*, 5 — муха-жигалка *Stomoxys calcitrans*. 6 — хоботок мух

Среди Muscidae много синантропных видов. Особенно часто встречаются в поселках, городах комнатная муха (*Musca domestica*, рис. 370, 1). Ее личинки развиваются в навозе и нечистотах. Этот вид чрезвычайно плодовитый. Самка за несколько яйцекладок способна откладывать до 600 яиц. Личинки комнатной мухи обладают внекишечным пищеварением. Они выделяют пищеварительные соки на пищевой субстрат и всасывают полупереваренную пищу. В 1 дм³ навоза может развиваться 1000—1500 личинок мух. Комнатные мухи распространяют различные инфекции (дизентерию, холеру, тиф, туберкулез), а также яйца гельминтов.

Наряду с комнатной мухой в жилье человека встречаются внешне похожие на нее малая комнатная муха (*Fannia canicularis*) и осенняя жигалка (*Stomoxys calcitrans*, рис. 370, 5). Жигалки отличаются тем, что могут прокусывать кожу человека. Указанные виды также распространяют

инфекции. Борьба с синантропными мухами проводится путем соблюдения санитарных норм в населенных пунктах.

К кровососущим видам этого семейства относится муха цеце (*Glossina palpalis*), переносящая трипаному — возбудителя сонной болезни людей в Африке.

Многие виды мусцид вредят растениям. Капустная муха (*Chortophila brassica*) на фазе личинки повреждает капустную рассаду, а личинки луковой мухи (*Ch. antiqua*) развиваются в листьях лука, вызывая их засыхание. Распространены также мухи, вредящие свекле, озимой пшенице.

Семейство Падальные мухи (*Calliphoridae*) распространено в основном в тропиках. У нас наиболее часто встречаются зеленые (*Lucilia*, рис. 370, 3) и синие (*Calliphora*, рис. 370, 2) падальные мухи, личинки которых являются мертвоедами и развиваются на трупах животных. Некоторые падальные мухи перешли к паразитированию на коже некоторых животных..

Семейство Серые мясные мухи (*Sarcophagidae*) наиболее распространено в странах с умеренным климатом. Их легко узнать по шашечному рисунку брюшка. Наиболее часто встречается серая мясная муха (*Sarcophaga carnaria*, рис. 370, 4). Это живородящая муха, которая откладывает на мясо не яйца, а живых личинок, которые отличаются быстрыми сроками развития.

В Средней Азии нередко встречается вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnifica*), которая откладывает личинок в глаза, уши и раны домашних животных. Эта паразитическая муха наносит большой ущерб скотоводству.

Семейство Подкожные оводы (*Hypodermatidae*) включает исключительно паразитические виды, личинки которых развиваются под кожей животных (рис. 371, 1). Взрослые мухи с недоразвитым ротовым аппаратом не питаются. Самки откладывают яйца на шерсть животных, а вылупившиеся личинки внедряются в кожу, где проходят полностью свое развитие. Перед окукливанием они выходят из кожных желваков через свищи наружу, падают на почву, где и окукливаются. Кожные оводы сильно вредят крупному рогатому скоту, оленям.

Семейство Желудочные оводы (*Gastrophilidae*, рис. 371, 2) представляет более специализированную группу паразитических мух, личинки которых развиваются как эндопаразиты. Самки желудочных оводов откладывают яйца на кожу животных, часто около губ, щек. Личинки оводов заглатываются животными и попадают в желудок, где они питаются слизью и кровью. После завершения развития личинки проходят через кишечник. Окукливаются в почве. Особенно страдают от желудочных оводов лошади, ослы.

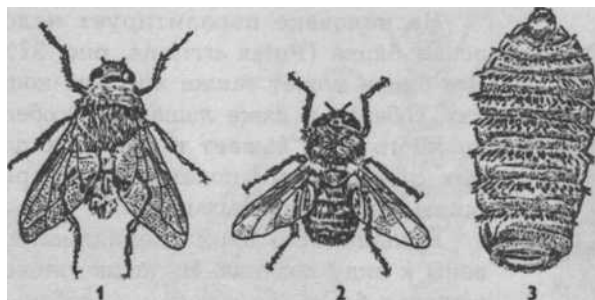


Рис. 371. Оводы (из Бей-Биенко):
1 — *Hypoderma bovis*, 2 — *Gastrophilus intestinalis*. 3 — личинка

Семейство Носоглоточные оводы (*Oestridae*) отличается тем, что их живородящие самки откладывают личинок в ноздри животных. Личинки заползают в носовые пазухи и там паразитируют. Взрослые личинки выползают из ноздрей животных и окукливаются в почве. Это очень опасные паразиты, от которых нередко гибнут животные: овцы, олени, верблюды. У нас ведется интенсивная борьба с оводами с использованием химических препаратов и профилактических мер.

Семейство Тахины (*Tachinidae*). Многие тахины встречаются на цветах, особенно на зонтичных. Их тело в густых черных щетинках. Эти мухи примечательны тем, что их личинки паразитируют в теле многих личинок насекомых, в том числе вредителей сельского и лесного хозяйства. Личинки тахин — эндопаразиты. Находясь в теле хозяина, личинки выставляют задний конец тела с парой дыхалец через отверстия наружу. Некоторые тахины живородящие. Тахины используются как энтомофаги в борьбе с вредными насекомыми. Так, например, тахина золотистая фазия (*Clytiomyia helluo*) истребляет клопа — вредную черепашку. Некоторые виды тахин завезены к нам из других стран для борьбы с колорадским жуком, непарным шелкопрядом.

Несколько семейств круглошовных мух являются исключительно паразитическими: кровососки (*Hyproboscidae*), живущие под шерстью млекопитающих и перьями птиц, пчелиные вши — паразиты пчел и кровососки летучих мышей. Указанные двукрылые паразитируют в имагинальной стадии, а их личинки в значительной степени проходят развитие в половых путях самки.

Отряд Блохи (*Siphonaptera*, или *Aphaniptera*). Это кровососущие эктопаразиты птиц и млекопитающих. Ротовой аппарат у них колюще-сосущий. Их личинки и куколки развиваются в почве, в гнездах или норах животных. Взрослые насекомые бескрылые, их тело сплющено с боков, что облегчает их движение в волосяном покрове хозяина. Задние ноги у блох прыгательные.

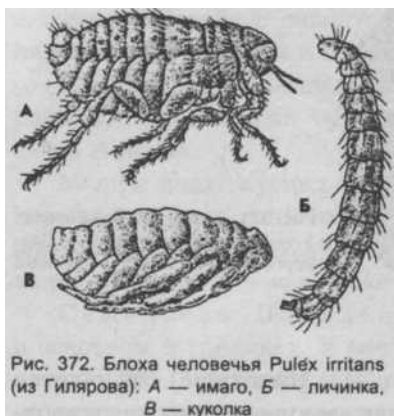


Рис. 372. Блоха человеческая *Pulex irritans* (из Гилярова): А — имаго, Б — личинка, В — куколка

На человеке паразитирует человеческая блоха (*Pulex irritans*, рис. 372). Эта блоха может также жить на кошках, собаках и даже лошадях. Особенно много блох бывает в сельских домах с земляными полами или с трещинами в деревянных полах.

Большинство блох специализированы к виду хозяина. На кошке живет кошачья блоха, на собаках — собачья, которые не переходят на человека. Много блох, паразитирующих на грызунах. Блохи с грызунов могут нападать на других животных и человека. Блохи - - опасные

паразиты, могут переносить чуму. Переносчиками чумы могут быть не только блохи, переходящие с больного человека на здорового, но и с грызунов, зараженных чумой. Чумные бактерии в кишечнике блох не погибают, а размножаются. Зараженная блоха, кусая человека, выделяет экскременты с бактериями, которые попадают в ранку.

Для предотвращения эпидемий чумы среди людей в России работает система противочумных станций, контролирующая состояние естественных популяций грызунов, в которых могут случаться вспышки чумы.

Отряд Ручейники (Trichoptera). Ручейники — крылатые насекомые, встречающиеся обычно у воды. Имаго живут недолго и обычно не питаются. У них недоразвитый грызущий ротовой аппарат, две пары перепончатых крыльев, покрытых волосками. На голове пара фасеточных глаз и обычно 2—3 простых глазка на темени. Усики очень длинные, нитевидные. В полете напоминают ночных бабочек. Во время посадки складывают крылья кровлеобразно. Личинки гусеницеобразные, развиваются в воде 1—3 года. Чаще всего они хищничают. Обычно строят домик из песчинок, мелких раковин моллюсков, камешков и других материалов. Эти частицы они склеивают паутиной, которую выделяют из шелкоотделительных желез (видоизмененные слюнные железы). Дышат личинки при помощи трахейных жабер, которые располагаются пучками по бокам брюшка. Окукливаются личинки в домиках. Созревшая куколка имеет мощные мандибулы, которыми прогрызает выход в коконе. Затем она всплывает на поверхность воды, выползает на берег и превращается в имаго (рис. 373).

Личинки ручейников представляют корм для многих рыб. Большинство ручейников предпочитают обитать в чистой проточной воде. Видовой состав личинок ручейников в водоемах — хороший биоиндикатор загрязнения среды.

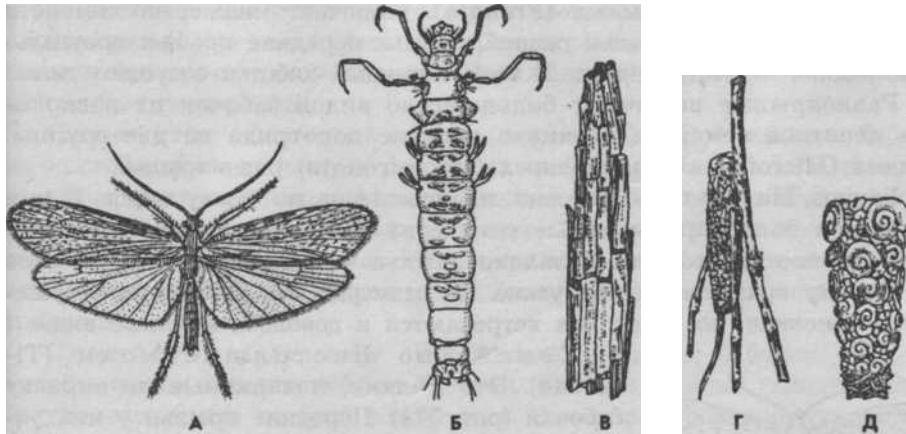


Рис. 373. Ручейники (из Бей-Биенко): А — имаго *Halesus*, Б — личинка *Anabolia*, В, Г, Д — чехлики разных видов

Отряд Чешуекрылые, или Бабочки (Lepidoptera). Чешуекрылые характеризуются прежде всего наличием двух пар крыльев, покрытых чешуйками, представляющими собой видоизмененные волоски. Чешуйки нередко ярко окрашены. Ротовой аппарат сосущего типа: хоботок состоит из удлинённых максилл, образующих трубку, и сворачивается спиралью. Остальные ротовые части редуцированы. Личинки бабочек — гусеницы с жующим ротовым аппаратом, имеют кроме грудных ног брюшные ложноножки (обычно пять пар). Куколки покрытые, нередко в коконе.

Это специализированный отряд насекомых. Имаго чешуекрылых питаются нектаром цветков или сладкими соками растений, а их личинки — гусеницы, за редким исключением, растительноядные. Бабочки — важная группа опылителей покрытосеменных растений, а их гусеницы нередко наносят существенный вред растениям.

Всего известно около 140 тыс. видов чешуекрылых. В отряде выделяют три подотряда бабочек: подотряд Равнокрылые (*Jugata*), подотряд Разнокрылые (*Frenata*) и подотряд Булавоусые (*Rhopalocera*).

Подотряд Равнокрылые (*Jugata*). Это низшие бабочки с примерно одинаковыми по размеру и жилкованию крыльями. Передние крылья у заднего края с югальным выступом, скрепляющим их с задними крыльями. У некоторых низших бабочек сохранились мандибулы, а ротовой хоботок не развит.

К подотряду равнокрылых относятся семейства первичных молей и тонкопрядов. У нас часто встречается хмелевой тонкопряд (*Herpialus humuli*), гусеницы которого развиваются на травянистых растениях.

Подотряд Разнокрылые (*Frenata*). Включает множество семейств бабочек, у которых крылья разной формы: передние крылья треугольные, задние — округленные. У всех типичный хоботок сосущего типа. Разнокрылые включают большинство видов бабочек из нескольких десятков семейств. Принято деление подотряда на две группы: мелких (*Microfrenata*) и крупных (*Macrofrenata*) разнокрылых.

Группа *Microfrenata* особенно многочисленна по числу видов. К ним относятся более примитивные семейства разнокрылых. У них более примитивное жилкование и задние крылья часто с бахромой волосков по заднему краю либо очень узкие. По размерам эти бабочки преимущественно мелкие, но среди них встречаются и довольно крупные виды.



Рис. 374. Яблонная моль *Hypocrita pomonella* (из Бей-Биенко)

Семейство Настоящие моли (*Tineidae*). Это мелкие, невзрачные по окраске бабочки (рис. 374). Передние крылья у них узкие, а задние с бахромкой волосков. Ротовой аппарат нередко недоразвит. Гусеницы живут в паутинных чехликах.

Семейство молей включает множество видов, распространенных во всех широтах. Большинство видов развивается на растениях. Среди молей много вредителей сельского хозяйства. Так, зерновая моль вредит запасам зерна, яблонная моль повреждает побеги яблонь. Тополевая моль в некоторые годы приводит к полному поражению листьев тополей, которые уже в середине лета теряют листву.

Кроме растительноядных молей, имеется большое число видов, гусеницы которых питаются продуктами животного происхождения (перо, мех, кожа). Среди таких молей есть опасные вредители меха, шерсти — платяная моль (*Tineola biselliella*) и шубная моль (*Tinea pellionella*). Шубная моль паразитирует на фазе гусеницы с мая по сентябрь. Зимует личинка последнего возраста в чехлике, а в апреле она окукливается. Имаго живут всего несколько дней и после размножения отмирают.

Семейство Листовертки (*Tortricidae*) морфологически близки к молям. Но у них более толстое брюшко, часто пестрые крылья, складывающиеся кровлеобразно. Гусеницы 16-ногие, часто скручивают листья в трубочки при помощи паутинной нити.

Листовертки вредят деревьям в лесах, садах и парках. Особенно опасна дубовая листовертка, оголяющая леса в годы массового размножения.

К листоверткам относятся вредители хвойных пород — побеговьюны. Гусеницы сосновых побеговьюнов протачивают ходы в стеблях и часто вызывают образование натеков смолы. Особенно часто встречается смоляной побеговьюн (*Evetria resinella*). Побеговьюны наносят существенный ущерб сосновым посадкам.

К листовёрткам относится и такой вредитель садов, как яблонная плодожорка (*Laspeyresia pomonella*). Они поражают плоды яблонь. Гусеницы выгрызают ходы в яблоках. Пораженные плодожоркой червивые яблоки быстро портятся.

Семейство Стекланницы (*Aegeriidae*) — узкокрылые бабочки со свободными от чешуек участками крыльев («окошками»). Отсюда и название — стекланницы. У них наблюдается мимикрия с осами по форме и окраске тела. Имаго быстролетающие. Гусеницы прогрызают ходы в стеблях, корнях деревьев или травянистых растений. Среди стекланниц немало вредных видов, например большая тополевая стекланница (*Sesia apiformis*).

Семейство Огневки (*Pyralididae*) — мелкие бабочки, нередко яркой окраски с шелковистым блеском. В покое крылья складываются треугольником или трубкой вокруг тела. Гусеницы в большинстве растительноядные. Опасным вредителем сельского хозяйства является луговой мотылек (*Pyrausta sticticalis*), вредящий многим культурам. Этот вредитель может давать на юге 2—3 поколения в сезон. Зерновым запасам вредит мучная огневка (*Pyralis farinalis*). Восковая огневка (*Galleria mellonella*) питается пчелиным воском, оплетая ячейки паутиной, и наносит ущерб пчеловодству. В садах часто встречаются гусеницы крыжовенной и смородиновой огневок, которые выгрызают ягоды и опутывают побеги паутиной.

Группа Крупные разнокрылые (*Macrofrenata*). Это более крупные и специализированные представители разнокрылых. Для них характерны некоторые особенности жилкования, широкие задние крылья, короткая бахрома вдоль их заднего края. Усики нитевидные или перистые. Сюда относится несколько семейств.

Семейство Коконопряды (*Lasiocampidae*) — крупные и средние по размерам бабочки с толстым брюшком. Хоботок редуцирован. Усики гребенчатые у самок и перистые у самцов. Гусеницы волосатые с пятью парами брюшных ног. Куколки в паутинном коконе.

К вредным видам относятся сосновый, сибирский и кольчатый коконопряды. В отличие от первых двух видов, вредящих сосновым лесам, кольчатый шелкопряд — вредитель лиственных лесов и садов.

Особенно крупные вспышки численности характерны для кольчатого шелкопряда (*Malacosoma neustria*, рис. 375). В отдельные годы кольчатый шелкопряд оголяет дубовые леса и сады на обширных площадях.

Бабочки кольчатого шелкопряда с желто-бурыми крыльями. Самцы несколько меньше самок, с перистыми усиками. Яйцекладка имеет форму широкого плотного кольца, охватывающего побег. Яйца зимуют. Весной из них выходят гусеницы, которые объедают листья деревьев. Гусеницы серо-голубые, с яркими полосами: срединной белой и двумя парами боковых оранжевых полос. Куколки в коконах.

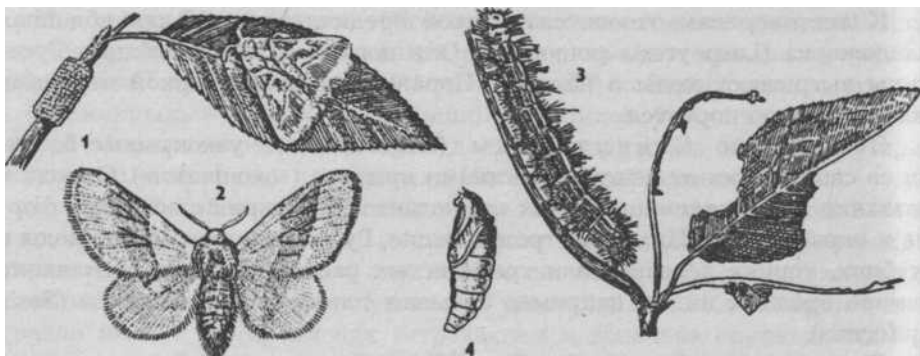


Рис. 375. Кольчатый шелкопряд *Malacosoma neustria*: 1 — кладка яиц, 2 — имаго, 3 — гусеница, 4 — куколка

Семейство Настоящие шелкопряды (Bombycidae). К этому семейству относится тутовый шелкопряд — *Bombyx mori*. Его родина — Гималаи. В Китае стали разводить тутового шелкопряда более 4500 лет назад и основали шелководство. Позднее эта отрасль стала развиваться и в других странах.

Семейство Волнянки (Limantriidae). Бабочки средних размеров с волосистым телом, часто с резким половым диморфизмом. Гусеницы с пучками волосков. Куколки в коконе. В своем развитии связаны с древесной растительностью. Среди волнянок немало вредителей леса и плодовых культур. Наиболее часто встречаются непарный шелкопряд (*Limantria dispar*), златогузка (*Euproctis chrysorrhoea*).

У непарного шелкопряда выражен половой диморфизм: самка крупнее (размах крыльев до 7,5 см), с белыми крыльями, самец меньше (размах крыльев до 4,5 см), с буровато-серыми крыльями и перистыми усиками. Гусеницы серые, волосатые, с тремя желтыми полосами, с пятью парами синих и шестью парами красных бородавок на спине. Гусеницы делают паутинные гнезда и полностью съедают листья, оголяя деревья. Куколки в шелковистых коконах.

Непарный шелкопряд часто дает вспышки массового размножения. Борьба с ним затруднена, так как это многоядный вредитель, повреждающий более 300 видов растений. Кроме того, этот вид чрезвычайно плодовитый: каждая самка откладывает от 300—400 до 1000 яиц. Волосатых гусениц шелкопряда неохотно едят птицы.

В южных районах страны большой вред древесным растениям наносит златогузка. Бабочки златогузки средних размеров с пучком шелковистых волосков на конце брюшка. Самцы и самки отличаются незначительно. Гусеницы с ядовитыми волосками. У них предупреждающая окраска: вдоль спины проходят две красные и две белые полосы, а на

9—10-м сегментах расположены оранжевые бугорки с протоками ядовитых желез. Гусеницы златогузки часто полностью оголяют кроны деревьев.

Семейство Совки (Noctuidae). Самое большое семейство бабочек (30 тыс. видов). Совки окрашены обычно в серые, бурые тона. Брюшко толстое, опушенное, усики нитевидные, а у самцов иногда гребенчатые. Совки имеют определенный тип жилкования крыльев. Гусеницы голые, с пятью парами брюшных ног, встречаются на растениях и в почве. Куколки, как правило, развиваются в почве.

Среди совок много вредителей сельского и лесного хозяйства. Группа подгрызающих совок вредит корням растений. У нас особо опасна озимая совка (*Scotia segetum*), которая распространена во всех климатических зонах (рис. 376). Самки откладывают до 2000 яиц на культурные и сорные растения. Гусеницы питаются растениями из 15 семейств. Сильно вредят всходам зерновых культур.

К совкам-вредителям относятся также совка-гамма, капустная, сосновая совки.

Семейство Пяденицы (Geometridae). Пяденицы — бабочки с нежными крыльями, чаще белые или с легким рисунком, с тонкими или гребенчатыми усиками, с тонким брюшком. Гусеница с 2—3 парами брюшных ног, расположенных на задних сегментах тела. Гусеницы передвигаются шагающими движениями. Они изгибают тело петлей вверх, при этом брюшные ножки заднего конца тела отрываются от субстрата и оказываются рядом с грудными ногами, а затем гусеница поднимает вверх передний конец тела, выбрасывает его вперед на всю длину и спускается на грудные ноги. Такое движение напоминает измерение длины пядями (расстоянием между указательным и большим пальцами руки). Отсюда название семейства — пяденицы.

Пяденицы питаются многими видами древесных и травянистых растений.

В лесах опасным вредителем сосны является сосновая пяденица (*Bupalus piniaria*), гу-



Рис. 376. Озимая совка *Agrotis segetum* (из Натали): 1 — имаго, 2 — яйца, 3 — гусеница, 4 — куколка

сеницы которой объедают хвою. Окукливается сосновая пяденица в почве. Вспышки численности этого вредителя нередко длятся несколько лет.

Лиственным породам деревьев вредит зимняя пяденица (*Operophtera brumata*). В период массового размножения она наносит большой ущерб яблоням, грушам и другим садовым культурам. У зимней пяденицы выражен половой диморфизм: самцы с нормально развитыми крыльями, а самки с укороченными.

На крыжовнике и смородине нередко встречается крыжовенная пяденица (*Abraxas grossulariata*). Ее гусеницы объедают листья этих ягодных кустарников. Окукливаются на листьях и стеблях.

Семейство Павлиноглазки (*Saturniidae*). К этому семейству относятся крупные бабочки. Самая крупная бабочка — атлас (*Attacus atlas*) из Индии и Индокитая достигает 24 см в размахе крыльев. Всего известно около 1000 видов, а у нас встречается всего 20 видов. Бабочки-сатурнии с толстым пушистым туловищем, на крыльях имеются глазчатые пятна.

У нас наиболее крупные павлиноглазки: большой ночной павлиний глаз, рыжий павлиний глаз, дубовая павлиноглазка, или китайский шелкопряд (*Antheraea pernyi*), который имеет использование в шелководстве.

Семейство Бразники (*Sphingidae*). Это быстролетающие формы. Их туловище обтекаемой формы, передние крылья узкие, длинные, задние короткие. По габитусу нередко напоминают птиц. Всего известно 1200 видов, у нас 50 видов. У бразников очень длинный хоботок, и они опыляют цветки с самыми глубокими нектарниками (табак, гвоздичные, флоксы, водосбор).

Крупные представители бразников: олеандровый бразник, мертвая голова. В средней полосе наиболее часто встречается сосновый бразник (*Sphinx pinastri*, рис. 377), гусеницы которого объедают хвою сосны. Некоторые бразники имитируют шмелей, например бразник-шмелевидка.

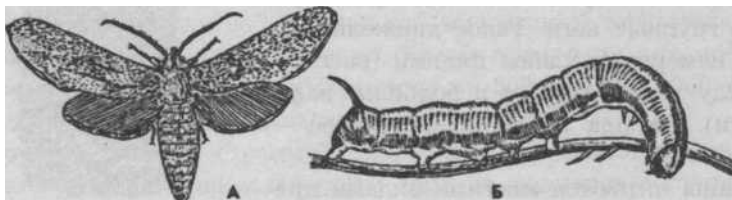


Рис. 377. Сосновый бразник *Sphinx pinastri* (из Бей-Биенко): А — имаго, Б — гусеница

Подотряд Булавоусые (*Rhopalocera*). Этот подотряд называют иногда дневными бабочками, так как большинство из них ведут дневной образ жизни и ярко окрашены. У них крылья с крупной дискоидальной ячейкой, усики булабовидные. В состоянии покоя крылья складываются вверх над спиной, а не кровлеобразно и не плоско как у ночных бабочек.

К этому подотряду относится множество семейств, из которых наиболее часто встречаются: толстоголовки, парусники, белянки, нимфалиды, сатириды, голубянки.

Семейство Белянки (*Pieridae*) — бабочки белой, реже желтой окраски, иногда с темными жилками. Имаго — опылители, а гусеницы развиваются на различных видах растений. Огородные белянки: капустная (*Pieris brassicae*, рис. 378), репница (*P. рае*) и брюквенница (*P. парі*) развиваются на крестоцветных культурах и нередко наносят существенный вред культурным растениям.

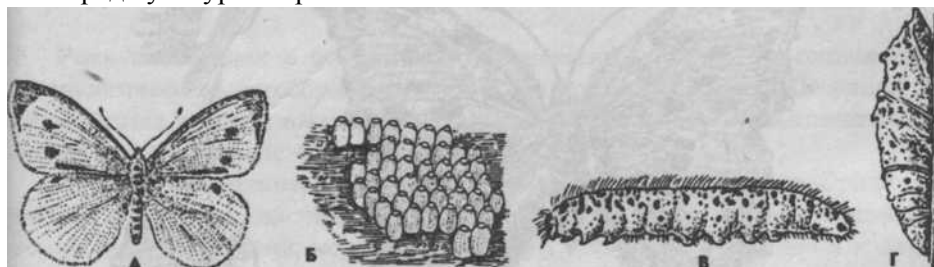


Рис. 378. Капустная белянка *Pieris brassica* (из Натали): А — имаго, Б — яйцекладка, В — гусеница, Г — куколка

Семейство Нимфалиды (*Nymphalidae*) особенно многообразно. У нас часто встречаются: крапивница (*Aglais urticae*), траурница (*Nymphalis antiopa*), павлиний глаз (*Inachis io*), множество видов перламутровок, шашечниц (рис. 379). Нимфалиды иногда собираются стаями и совершают перелеты.

Семейство Сатириды (*Satyridae*). Бабочки менее пестрой окраски. У них преобладают коричневые, бурые тона, и их нередко называют шоколадницами. На крыльях сатирид часто расположены глазчатые пятна.

Семейство Голубянки (*Lycaenidae*) — более мелкие бабочки, часто с резким диморфизмом в окраске: самцы — голубые, самки — бурые.

Дневные бабочки важны в природе как опылители. Их гусеницы в большинстве случаев развиваются на дикорастущих растениях и не наносят им существенного вреда.

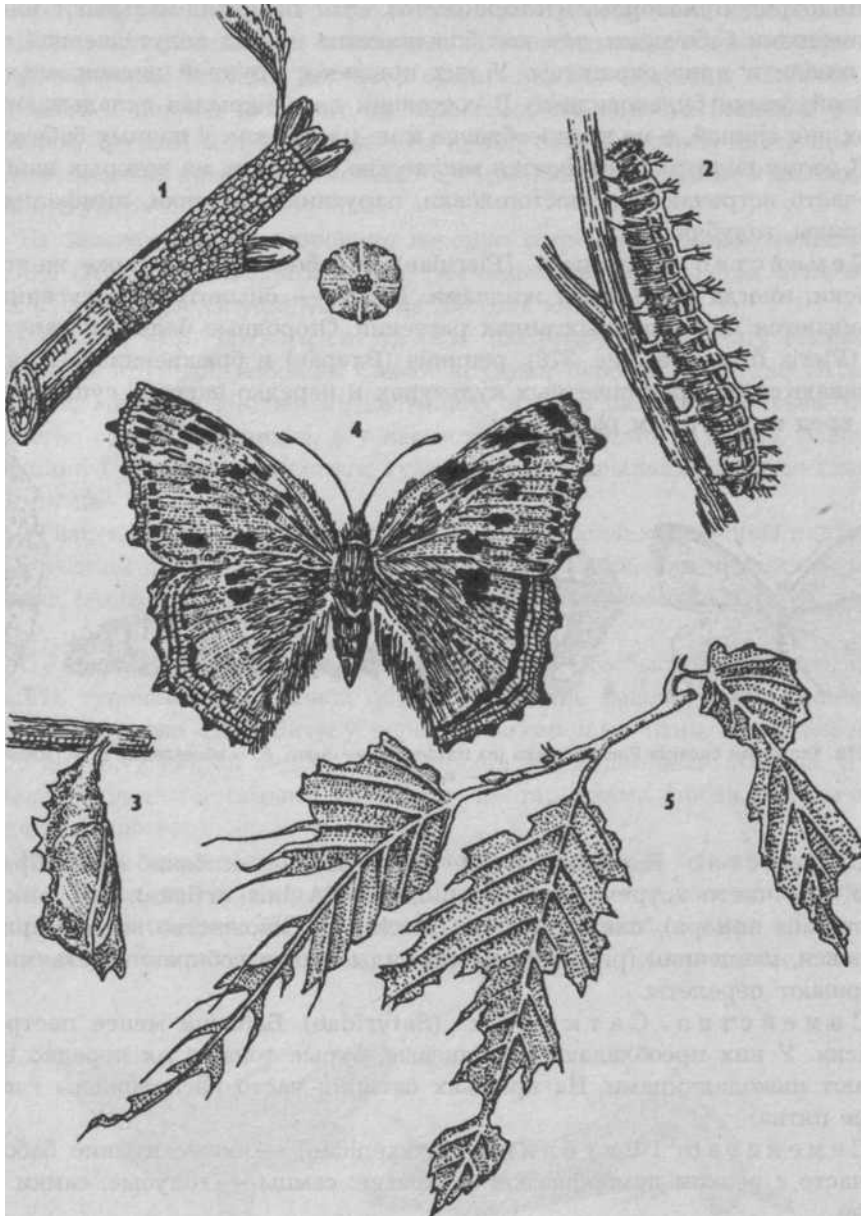


Рис. 379. Многоцветница *Vanessa polychloros* (из Бей-Биенко): 1 — яйцекладка и одно яйцо, 2 — гусеница, 3 — куколка, 4 — имаго, 5 — листья, поврежденные гусеницами

Дневные бабочки по красоте форм в природе не имеют соперников. Многие виды нимфалид, парусников и других занесены в Красную книгу и подлежат охране. В настоящее время создаются микрозаповедники и заказники для охраны редких и красивых насекомых, в том числе и бабочек. В Европе организованы крупные инсектарии, где разводят тысячи прекрасных видов бабочек. С ними могут ознакомиться многочисленные посетители, посетив флористические теплицы, где содержат живых бабочек.

При создании экологических парков предусмотрено разведение красивых форм бабочек, которые украсят ландшафты.

Значение насекомых в природе и в жизни человека

Роль насекомых в биоценозах. Насекомые — самая многочисленная и экологически многообразная группа животных на Земле. Особенно их роль велика в биоценозах суши, так как подавляющее большинство насекомых — наземные обитатели.

Трудно переоценить их значение в биогенном круговороте. Среди насекомых имеются консументы I порядка — фитофаги, потребляющие зеленую массу растений; консументы II и III порядков — хищники и паразиты, питающиеся растительной и животной пищей; редуценты — разрушители органических остатков растительного и животного происхождения. Так, например, в лесу растениями питаются жуки листоеды, долгоносики, гусеницы бабочек, тля и др. Их, в свою очередь, истребляют хищные насекомые (жуки — жужелицы, божьи коровки, клопы хищницы, осы, муравьи) и паразиты (личинки мух-тахин, наездников).

Растительные остатки перерабатывают насекомые-сапрофаги (первичнобескрылые, таракановые, личинки двукрылых, многих жуков). Древесиной питаются ксилофаги: термиты, короеды, личинки усачей, златок, долгоносиков. У многих из них имеются в кишечнике симбионты (бактерии, жгутиковые), помогающие переваривать клетчатку.

Животные остатки поедают: мертвоеды, кожееды, личинки двукрылых. Даже экскременты животных поедаются насекомыми (жуки и мухи-навозники). Вся группа насекомых-сапрофагов, ксилофагов способствует процессу почвообразования (многие виды). Множество насекомых — хищники (жуки, клопы) или паразиты (наездники, мухи).

В свою очередь, насекомые — важный объект в питании многих более крупных животных (амфибий, рептилий, насекомоядных птиц и млекопитающих). Почти все певчие птицы выкармливают свое потомство насекомыми. Даже крупные звери: медведи, лисы, бурундуки любят лако-

миться насекомыми, добывая их в лесной подстилке, норах, пнях. В некоторых регионах люди тоже используют в пищу насекомых: в Японии — личинок ручейников, в Китае — личинок усачей, в Африке — саранчовых.

Насекомые — важный фактор регуляции численности растений и животных. В естественных биогеоценозах фитофаги истребляют, главным образом, ослабленные растения и виды, не характерные для данных сообществ. Так, например, насекомых-ксилофагов можно обнаружить только на засыхающих или срубленных деревьях.

Хищные и паразитические насекомые регулируют численность многих беспозвоночных. Так, муравьи контролируют численность обитателей леса, луга, пустыни. Божьи коровки подавляют численность тлей и других равнокрылых насекомых. Жужелицы истребляют, главным образом, почвообитающих насекомых, паукообразных и моллюсков.

Велика роль насекомых-опылителей, осуществляющих перекрестное опыление растений. Эволюция насекомых шла в значительной степени сопряженно с покрытосеменными растениями. У них возникали взаимовыгодные отношения (мутуализм). Насекомые обеспечивали перекрестное опыление, а растения вырабатывали нектар и избыточную пыльцу для насекомых. Многие насекомые — расселители семян и проростков растений.

Насекомые — производители продуктов, полезных для человека. Начиная с глубокой древности человек использовал насекомых для получения некоторых продуктов. Отдельные виды насекомых стали постоянными объектами промысла и даже разведения.

1. *Пчелы и пчеловодство.* Одним из видов занятий древних людей было бортничество — сбор меда диких пчел. В настоящее время этот промысел сохраняется в отдельных регионах. Но разведение пчел с целью получения меда, воска оказалось более прибыльным занятием. Пчеловодство стало важной отраслью сельского хозяйства. Медоносную пчелу (*Apis mellifera*) разводят почти во всех странах мира. Селекционерами выведены многие породы пчел с разными биологическими особенностями. Совершенствуется технология пчеловодства, повышающая продуктивность этой отрасли.

Главными продуктами пчеловодства являются мед (переработанный в зобу пчел нектар) и воск, выделяемый рабочими пчелами для постройки сот. В настоящее время пчеловодство дает и другие продукты: прополис — смолистое вещество с бактерицидными свойствами, выделяемое пчелами для промазки гнезда; пчелиный яд и пчелиное молочко, которое пчелы выделяют из особых желез для кормления личинок. Прополис и пчелиный яд используются в медицине, а пчелиное молочко — в парфюмерной промышленности. Развитие пчеловодства влияет на повышение

урожайности культурных покрытосеменных растений, так как пчелы — хорошие опылители. Ульи с пчелами специально вывозят в цветущие сады с плодовыми культурами, на поля с многолетними травами (клевер, люцерна), гречихой, подсолнечником, а также на огородные культуры.

2. Шелкопряды и шелководство. Шелк, вырабатываемый гусеницами шелкопрядов для свивания коконов при окукливании, издавна использовался людьми для изготовления тончайших и прочных тканей. Шелководство как отрасль сельского хозяйства по разведению шелкопрядов с целью получения шелка возникло в глубокой древности в странах Юго-Восточной Азии. В Китае и Японии научились разводить дубовых шелкопрядов из семейства сатурний-павлиноглазок для получения шелка — чесучи. Дубовый шелкопряд (*Antheraea pernyi*) встречается еще и в диком состоянии в Китае и у нас на Дальнем Востоке. В СССР разведение дубового шелкопряда было широко распространено, так как кормовыми растениями для его гусениц являются обычные породы деревьев: дуб, береза.

Родиной тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) считают Китай, где уже 4,5 тыс. лет назад занимались шелководством. Кормовым растением для тутового шелкопряда служит только тутовое дерево — шелковица, которое произрастает лишь в странах с теплым климатом. Шелк из коконов тутового шелкопряда — наиболее тонкий и высококачественный. Ученые-селекционеры и генетики успешно работают над совершенствованием пород тутового шелкопряда и разработкой методов, повышающих продуктивность этой отрасли.

3. Насекомые — источник получения лаков, красок и лекарственных веществ. Лаковые червецы (отряд Homoptera) выделяют особые секреты, из которых люди получают натуральный лак — шеллак. Из сушеных жуков-нарывников изготавливают лекарство — кантаридин. У нас культивируется местный вид кокцид — араратская кошениль (*Porphyrophora hameli*) для получения красной краски — кармина.

Биотехнология насекомых. Биотехнология — перспективное направление науки, разрабатывающее методы разведения организмов в производственных целях.

Насекомые представляют собой важную группу объектов биотехнологии. Пчеловодство и шелководство — древнейшие направления в биотехнологии насекомых. В настоящее время развивается много новых направлений в этой области, на которых мы и остановим свое внимание.

1. Разведение энтомофагов. Энтомофаги — это хищные и паразитические организмы, истребляющие вредных для человека насекомых. Среди энтомофагов больше всего насекомых. Их используют для защиты растений от вредителей. Например, наездник-яйцеед трихограмма (*Trichogramma*) используется в борьбе с такими вредителями, как совки, луговой мотылек, гороховая и яблонная плодожорки и др. Производство

трихограммы в России вышло на промышленный уровень. На биофабриках разводят трихограмму на одном из ее хозяев — зерновой моли. Ведется тщательная генетическая работа по повышению жизнеспособности трихограммы.

Для борьбы с колорадским жуком из Америки завезены хищные клопы: подизус (*Podisus maculiventis*) и периллюс (*Perillus bioculatus*). Этих клопов разводят в биолaborаториях на яйцах и личинках колорадского жука, а также зерновой моли, а затем вывозят на картофельные поля.

Успешно проводится разведение жуков — божьих коровок (кокцинеллид) для борьбы с тлей, червецами и кокцидами. В России разводят шесть видов кокцинеллид. Для их питания используются их естественный корм и искусственные питательные среды.

К перспективным энтомофагам относятся также хищные жуки — жужелицы, стафилиниды, личинки двукрылых, сетчатокрылых; паразитические перепончатокрылые и двукрылые. Для охраны леса от вредителей разводят муравьев: увеличивают число их гнезд в лесу методом отводков — переноса части гнезда.

2. *Разведение насекомых-фитофагов.* Совсем недавно еще не предполагалось, что возникнет необходимость разводить растительноядных насекомых — вредителей растений. Однако с развитием генетики и биологического метода защиты растений стали разводить в лабораторных условиях насекомых-вредителей (непарного шелкопряда, белую американскую бабочку, яблонную плодожорку и др.) в целях генетической борьбы с ними или для производства вирусных препаратов. Кроме того, фитофагов разводят для лабораторного разведения энтомофагов и для борьбы с сорняками. Например, в Австралии была успешно решена проблема борьбы с сорняком зверобоем путем акклиматизации специализированного фитофага — жука листоеда. Для борьбы с сорняками в Европе разводят фитофага — фитомизу заразиховую (*Phytomyza orobanchia*), которая уничтожает сорное растение заразиху. Проведены успешные опыты по колонизации на полях жуков-листоедов, уничтожающих сорняки. Сейчас разрабатываются методы разведения фитофагов на искусственных средах.

Это направление энтомологической биотехнологии только набирает силу, и у него большое будущее.

3. *Разведение насекомых-нектарофагов.* К насекомым-нектарофагам относятся опылители растений, питающиеся нектаром. Имеется научная программа по разведению диких пчел — специализированных опылителей. В США успешно осуществляется разведение пчелы-листореза (*Megachile rotundata*), опыляющей люцерну. В нашей стране начиная с 1979 г. стали тоже разводить пчелу-листореза и транспортировать в различные районы страны для повышения урожайности люцерны. С этой

целью созданы пчелофермы, работающие с внедрением современной технологии.

Кроме того, у нас разводят пчелу осмию (*Osmia rufa*) — ценного опылителя плодово-ягодных культур. Развивается шмелеводство с культивацией гнезд шмелей и созданием передвижных павильонов на 150—200 семей. Шмели — специализированные опылители растений, и без них трудно решить проблемы повышения урожайности многих культур.

4. *Разведение насекомых-сапрофагов для переработки биоорганических отходов.* В последнее время стали использовать насекомых-копрофагов и сапрофагов для переработки навоза и компоста с получением биоудобрений и кормового белка. Это важный путь к безотходному сельскохозяйственному производству.

Синантропных мух (навозных и комнатных) разводят на биоорганических отходах. Это самые эффективные утилизаторы органических веществ, преобразующие их в собственную биомассу. Потомство одной пары мух в течение сезона дает биомассу от 625 до 1800 т. Максимальная плодовитость комнатной мухи 250 яиц на одну самку, а биомасса личинок составляет около 92 кг с одной тонны субстрата. Живых личинок мух используют для получения кормового белка, который добавляют в комбикорм для домашних животных. А переработанные мухами биоотходы представляют собой прекрасное органическое удобрение для полей.

Изучены возможности использования синантропных мух в космических биологических системах жизнеобеспечения человека.

5. *Разведение и использование насекомых в научных и эстетических целях.* Насекомые — идеальные объекты для решения многих проблем биологии: генетики, физиологии, эмбриологии, экологии, биогеографии, теории эволюции. Они многочисленны, неприхотливы в культуре, имеют короткий жизненный цикл.

Например, на плодовой мушке-дрозофиле (*Drosophila*) проведены классические опыты по генетике, биологии развития и сформулированы важные концепции в области теории эволюции. Современная биохимия, биофизика, молекулярная биология, генная инженерия, экология базируются на экспериментах с насекомыми.

Насекомых разводят на корм аквариумным рыбкам. Особенно широко используют в этих целях личинок комаров-хирономид, которых называют мотылем. Для кормления певчих птиц и содержания амфибий и рептилий в неволе используют личинок мучных жуков-хрущаков.

В последнее время в зоопарках мира большое внимание уделяется содержанию красивых и удивительных по форме и поведению насекомых в инсектариях. В теплицах с тропическими растениями разводят крупных бабочек — опылителей орхидей и других редких растений. В Московском зоопарке содержат ряд видов крупных жуков, палочников, богомолов и др.

При создании национальных парков предусмотрены меры по восстановлению популяций редких и исчезающих видов насекомых. Насекомые — удобный объект для живого уголка в школе и биологических лабораториях. Их можно использовать для биологических наблюдений и опытов, а также для эстетического воспитания.

Вредные насекомые и борьба с ними. Многие тысячи видов насекомых приносят вред человеку. Одни из них вредят сельскохозяйственным культурам растений; другие являются вредителями лесных насаждений, стройматериалов; третьи паразитируют на человеке и животных. Многие виды — переносчики микроорганизмов, вызывающих опасные заболевания. Массовые вспышки численности вредителей сельского и лесного хозяйства часто провоцируются человеком, так как введение монокультур способствует резкому повышению численности насекомых-монофагов.

1. *Насекомые — вредители растений.* Вредителями полевых культур является множество видов насекомых из разных отрядов. Выяснено, что только на одних зерновых культурах Украины встречается 300 видов насекомых-фитофагов. Но не все виды фитофагов — опасные вредители.

К числу наиболее вредных видов, дающих массовые вспышки численности на территории нашей страны, следует отнести многоядных насекомых: саранчу (итальянский прус, азиатская саранча), жуков-щелкунов, чернотелок и чешуекрылых (луговой мотылек, совки).

Пшеница и другие зерновые культуры подвергаются нападению саранчи, гусениц зерновых совков, поедающих всходы, хлебных жуков, клопа-черепашки, вредящих зерну. Личинки гессенской мушки повреждают стебли и листья зерновых культур. Серьезным вредителем хлопчатника является хлопковая совка, питающаяся внутри семенной коробочки. Свекле вредят свекловичный долгоносик и свекловичный клоп. Листьями картофеля питаются личинки и имаго колорадского жука, листьями капусты — гусеницы белянок, совков, капустной мухи. Личинки луковой мухи выедают ткани внутри листьев лука.

Вредители плодово-ягодных культур. Для каждой группы садовых растений существует специфический состав вредных насекомых. Например, к важнейшим вредителям яблони относятся: яблонный долгоносик, повреждающий завязи цветков; гусеницы яблонной моли, объедающие листья и молодые побеги; яблонная плодожорка, вредящая плодам. Ягодникам вредят: личинки малинного жука; гусеницы крыжовенного пилильщика, выедающие семена в ягодах крыжовника, смородины. Самым опасным вредителем виноградников является филлоксера. Цитрусовым культурам вредят главным образом червецы и щитовки. К числу многоядных и крайне опасных вредителей сада относятся: кольчатый, непарный шелкопряды, белая американская бабочка. Многочисленны на садовых культурах листовёртки, плодовые моли, тли, цикады, стеблевые точильщики.

Вредители лесных насаждений. Среди вредителей леса различают первичных, повреждающих листья, плоды и цветки, и вторичных, нападающих на ослабленные деревья и повреждающих их стволы и корни. Вторичные вредители могут приводить деревья к гибели и разрушению.

Больше всего деревья в нашей стране страдают от непарного и кольчатого шелкопрядов, оголяющих большие площади лиственных лесов. Сосновые посадки повреждаются сосновым пилильщиком, сосновым шелкопрядом, смолевщиками. Опасным вредителем тополя является тополевая моль, гусеницы которой минируют листья. Гусеницы тополевой моли недоступны для птиц и насекомых-энтомофагов, и потому она может беспрепятственно размножаться. Многочисленны на всех породах деревьев листогрызущие жуки (листоеды, хрущи, долгоносики, гусеницы листоверток, пядениц). Среди сосущих насекомых, вредящих деревьям, множество видов тлей, листоблошек, цикадок, цикад.

Первичные вредители наносят повреждения деревьям в виде погрызов, скелетирования листьев, галлов и мин (внутренних ходов) в листьях, молодых побегах.

Среди вторичных вредителей леса наиболее опасны различные виды короедов, лубоедов, жуков-усачей, протачивающих ходы в коре и древесине деревьев. К древоточцам относятся гусеницы некоторых бабочек, например стеклянниц, древоточца.

Вредители зерновых запасов. Особую группу насекомых составляют амбарные вредители, повреждающие зерно в хранилищах. К ним относятся жуки-чернотелки (мучной и малый хрущаки), амбарный долгоносик, мучная огневка, амбарная и зерновая моль. Эти насекомые наносят вред не только уничтожением зерновых запасов, но и тем, что они выделяют в зерно ядовитые для человека и животных вещества. Употребление в пищу сильно зараженного вредителями зерна или муки приводит к пищевым отравлениям. Повреждение семенного материала насекомыми резко снижает всхожесть семян.

Очень важны предупредительные меры против амбарных вредителей: чистота содержания складов, соблюдение режима температуры, влажности и вентиляции и др.

2. *Насекомые — паразиты и переносчики заболеваний человека и животных.* Специализированными эктопаразитами человека среди насекомых можно считать только вшей (головная, платяная, лобковая), обитающих на теле человека и в его одежде.

Постельный клоп — обитатель человеческого жилья. Паразитирует преимущественно на человеке, но частично и на домашних животных. К паразитам, общим с синантропными животными, относятся, например, блохи, паразитирующие на крысах, мышах, кошках и нападающие на человека. Помимо специализированных паразитов имеется множество кровососущих двукрылых, нападающих на любых теплокровных

животных: комары, слепни, москиты, мошки, некоторые мухи. Эти кровососы часто достигают огромной численности и получили название «гнус» за причиняемые человеку и животным неприятности.

Паразитические насекомые приносят человеку и животным различный ущерб: от раздражения кожи до заражения опасными заболеваниями. В одних случаях передача возбудителя передается одним видом насекомого организмам одного вида-хозяина. Например, комары рода *Anopheles* передают малярийного плазмодия от человека к человеку. В других случаях передача насекомыми человеку возбудителя инфекции — всего лишь один из путей распространения заболевания среди животных. Так, муха-цеце передает трипаносому — возбудителя сонной болезни антилопам и человеку; блохи передают вибрионы чумы диким синантропным грызунам и человеку.

Кровососущие насекомые передают от животных к человеку, как случайному хозяину, возбудителей таких заболеваний, как бешенство, энцефалит, мышинный тиф, туляремию, лейшманиозы.

К распространителям инфекций относятся синантропные виды насекомых, не являющихся кровососами: комнатные мухи, тараканы. Комнатные мухи, посещающие помойки, сточные ямы, разносят бактерии на своих лапках и хоботке и загрязняют пищу человеку. Мухи распространяют возбудителей дизентерии, брюшного тифа, холеры.

У домашних животных имеются специализированные паразиты. Домашние птицы страдают от пухоедов, птичьих блох, от которых нередко гибнут молодые особи и снижается продуктивность взрослых птиц.

На домашних млекопитающих паразитируют особые виды вшей, блох, мухи-кровососки, власоседы, мухи-оводы. Личинки оводов развиваются в желудке у лошадей, под кожей у крупного рогатого скота, в носовых пазухах овец и верблюдов.

Кровососущие насекомые переносят возбудителей многих специфических заболеваний домашних животных. Так, слепни переносят трипаномные заболевания рогатого скота (нагану), верблюдов (сурру).

Борьба с заболеваниями, передаваемыми насекомыми, ведется в нескольких направлениях. В некоторых случаях наиболее эффективна борьба с насекомыми — переносчиками инфекции. В других случаях ведется контроль за зараженностью инфекцией животных, являющихся ее природным резервуаром (например, грызунов). И особенно важно соблюдение санитарно-гигиенических мер, предупреждающих заражение человека и животных паразитическими насекомыми, и использование защитных средств от кровососов.

3. *Насекомые — технические вредители.* Среди насекомых имеются виды, способные питаться различными органическими веществами, относящимися к разряду несъедобных для других животных. Например,

жуки-кожееды питаются кожей, рогом, мехом, пером, шерстью и пищевыми продуктами; гусеницы шубной и платяной моли едят шерсть, мех; термиты уничтожают деревянные постройки, мебель, книги.

На территории России зарегистрировано около 200 видов насекомых, вредящих различным материалам. Среди них особенно много жуков (кожееды, точильщики, усачи и др.) и чешуекрылых. В основном повреждения наносятся личинками этих насекомых, обитающими внутри материалов.

В настоящее время наибольший вред наносят кожееды (*Dermestidae*) материалам животного и растительного происхождения, кожевенно-меховому сырью, шелководству, музейным коллекциям, книгохранилищам. Кроме того, кожееды в поисках пищи и места для окукливания прогрызают материалы, которыми не питаются: синтетические материалы, асбест, бумагу, картон и т. д.

Меховым и шерстяным изделиям более всего вредят моли, на долю которых приходится до 90% потерь. Наиболее опасными среди них являются: платяная моль (*Tineola biselliella*), шубная (*T. pellionella*) и мебельная (*T. furciferella*). В поисках пищи гусеницы моли повреждают и другие материалы: капрон, нейлон, поливинилхлорид.

Древесным материалам вредит обширный комплекс насекомых. Наиболее распространены у нас точильщики (*Anobiidae*) — мелкие жучки, личинки которых протачивают ходы в мебели, стенах, деревянных полах.

Сухим древесным конструкциям и изделиям часто вредят также домовый усач, древогрызы, долгоносики-трухляки. Наибольший вред древесине в жарких странах наносят термиты. Они встречаются в Туркмении и Закавказье. Они поселяются в деревянных телеграфных столбах, различных постройках. Почвенные термиты могут мигрировать далеко от своего гнезда и при поисках пищи прогрызать разные материалы на своем пути. В тропических странах принимают серьезные меры предосторожности от термитов. Одежду хранят только в подвешенном виде или в шкафах с круглосуточным освещением, так как термиты боятся света. Книги лучше сохраняются на открытых подвесных полках, а коллекции насекомых и ботанические гербарии — в герметически закрытых металлических ящиках и сейфах, недоступных термитам.

Кроме наносимых повреждений различным материалам, насекомые нередко создают помехи в работе многих аппаратов, машин, так как делают гнезда в их отверстиях, щелях или набиваются в них во время ночного лёта.

Против насекомых — вредителей материалов используются различные репелленты с отпугивающим запахом, химические промазки, окутывание газом и другие меры.

Борьба с вредными насекомыми. Когда вредные виды достигают высокой плотности и создается угроза потери урожая или другого материального ущерба, принимаются меры к сокращению их численности. Меры борьбы с насекомыми могут быть механическими, химическими, биологическими, агротехническими.

Механические меры борьбы с вредными насекомыми наиболее древние. Это сбор и уничтожение насекомых. К механическим мерам борьбы относятся: сбор насекомых вручную, например колорадского жука с кустов картофеля; отряхивание вредителей с деревьев на полотно или щиты (гусениц бабочек, листоедов); рытье ловчих канавок для насекомых, передвигающихся по поверхности почвы (пешая саранча, гусеницы совок, лугового мотылька); срезание с ветвей кладок яиц вредителей. Механические меры борьбы можно применять на небольших площадях, в основном в подсобных хозяйствах, на опытных участках.

Химические меры борьбы в настоящее время используются наиболее часто. Преимущество химического метода борьбы проявляется в том, что обработка полей ядохимикатами производится механизированно на больших площадях и обычно с большим эффектом. Отрицательная сторона химических мер борьбы проявляется в отравлении и гибели не только вредных насекомых, но и полезных — опылителей, энтомофагов, почвообразователей. Кроме того, применение ядохимикатов нередко приводит к их накоплению в растениях и почве, что позднее сказывается на здоровье человека и животных. Стали нередкими случаи отравления людей плодами и овощами, выросшими на землях, обработанных инсектицидами (ядами против насекомых).

Химические средства борьбы с насекомыми подразделяются на две группы: внутреннего и наружного (контактного) действия. К первой группе относятся кишечные яды; они действуют на насекомых с грызущим ротовым аппаратом и неэффективны по отношению к сосущим насекомым. К таким ядам относятся: парижская зелень, боракс, бура, мышьяковистые препараты. Так, например, весной часто обрызгивают деревья в парках, садах парижской зеленью от листогрызущих насекомых: гусениц, жуков. Боракс эффективно помогает в борьбе с тараканами.

Наружные, или контактные, средства действуют на всех насекомых независимо от типа ротового аппарата. Инсектициды могут быть в газообразном состоянии, или в форме дуста (порошка), или жидкой эмульсии. Разработаны специальные машины и оборудование для опыливания, опрыскивания растений инсектицидами.

Инсектициды могут быть неограниченными (фторсиликат натрия, сера) и органическими, среди которых можно выделить масла (продукты нефтеперегонки), вещества растительного происхождения (никотин, пиретрум, ротенон) и синтетические: хлорированные углеводороды и фос-

фосфоорганические, карбонатные соединения, а также пиретроиды. В последнее время идет активная работа химиков по созданию инсектицидов избирательного действия по отношению к определенному виду вредителя, со слабой токсичностью, легко распадающихся и не вызывающих загрязнения среды.

Перспективно использование гормонов насекомых. Путем синтеза получены инсектициды, сходные с ювенильным гормоном насекомых. Использование таких препаратов прерывает развитие насекомых-вредителей и приводит их к гибели. Их называют РРН — регуляторами роста насекомых.

Кроме того, идет поиск отпугивающих веществ — репеллентов — против вредителей. Так, широко используются средства от комаров и других кровососов — диметилфталат, от моли — нафталин, лаванда, от термитов — креазот.

С другой стороны, в борьбе с насекомыми применяются привлекающие средства — аттрактанты в различных типах ловушек. Издавна использовались в качестве аттрактантов сахар, дрожжи для привлечения мух. Весьма эффективными аттрактантами считаются фенетилпропионат и эутинол. В последнее время в качестве аттрактантов начали использовать феромоны насекомых — пахучие вещества, выделяемые для привлечения особей другого пола, или их синтетические заменители. В мировой практике оказалась успешной борьба с капустной совкой применением синтетического полового аттрактанта — луплюра, который нарушает поведение самцов и при этом самки остаются неоплодотворенными. Но чаще феромонами заряжают ловушки для массового отлова самцов вредных бабочек — непарного шелкопряда, яблонной плодожорки.

Еще одна группа химических веществ используется в борьбе с насекомыми — фумиганты. Это летучие вещества, токсичные и репеллентные для насекомых (дихлорэтан, цианистый водород и др.). Ими обрабатывают склады, подвалы, хранилища от вредных насекомых.

Биологические методы борьбы с насекомыми особенно перспективны, так как безвредны для окружающей среды и человека. Среди их различают: использование энтомофагов, патогенных организмов и генетические методы.

Для применения энтомофагов — хищников и паразитов в борьбе с вредными насекомыми создаются биофабрики и биолaborатории, ведущие культуру полезных насекомых. В России существует 1500 таких лабораторий по разведению энтомофагов, которых затем выпускают на поля для снижения численности вредителей. Кроме того, принимаются меры по накоплению естественных энтомофагов на полях.

Для борьбы с вредителями, завезенными из других регионов, разводят энтомофагов, интродуцированных с родины вредителя. Например,

против колорадского жука используют хищных клопов, завезенных из Америки, против калифорнийской щитовки — хищного жука-родолию из тех же мест.

В качестве патогенных организмов в биологической борьбе служат возбудители грибковых и вирусных заболеваний насекомых. В Сибири успешно проведены меры по распространению грибкового заболевания соснового шелкопряда. В Калифорнии вирус полиэдроза оказался эффективным в борьбе с гусеницами на люцерне. В настоящее время описано более 1000 заболеваний насекомых, которые можно использовать для борьбы с вредителями. Широким фронтом ведутся работы по получению вирусных и бактериальных штаммов против насекомых.

Генетическая борьба. Имеются опыты по получению и использованию бесплодных мутантов вредных насекомых в естественных популяциях. Так, во Флориде и на острове Кюрасао была истреблена мясная муха, поражающая домашних животных. Перспективным оказался и другой генетический прием — влияние на регуляцию пола у вредных насекомых в сторону увеличения обилия самцов, что резко снижает численность вида.

Однако биологические методы борьбы с вредными насекомыми еще не получили широкого размаха из-за дороговизны получения биологических культур и отсутствия промышленной базы биопроизводства, которая могла бы обеспечить запросы практики.

Агротехнические и организационные методы регуляции численности насекомых. Численность вредных насекомых может поддерживаться на безопасном уровне за счет общей культуры земледелия и ряда агротехнических приемов.

Учитывая, что вредители чаще нападают на ослабленные растения или произрастающие в неблагоприятных условиях, необходимо культивировать сорта, хорошо приспособленные к конкретным климатическим и почвенным условиям, и следить за плодородием почвы. Внесение удобрений в почву, в засушливых условиях — орошение, а на заболоченных участках — дренаж благоприятствуют нормальному росту, развитию растений и их устойчивости к болезням и вредителям.

Могут применяться и специальные агротехнические меры против насекомых-вредителей. Для предупреждения массовых вспышек численности вредных насекомых, которые могут питаться сорняками, проводят борьбу с сорняками: прополку, парование почв, использование пестицидов. Например, капустные жуки-листоблошки успешно развиваются на таких сорных растениях, как сурепка, свербига, а затем нападают на культуры крестоцветных растений.

Для борьбы с вредителями-монофагами, развивающимися на какой-либо одной-двух культурах, необходимо строгое чередование культур в севообороте, так как повторное использование одной и той же культуры

на одном поле приводит к массовому размножению специализированных вредителей. Так, правильные севообороты снижают численность клопов-черепашек, хлебной жужелицы на полях пшеницы, колорадского жука — на культурах картофеля и баклажанов

Важно учитывать сроки посева культуры и сбора урожая, чтобы не допустить благоприятных условий для размножения вредителей. Насаживание лесополос по границам полей способствует накоплению полезной фауны энтомофагов и опылителей, благоприятствующих урожайности культурных растений.

Чтобы остановить проникновение вредителей из других стран, проводятся карантинные мероприятия. Проводится инспекция ввозимых в страну живых растений, животных.

Селекционеры работают над созданием сортов, устойчивых к тем или иным вредителям.

Интегрированная борьба с вредными насекомыми предполагает использование разнообразных методов снижения их численности; при этом в каждом конкретном случае система этих методов меняется. Задачи интегрированного управления численностью вредителей заключаются в выяснении уровня их экономической вредности и в составлении такой программы мероприятий, которая была бы оптимальной как с экономических, так и с экологических позиций. Важно, чтобы принятые меры не приводили к опасному загрязнению среды или к нарушениям в отношениях между организмами, которые могут привести к экологическим катастрофам.

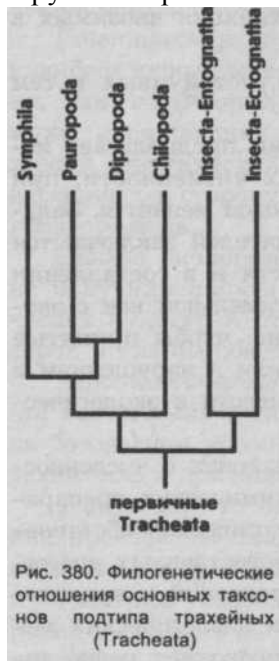
Инсектициды должны использоваться только в районах с численностью вредителей выше пороговой. Нормы внесения химических препаратов могут сильно изменяться в зависимости от экологической обстановки: от соотношения численности вредителей и их естественных врагов, структуры их популяций, от устойчивости сортов растений к вредителям. Параллельное использование агротехнических и биологических методов регуляции численности вредных насекомых позволяет резко сокращать нормы внесения инсектицидов и даже полностью отказываться от них. Интегрированная борьба с вредителями требует усиления научного подхода в организации сельского хозяйства, использования программного управления и вычислительной техники.

Филогения и экологическая радиация шестиногих

Сравнительно-морфологические и эмбриологические данные косвенно доказывают происхождение надкласса шестиногих от общих с многоножками предков — первичных многоногих трахейных (Protracheata).

Так, у низших шестиногих сохраняются рудиментарные ножки на брюшке: у Protura из класса Entognatha и у представителей ископаемого отряда Monura, близкого к современным Thysanura, из класса Insecta — Ectognatha. А в эмбриональном развитии крылатых насекомых часто выражена полиподная фаза с закладкой ножек на всех туловищных сегментах.

Палеонтологические материалы свидетельствуют о древности шестиногих. Известны находки ископаемых коллембол из силура, первично-бескрылых насекомых (Monura) из девона. А в карбоне процветали уже крупные крылатые насекомые из инфракласса Palaeoptera.



Современная система шестиногих отражает этапность эволюционного процесса. Основные этапы эволюции Hexapoda представляются следующим образом. От предковой группы многоногих первичных трахейных обособились первые шестиногие с рудиментарными конечностями. Эволюция шестиногих развивалась в двух направлениях к Entognatha со скрытым ротовым аппаратом в связи со специализацией к микрофагии и к многоядным формам — Ectognatha (рис. 380). По мнению М. С. Гилярова (1949), развитие открыточелюстных насекомых сопровождалось переходом от скрытого образа жизни в почве к обитанию на поверхности почвы и растениях. Появление крыльев у насекомых было существенным ароморфозом в их эволюции и связано с лазающим образом жизни и необходимостью парить при падении с древовидных споровых. Существует гравитационная гипотеза происхождения крылатости у насекомых, которую поддерживают многие палеоэнтомологи (А. Г. Пономаренко, А. Расницын). В связи с лазающим образом

жизни у насекомых ноги становились более длинными, а грудной отдел более мощным. При этом центр тяжести перемещался вперед в грудной отдел. Для уравнивания тела удлинялось брюшко. Это приводило к изменению общего габитуса насекомых.

Параллельно с этим процессом возникали приспособления к парению при падении. Крылья насекомых возникли из кожных складок на грудных сегментах — паранотальных выростов. У древних крылатых насекомых из отложений карбона — отряда палеодиктиоптер (Paleodictyoptera) были две пары крыльев, а на переднеспинке паранотальные выросты, похожие на зачаточные крылья. Древние крылатые насекомые относи-

лись к инфраклассу Paleoptera с нескладывающимися крыльями. Большинство из них вымерли, и в современной фауне осталось лишь два отряда: отряд Поденки (Ephemeroptera) и отряд Стрекозы (Odonata). Ископаемые стрекозы были более крупными: некоторые из них достигали 75 см в размахе крыльев. По-видимому, от общих предков с древнекрылатыми сформировался инфракласс новокрылых (Neoptera) со складывающимися крыльями, который оказался эволюционно более перспективным. Уже в карбоне встречались отряды примитивных таракановых, прямокрылых, жуков, веснянок, сетчатокрылых. В дальнейшем оформлялся современный состав отрядов насекомых: ортоптероидных, гемиптероидных и нейрптероидных.

Крупным ароморфозом в развитии насекомых явилось формирование насекомых с полным превращением, представленных нейрптероидным комплексом отрядов. Появление в онтогенезе насекомых с полным превращением, личинок, не похожих на имаго, расширило их экологические возможности. Большинство современных отрядов насекомых сложились в мезозое. Они заняли разнообразные экологические ниши с образованием множества жизненных форм (рис. 381).

Насекомые заселили не только поверхность суши (эпибиос), но и толщу почвы (геобиос), растительный покров (фитобиос), воздушную среду (аэробIOS) и частично стали вторичноводными (гидробиос). Некоторые насекомые являются эктопаразитами и крайне редко эндопаразитами животных. В пределах каждой ярусной группировки насекомых различаются разные жизненные формы с различиями в типе движения, что сказывается особенно существенно на их облике: бегающие, ползающие, роющие, плавающие, прыгающие. Экологическая радиация насекомых в процессе эволюции проходила в несколько этапов. У древних первично-бескрылых Hexapoda развивались приспособления к жизни в поверхностных слоях почвы, реже на растениях или на поверхности воды. С появлением крылатости у насекомых началось активное освоение среды обитания на растениях с активными воздушными миграциями. Освоение толщи почвы насекомыми проходило на более позднем этапе эволюции с нарастанием ксерофитности условий на Земле в кайнозое.

Темы для обсуждения

1. Приспособления насекомых к жизни на суше.
2. Насекомые — прогрессивная ветвь эволюции трахейных животных.
3. Черты специализации у насекомых к разному способу и типу питания.
4. Приспособления насекомых к обитанию в разных средах: на поверхности почвы, в почве, растительном ярусе и в воде.

5. Жизненные формы насекомых.
6. Происхождение метаморфоза у насекомых и его биологическое значение.
7. В чем проявляется родство насекомых с другими трахейными членистоногими?
8. Происхождение насекомых. Филогенетические связи трахейных с другими членистоногими.
9. Роль насекомых в биоценозах. Проблема охраны насекомых.
10. Основные направления в биотехнологии насекомых.
11. Вредные насекомые и борьба с ними. Перспективы интегрированных методов снижения численности насекомых.

Тип Онихофоры (Onychophora)

Онихофоры — сухопутные животные с чертами промежуточного сходства между червями и членистоногими. Это напочвенные обитатели тропических лесов южного полушария. Всего известно около 70 видов онихофор. Ранее их относили к членистоногим к подтипу трахейных (Tracheata). Позднее выяснилось, что онихофор с трахейными членистоногими сближает лишь конвергентное сходство в приспособлениях к жизни на суше. Было доказано, что онихофоры представляют самостоятельный тип низших целомических животных, который характеризуется основными особенностями:

- тело онихофор подразделено на слабо обособленную голову с тремя парами придатков и туловище с многочисленными парными не членистыми конечностями;
- развит кожно-мускульный мешок с гладкой мускулатурой;
- полость тела — миксоцель. Производные целома представлены полостью гонад и целомодуктами;
- кровеносная система незамкнутая, сердце с метамерными остиями;
- органы дыхания представлены трахеями;
- нервная система лестничная без обособленных ганглиев;
- раздельнополая. Размножение сперматофорное. Развитие прямое.

К онихофорам относится единственный класс — Первичнотрахейные (Prototracheata).

Современные онихофоры исключительно сухопутные животные. Они встречаются в лесной подстилке в тропических лесах Америки, Африки, Австралии, реже в пещерах. Среди них наиболее хорошо изучены перипатусы (рис. 383).

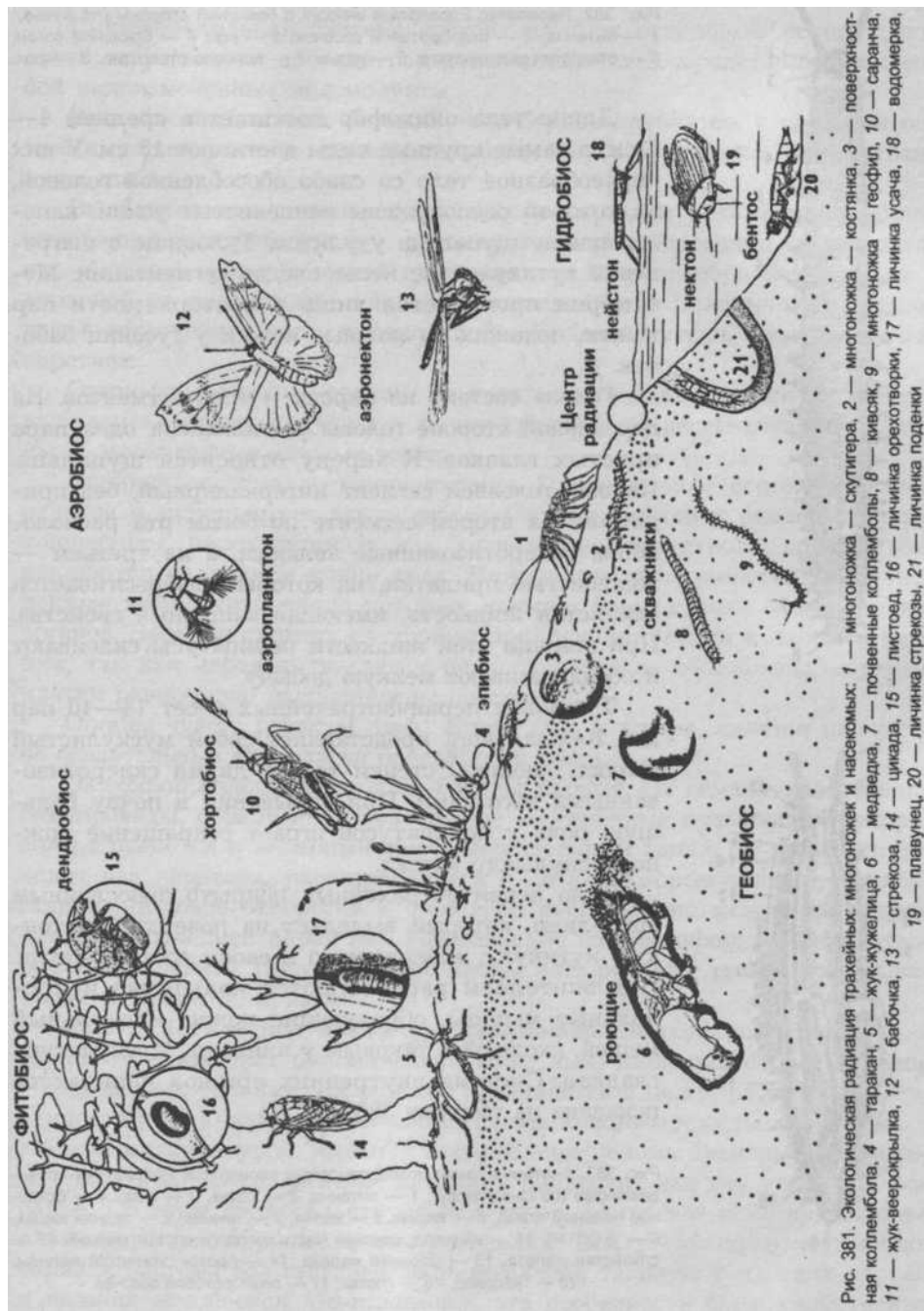


Рис. 381. Экологическая радиация трахейных насекомых и насекомых: 1 — многоножка — скutigера, 2 — многоножка — костьянка, 3 — поверхностная коллембола, 4 — таракан, 5 — жук-жужелица, 6 — медведка, 7 — почвенные коллемболы, 8 — кивсяк, 9 — многоножка — геофил, 10 — саранча, 11 — жук-веперкрылка, 12 — бабочка, 13 — стрекоза, 14 — цикада, 15 — листоед, 16 — личинка орехотворки, 17 — личинка усача, 18 — водомерка, 19 — плавунец, 20 — личинка стрекозы, 21 — личинка поденки

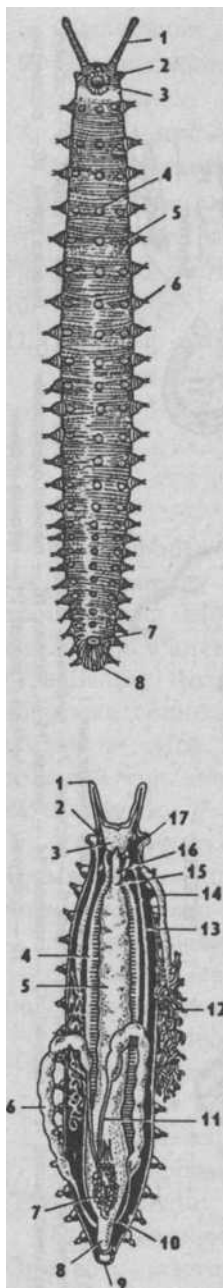


Рис. 382. Перипатус *Euperipatus weldoni* с брюшной стороны (по Бувье): 1 — антенна, 2 — околоротовой сосочек, 3 — рот, 4 — брюшной орган, 5 — отверстия целоמודукта, 6 — ножка, 7 — половое отверстие, 8 — анус

Длина тела онихофор достигает в среднем 4—5 см, а самые крупные виды достигают 15 см. У них червеобразное тело со слабо обособленной головой, на которой расположены нечленистые усики, напоминающие щупальца у улиток. Туловище с шагреновой кутикулой не несет следов сегментации. Метамерия проявляется лишь в повторяемости пар ножек, похожих на ложные ножки у гусениц бабочек.

Голова состоит из акрона и трех сегментов. На дорсальной стороне головы расположена одна пара простых глазков. К акрону относятся щупальца. Первый головной сегмент интеркалярный, без придатков. На втором сегменте по бокам рта расположены склеротизованные челюсти, а на третьем — железистые придатки, из которых выбрызгивается слизистая жидкость, имеющая защитные свойства. При помощи этой жидкости перипатусы склеивают и обездвиживают мелкую добычу.

Туловище первичнотрахейных несет 14—40 пар ног. Каждая нога представляет собой мускулистый вырост брюшной стенки тела с двумя склеротизованными коготками. При зарывании в почву большую роль у перипатусов играет сокращение кожно-мускульного мешка.

Тело первичнотрахейных покрыто однослойным эпителием, который выделяет на поверхности тонкую кутикулу, содержащую в своем составе хитин. Под эпителием располагаются кольцевые и продольные мышцы, образующие кожно-мускульный мешок, сходный с таковым у аннелид. Мускулатура гладкая. Система внутренних органов перипатуса показана на рисунке 383.

Рис. 383. Анатомия самки новозеландского перипатуса *Peripatoides novae-zealandiae* (по Снодграссу): 7 — антенна, 2 — глаза, 3 — мозг, 4 — брюшной нервный ствол, 5 — кишка, 6 — матка, 7 — яичник, 8 — задняя кишка, 9 — анус, 10, 11 — яйцевод, средняя часть которого служит маткой, 12 — слизистая железа, 13 — слюнная железа, 14 — проток слюнной железы, 15 — пищевод, 16 — глотка, 17 — околоротовой сосочек

Пищеварительная система состоит из трех отделов. В ротовую полость открываются протоки пары слюнных желез, представляющих собой видоизмененные целомодукты.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце трубчатое, с парными остиями, расположено в перикардиальном синусе миксоцеля. Сосуды развиты слабо.

Выделительная система представлена парными метамерными видоизмененными целомодуктами, расположенными у основания туловищных ног. Каждый выделительный орган состоит из петлеобразного канала с воронкой на внутреннем конце, открывающейся в целомический мешочек, а наружным концом переходящей в мочевой пузырь с выводным отверстием.

Органы дыхания — трахеи. На поверхности тела имеется множество дыхалец — стигм, ведущих в пучок трахей. Это несегментарные органы — производные кожных желез.

Нервная система лестничного типа. Головной мозг состоит из трех отделов и иннервирует глаза, усики. От мозга отходят окологлоточные коннективы, переходящие в два боковых нервных ствола, которые соединяются на заднем конце тела. Между стволами имеются многочисленные комиссуры, число которых намного больше, чем сегментарных органов. Нервная система по уровню организации близка к плоским червям, так как нервные ганглии у онихофор еще не обособлены, нервные клетки равномерно распределены по стволам.

Органы чувств развиты слабо. Кроме глаз и усиков, имеется множество осязательных сенсилл на поверхности кожи.

Онихофоры раздельнополые. Гонады парные. От семенников отходят семяпроводы, образующие резервуары — семенные пузырьки. Семяпроводы сливаются в непарный семяизвергательный канал. От яичников отходят два яйцевода, расширяющиеся в матки, которые впадают во влагалище. Половое отверстие у онихофор расположено между последней или предпоследней парой ног. Размножение сперматофорное. Оплодотворение внутреннее. Почти все онихофоры живородящие, реже откладывают яйца. Развитие прямое.

Филогенетическое положение онихофор. Онихофоры относятся к группе примитивных целомических животных, имеющих общих предков с кольчатыми червями. Их родство проявляется в целом ряде общих особенностей организации. Им свойственен кожно-мускульный мешок с гладкой мускулатурой, имеются производные целома. Вместе с тем нельзя считать аннелид прямыми предками онихофор, как это утверждалось ранее. Об этом свидетельствует наличие у онихофор некоторых более плезиоморфных признаков, чем у аннелид. Так, у онихофор лестничная нервная система без ганглиев, напоминающая таковую у плоских червей и низших моллюсков. По-видимому, эта особенность была свойственна

общим предкам трохофорных животных. Кроме того, особенности эмбриогенеза онихофор, в частности энтероцельная закладка целома, его первичная аметамерность также подтверждают своеобразие их эволюционного пути.

Представляет особый интерес конвергентное сходство онихофор с членистоногими, что в свое время ошибочно использовалось систематиками для объединения их в один тип. Так, процесс цефализации у онихофор не зашел так далеко, как у членистоногих. В состав головы у онихофор кроме акрона входят всего 2—3 сегмента, а в число головных придатков у них входят лишь усики, одна пара челюстей и особые железистые придатки. Конечности онихофор не членистые, как у членистоногих. Кутикула есть, но не хитиновая. Трахеи онихофор, в отличие от таковых у членистоногих, не метамерные, кожно-железистого происхождения. Большого сходства у обоих типов достигает строение миксоцеля, целоמודуктов, сердца, но их эмбриональная закладка существенно отличается.

Вместе с тем онихофоры не потеряли филогенетического значения как живая модель предков членистоногих с примитивными нечленистыми конечностями и наличием ряда аннелидных черт.

Далекие предки онихофор были морскими обитателями. В ископаемом состоянии известны животные, близкие к онихофорам, с плавающими ластообразными нечленистыми конечностями. Сопоставление морских предков онихофор с современными сухопутными формами позволяет судить о формировании у них адаптаций к жизни на суше.

Происхождение и филогения членистоногих

В настоящее время считается доказанным происхождение членистоногих от червеобразных предков, близких к кольчатым червям (Annelida). Сопоставление организации членистоногих с червеобразными группами животных отражено на таблице 9.

Червеобразные предки членистоногих, по-видимому, имели единую полость тела, без межсегментных перегородок. Гонады и выделительные органы — целоמודукты не были у них метамерными. Конечности, скорее всего, отсутствовали. Головной отдел у предков был представлен простомиумом с чувствующими щетинками (сегментация туловища была гомонимной). Основные фазы в преобразовании сегментации тела и его придатков охарактеризованы Снодграссом.

На первом этапе филогенеза червеобразных предков в ряду к Arthropodia было появление конечностей на брюшной стороне каждого сегмента. Далее происходил процесс цефализации. К простомиуму присоединялись туловищные сегменты, а их конечности преобразовывались в ротовые части.

Таблица 9. Сравнительная характеристика типов членистых животных

	Тип Кольчатые (Annelida)	Тип Онихофоры (Onychophora)	Тип Членистоногие (Arthropoda)
1	2	3	4
Отделы тела	Головной отдел, туловище	Голова, туловище	Голова, грудь — (головогрудь), туловище, брюшко
Сегментация туловища	Гомономная	Гомономная	Гетерономная, реже гомономная
Голова (состав)	Простомииум и перистомииум	Акрон и три сегмента	Акрон и четыре и более сегментов
Головные придатки	Пальпы, усики	Антенны, мандибулы, железистые органы	Антенны 1—2 пары, мандибулы, максиллы — две пары
Туловищные конечности	Нет или пароподии	Нечленистые брюшные ножки	Членистые конечности (одноветвистые или двуветвистые)
Покровы	Ресничный эпителий или с кутикулой	Эпителий с тонкой кутикулой	Гиподерма с 2—3-слойной хитиновой кутикулой
Мышцы	Гладкие Кожно-мускульный мешок	Гладкие Кожно-мускульный мешок	Поперечнополосатые Дифференцированные мышцы
Полость тела	Целом (сплошной или сегментированный)	Миксоцель	Миксоцель

Продолжение таблицы 9

1	2	3	4
Нефридии	Прото- и метанефридии, целомодукты	Целомодукты	Целомодукты и у сухопутных — мальпигиевы сосуды
Нервная система	Брюшная нервная цепочка с ганглиями	Нервная лестница без ганглиев	Брюшная нервная цепочка с ганглиями
Глаза	Пузыревидные	Пузыревидные	Фасеточные
Кровеносная система	Замкнутая, без сердца	Незамкнутая, с сердцем с остиями	Незамкнутая, с сердцем с остиями
Закладка мезодермы	Телобластическая и энтероцельная	Энтероцельная	Телобластическая
Органы дыхания	—	Трахеи	Жабры, трахеи

Ранний этап цефализации у предков членистоногих можно сопоставить с таковым у *Opusichophora*, у которых голова состоит из акрона (соответствует простомииуму аннелид) и трех сегментов и несет антенны, мандибулы и железистые придатки. В дальнейшем цефализация продолжалась, и у трилобитов уже наблюдается оформление головного отдела (акрон и четыре сегмента). У первых членистоногих туловище еще сохраняло гомонимную сегментацию. Процесс олигомеризации и оформления отделов туловища шел по-разному в различных подтипах.

Параллельно с преобразованием сегментации тела происходило превращение тонкой кутикулы в более плотный хитиновый скелет. По мере склеротизации покровов образовывались тонкие мембраны на границе сегментов, а также формировалось членистое строение конечностей. Имеются ископаемые морские онихофоры, у которых были членистые ножки с жаберными нитями. Возможно, у предков *Arthropoda* возникали подобные примитивные членистые ножки с коготками для ползания по

дну. Дальнейшее развитие конечностей способствовало распаду кожно-мускульного мешка и интенсификации мускулатуры с преобразованием ее в поперечнополосатую. Постепенно совершенствовались нервная система и органы чувств у членистоногих в связи с усложнением поведения по сравнению с червеобразными предками. Приобретение комплекса всех перечисленных особенностей обеспечило существенный ароморфоз при формировании типа членистоногих.

Вопрос о филогенетических отношениях в типе членистоногих пока остается открытым. Долгое время преобладала точка зрения о двух направлениях эволюции, приведших к образованию четырех подтипов членистоногих от общей предковой группы. Первое направление связано с эволюцией членистоногих с одноветвистыми конечностями и без мандибул, которое привело к формированию подтипа трилобитов (*Trilobitomorpha*), а от них подтипа хелицерных (*Chelicerata*). Другое направление привело к образованию подтипа жабродышащих (*Branchiata*), а от их примитивных предковых форм к подтипу трахейных (*Tracheata*). Исходными предками этого направления эволюции считались членистоногие с двуветвистыми конечностями и развитыми мандибулами. Позднее, когда палеонтологи обнаружили трилобитов и с двуветвистыми конечностями, рассматриваемая гипотеза получила поправки. От исходных предков членистоногих допускалось происхождение трилобитов, от которых одно направление привело к хелицерным, а другое к общим предкам жабродышащих и хелицерных (А. Г. Шаров, 1965; Росс и др., 1982).

Существует и другая гипотеза о филогении членистоногих, допускающая независимое происхождение всех подтипов от разных предков первичных членистоногих. В пользу этой точки зрения свидетельствует то, что у всех подтипов членистоногих по-разному шли процессы цефализации (образование головного или головогрудного отдела). Кроме того, много споров о путях образования двуветвистых и одноветвистых конечностей. Например, нет убедительных доказательств о происхождении очень простых конечностей у трахейных от сложных двуветвистых конечностей ракообразных. О независимости происхождения подтипов свидетельствует наличие у каждого из них уникальных плезиоморфных признаков, унаследованных от собственных предков. Трудно согласиться и с тем, что от таких специализированных роющих форм, как трилобиты, с мощным панцирем могли произойти все группы членистоногих. По Снодграссу и Гилярову, трахейные представляют ветвь в эволюции членистоногих, рано обособившуюся от аннелидообразных предков членистоногих. Этим объясняется полное отсутствие общих черт у трахейных с водными членистоногими. Сходство же трахейных с хелицерными, как доказал Гиляров, объясняется исключительно параллелизмом и конвергенцией в связи с адаптациями к жизни на суше. Согласно этой гипоте-

зе, остальные три подтипа могли произойти от общих первичных членистоногих с незавершенным процессом цефализации.

Морфоэкологическая радиация членистоногих явилась результатом перехода предковых групп в разные адаптивные зоны. Трилобиты главным образом адаптировались к бентосно-пелагическому образу жизни. Главное направление в эволюции жабродышащих связано с освоением водной толщи и специализацией к пелагическому и планктонному образу жизни. Водные хелицеровые заняли особую нишу в бентосе, приобрели адаптации к зарыванию в грунт и к поиску добычи на дне. У них проявились преадаптации к выходу на сушу. Трахейные освоили сушу.

Надтип Вторичноротые (Deuterostomia)

Вторичноротые представляют особую филогенетическую ветвь целомических животных. К ним относится несколько типов: тип Иглокожие (Echinodermata), тип Полухордовые (Hemichordata) и тип Хордовые (Chordata). Последние достигли наивысшего развития среди животных. Эта группа типов достаточно четко отличается от уже изученной нами группы трохофорных животных (Trochozoa) (кольчатые черви, моллюски, членистоногие, онихофоры), которых называют еще и первичноротыми (Protostomia).

Вторичноротые имеют общие черты организации, отличающие их от трохофорных животных.

1. Кожа вторичноротых двуслойная и состоит из эктодермального эпителия и соединительнотканного слоя (кутиса) мезодермального происхождения, а у трохофорных животных кожа представлена лишь одним эктодермальным слоем клеток.

2. Скелет у них известковый — мезодермального происхождения и образуется в соединительнотканном слое кожи, в то время как у трохофорных скелет — производное эктодермы.

3. В эмбриогенезе вторичноротых рот закладывается вторично, а из первичного рта — бластопора формируется анус; у трохофорных животных рот образуется преимущественно из бластопора, хотя бывают случаи и вторичноротости.

4. Для вторичноротых характерна энтероцельная закладка мезодермы (из первичной кишки), а у трохофорных мезодерма формируется из телобластов (телобластическая закладка мезодермы) или из смешанного зачатка — энтомезодермы.

Для ранних фаз развития вторичноротых характерна закладка трех пар целомических мешков. Это свидетельствует об их исходной метамерности строения, что сближает их с другими метамерными целомическими животными.

Тип Иглокожие (Echinodermata)

Иглокожие — древняя группа вторичноротых животных, наиболее примитивная и вместе с тем крайне своеобразная. Это морские животные, ведущие прикрепленный или малоподвижный образ жизни. Внешне иглокожие не похожи на других животных. Своеобразие их облика отражено в названиях иглокожих: морские звезды, морские лилии, змеехвостки, морские ежи, морские огурцы (рис. 384). Известно около 6 тыс. современных видов иглокожих, которые распространены во всех полных соленых морях на разных глубинах. Еще большее число видов иглокожих известно в ископаемом состоянии. Несмотря на большое морфоэкологическое многообразие, иглокожие имеют общий план строения и характеризуются следующими особенностями.

1. У иглокожих сочетается исходная билатеральная симметрия со вторичной — радиальной, чаще всего пятилучевой. Строение иглокожих таково, что через их тело можно провести только одну плоскость симметрии, проходящую через рот, анус и особую мадрепоровую пластинку. Но многие системы органов иглокожих радиально-симметричны. В процессе онтогенеза иглокожих наблюдается переход от билатеральной симметрии к лучевой, что отражает эволюционную направленность типа.

2. Иглокожие обладают внутренним известковым скелетом, который образуется в соединительнотканном слое кожи. Эта особенность отражена в названии типа. Скелет защищает тело иглокожих от хищников, механических повреждений, а также служит опорой для прикрепления внутренних органов. Скелетные производные могут участвовать в образовании особых двигательных органов: «суставчатых» лучей у морских лилий и офиур. Иглы морских ежей служат для защиты от врагов и для движения. Скелетные образования — педицеллярии, напоминающие по форме щипчики, очищают тело иглокожих от налипающих частиц.

3. Вторичная полость тела (целом) иглокожих представлена рядом систем органов, выполняющих разные функции. К производным целома относятся: внутренняя полость тела (собственно целом), амбулакральная и псевдогемальная системы, а также половой синус и полость гонад. Целомическая полость, в которой расположены внутренние органы, выполняет функцию гомеостаза внутренней среды, частично опорную функцию, особенно у видов с мягкими покровами, а также транспортную. Амбулакральная система — в основном двигательная. Она обеспечивает гидравлическое движение иглокожих на амбулакральных ножках, которые также служат для дыхания и подачи пищи ко рту. Псевдогемальная система сопровождает нервную систему и обеспечивает транспорт питательных веществ к нервным клеткам. Это узкоспециализированный участок целома. Половой синус и образующиеся из него гонады выполняют половую функцию.

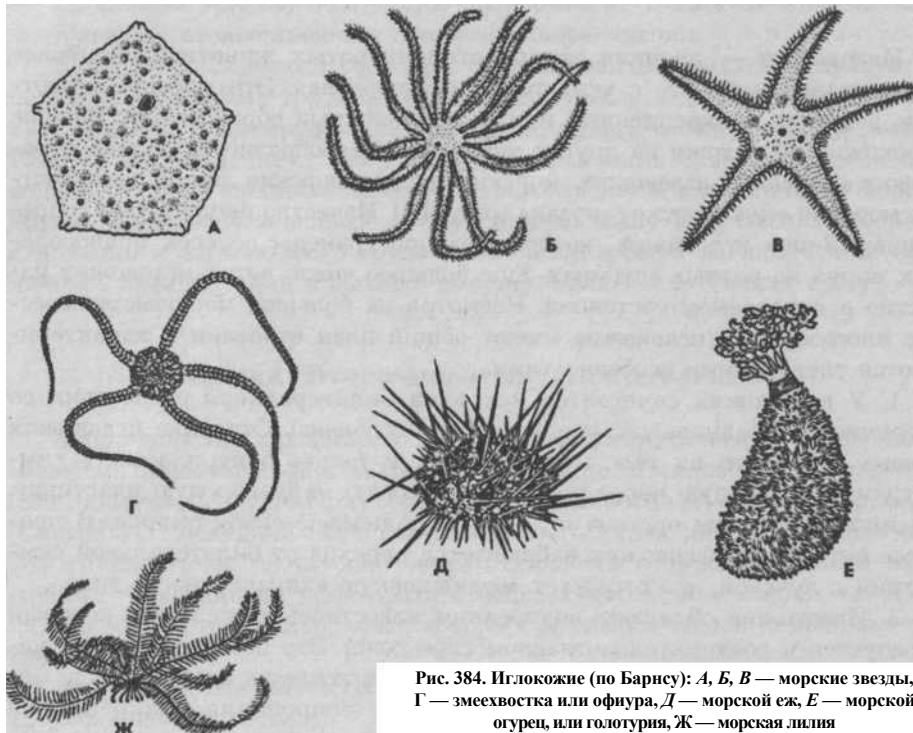


Рис. 384. Иглокожие (по Барнсу): А, Б, В — морские звезды, Г — змеехвостка или офиура, Д — морской еж, Е — морской огурец, или голотурия, Ж — морская лилия

4. Кровеносная система лакунарного типа и у большинства иглокожих слабо развита.

5. Дыхание иглокожих осуществляется преимущественно всей поверхностью кожи. Для дыхания служат кожные жабры, амбулаторные ножки, щупальца. А у многих голотурий имеются еще особые «водные» легкие — производные задней кишки.

6. Специальных органов выделения у иглокожих нет. Особые клетки — амебоциты, продуцируемые железой осевого органа, поглощают из целома экскреты, которые затем удаляются через кожу.

7. Нервная система иглокожих примитивна и представлена тремя отделами, каждый из которых состоит из нервного кольца и отходящих от него радиальных нервных стволов. Органы чувств многообразны, но примитивны морфологически.

8. Большинство иглокожих раздельнополые. Половой диморфизм выражен слабо. Оплодотворение наружное.

9. Развитие с метаморфозом. Ранняя личинка всех иглокожих — диплевула с двусторонней симметрией.

Имеются живородящие виды, у которых отсутствуют свободноплавающие личинки и развитие зародышей происходит в выводковых камерах самок.

Общая морфофункциональная характеристика иглокожих

Внешняя морфология. Размеры иглокожих колеблются от нескольких миллиметров до 2 м (голотурии). Форма тела разнообразна и может быть шаровидной, дискообразной, звездообразной, червеобразной или чашевидной с ветвистыми лучами. У иглокожих по-разному проявляется сочетание билатеральной и радиальной симметрии. У лилий, звезд, офиур и шаровидных («правильных») ежей радиальная симметрия преобладает над билатеральной, а у голотурий, сердцевидных и плоских («неправильных») ежей в большей степени выражена билатеральная симметрия.

Радиальная симметрия проявляется в повторяемости многих органов по секторам. Тело иглокожих состоит из радиальных секторов, число которых обычно кратно пяти; в каждом из них повторяются различные органы и структуры: лучи, ряды ножек, скелетных пластинок, гонады, печеночные выросты и др. Нарушения радиальной симметрии проявляются различным образом в разных группах иглокожих. Наличие одной madreporовой пластинки и одного осевого комплекса у звезд, офиур и ежей позволяет провести лишь одну плоскость симметрии через их тело. У голотурий радиальную симметрию нарушает наличие одной гонады, иногда развитие боковых выступов тела, недоразвитие амбулакральных ножек на спинной стороне. У многих лилий и у неправильных ежей асимметрично расположены анус и рот, что также позволяет провести через их тело лишь одну плоскость симметрии. Главная ось тела, соединяющая рот и анус, расположена по вертикали у звезд, офиур и правильных ежей. Рот у них обращен к субстрату. У голотурий ось тела горизонтальна субстрату; у них можно различить передний конец тела со ртом и задний — с анусом. У морских лилий ось тела петлевидно изогнута, при этом рот и анус находятся на верхней стороне тела по отношению к субстрату.

Покровы, скелет. Стенка тела иглокожих состоит из поверхностного ресничного эпителия, лежащего под ним соединительнотканного слоя кожи со скелетными элементами, мышц и подстилающего слоя целомического эпителия (рис. 385).



Рис. 385. Разрез стенки тела голотурии (из Натали): 1 — эпителий, 2 — соединительнотканый слой кожи, 3 — мускулатура, 4 — целомический эпителий, 5 — скелетные пластинки

В наружном слое кожи, кроме обычных эпителиальных клеток с ресничками, имеются пигментные, железистые и чувствующие клетки. Движение ресничек эпителия обеспечивает токи воды по коже, служащие для кожного дыхания, очищения тела и подачи пищи ко рту. Железистые клетки выделяют слизь, иногда ядовитую, с защитными свойствами. У ежей могут быть ядовитые железы у основания игл. Пигментные клетки определяют окраску тела иглокожих, которая может быть криптической под фон грунта или яркой. По коже рассеяны осязательные, обонятельные сенсиллы. У некоторых иглокожих имеются глазки.

Кожные производные иглокожих многообразны. К ним относятся кожные жабры, окологротовые щупальца — у голотурий, выводковые камеры у живородящих видов.

В соединительнотканном слое кожи образуется внутренний известковый скелет мезодермального происхождения. Отдельные скелетные элементы первоначально формируются внутриклеточно, путем биокристаллизации. При этом в каждой клетке — склеробласте образуется трехлучевая игла. В дальнейшем иглы выпадают в межклеточное пространство, где продолжается их рост. Отдельные известковые элементы склеиваются и образуют решетчатые или целостные пластинки разнообразной формы, специфичной для каждого вида.

У большинства морских звезд скелет лучше развит на нижней — аборальной стороне тела и представлен в каждом луче двумя рядами амбулакральных пластинок с отверстиями для ножек, по бокам от которых расположены по одному ряду адамбулакральных и по два ряда краевых пластинок. На аборальной поверхности тела звезд имеются лишь отдельные скелетные элементы, образующие решетчатое сплетение. Скелет большинства морских ежей сильно развит и образует сплошной панцирь из радиально расположенных парных рядов амбулакральных и интерамбулакральных пластинок (рис. 386). Сплошной панцирь характерен и для коротколучевых и шаровидных звезд, морских лилий. У офиур амбулакральные пластинки погружены внутрь лучей, и из них образуются суставчатые «позвонки», к которым прикрепляются мышцы. Это обеспечивает двигательную способность лучей у офиур. Подобное строение имеют лучи морских лилий. У голотурий скелет представлен отдельными мелкими скелетными элементами.

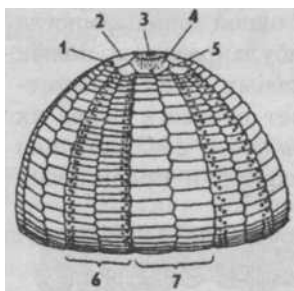


Рис. 386. Скелет морского ежа (по Хадорну): 1 — половое отверстие, 2 — половая пластинка, 3 — анус, 4 — madreporовая пластинка, 5 — глазная пластинка, 6 — радиус (2 ряда амбулакральных пластинок), 7 — интеррадиус (2 ряда интерамбулакральных пластинок)

К скелетным образованиям относится мадрепоровая пластинка с мелкими порами, ведущими в каменистый канал амбулакральной системы. Мадрепоровая пластинка расположена в одном из интеррадиусов, чаще на аборальной стороне тела у звезд и ежей или на оральной — у офиур. У некоторых видов может быть пять мадрепоровых пластинок (некоторые лилии).

У иглокожих с сильно развитым скелетом, например у ежей, мышцы развиты слабее, а у голотурий, скелет которых представлен лишь отдельными пластинками, сильно развит кожно-мускульный мешок.

Своеобразными и уникальными скелетными производными иглокожих являются педицеллярии — «щипчики», которыми они очищают тело. Особенно их много у морских звезд и ежей.

Типы питания иглокожих. Пищеварительная система. Иглокожим свойственны четыре основных типа питания: зоофагия, фитофагия, детритофагия и сестонофагия. Типичными зоофагами (хищниками) являются морские звезды, питающиеся главным образом моллюсками и другими малоподвижными беспозвоночными. К фитофагам относится большинство морских ежей, соскабливающих водоросли со скального грунта. Детритофаги питаются органическими частицами и мелкими организмами, содержащимися в донном грунте. Этот тип питания типичен для большинства голотурий и офиур. Сестонофаги используют в пищу «дождь трупов» (сесстон), т. е. оседающих из толщи воды мелких организмов, и частично ловят планктон. Сестоном питаются все морские лилии, ветвистолучевые офиуры — горгонцефалы и некоторые ветвистопальцевые голотурии. Часть иглокожих сочетает несколько типов питания.

Пищеварительная система иглокожих разнообразна по морфофункциональным особенностям в связи с разными типами питания (рис. 387).

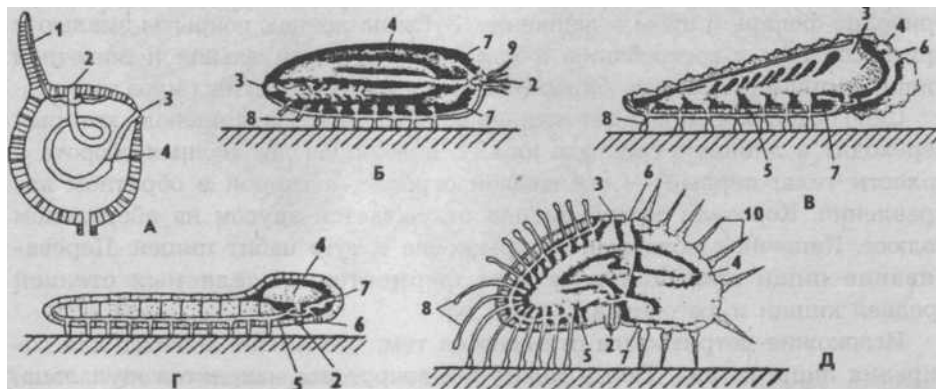


Рис. 387. Схема строения кишечника у разных иглокожих (из Догеля): А — цистодея, Б — голотурия, В — морская звезда, Г — офиура, Д — морской еж; 1 — рука, 2 — рот, 3 — анус, 4 — кишечник, 5 — амбулакральная система, 6 — мадрепоровая пластинка, 7 — полиев пузырь, 8 — амбулакральная ножка, 9 — щупальца, 10 — иглы

Кишечник большинства иглокожих состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Лишь у некоторых видов (офиуры) задняя кишка редуцирована. Степень развитости отделов кишечника варьирует у разных групп иглокожих. Как правило, у хищников кишечник короткий, а у фитофагов и большинства детритофагов, сестонофагов — длинный. Так, у хищных звезд кишечник представлен коротким пищеводом, большим складчатым желудком, в который впадает несколько пар (чаще пять) печеночных придатков, и короткой задней кишкой с двумя ректальными железами (рис. 388). В процессе питания звезда либо заглатывает добычу целиком, либо выворачивает желудок наружу и его стенками плотно охватывает жертву. Под влиянием пищеварительных соков, выделяемых стенкой желудка, пища распадается на мелкие частички, а затем поступает в печеночные придатки, где происходит внутриклеточное пищеварение. Непереваренные скелетные остатки жертв выбрасываются из желудка преимущественно через рот. Таким образом, у иглокожих сочетается полостное и внутриклеточное пищеварение.

Своеобразны адаптации к питанию у фитофагов. Шарообразные «правильные» ежи питаются главным образом растительной пищей в прибрежной полосе моря. У морских ежей имеется уникальный в животном мире жевательный аппарат — аристотелев фонарь, описанный известным древнегреческим ученым и мыслителем Аристотелем. Аристотелев фонарь представляет сложное скелетное радиально-симметричное образование, состоящее из 25 известковых пластинок, и по форме он напоминает китайский фонарик. В его состав входят пять вертикальных пластинок, которые заканчиваются зубами, выступающими из рта. По мере стирания зубов они нарастают с базальных концов. Фонарь растянут на мышцах, прикрепленных к стенкам панциря. Сокращение мышц приводит фонарь и зубы в движение. Зубы на концах покрыты эмалью и приспособлены к соскребанию и измельчению растительной и животной пищи, например зеленых, бурых водорослей, мшанок, гидроидов.

Сквозь фонарь проходит кишечник. Рот ведет в пищевод, который переходит в длинную среднюю кишку, делающую два полных оборота в полости тела: первый — по часовой стрелке, а второй в обратном направлении. Короткая задняя кишка открывается анусом на абдоральном полюсе. Кишечник подвешен на брыжейке и туго набит пищей. Переваривание пищи происходит за счет ферментов, выделяемых стенкой средней кишки и фагоцитов.

Иглокожие-детритофаги отличаются тем, что имеют аппарат для собирания пищи со дна. Так, у голотурий вокруг рта находятся щупальца, которые могут сильно вытягиваться. Налипающие на них органические частицы они отправляют в рот. У неправильных ежей — детритофагов на нижней поверхности тела имеются ветвящиеся бороздки с ресничным

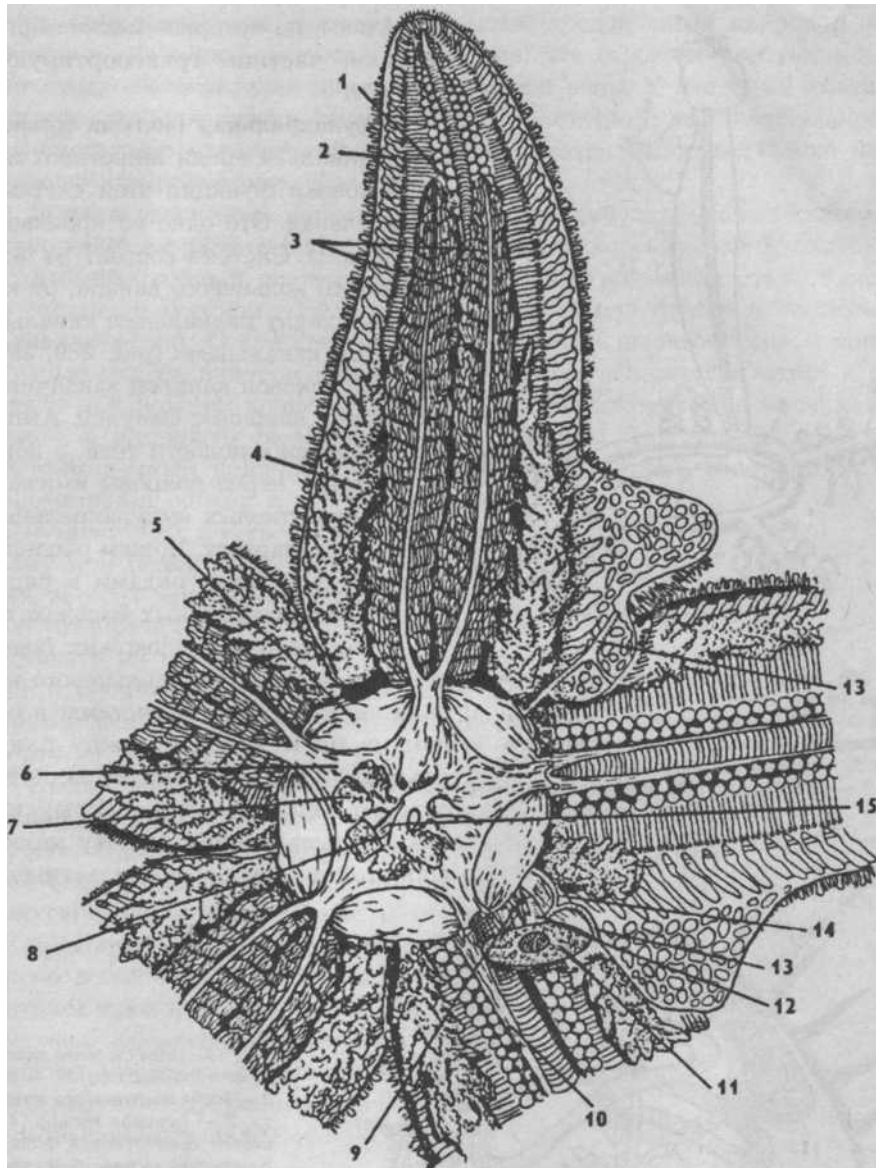


Рис. 388. Вскрытая морская звезда *Asterias rubens* (по Иванову): 1 — амбулакральные пластинки, 2 — адамбулакральные пластинки, 3 — печеночные придатки, 4 — гонада, 5 — оральный отдел желудка, 6 — аборальный отдел желудка, 7 — ректальные железы, 8 — отрезок покровов с анальным отверстием, 9 — каменный канал, 10 — мускулы-ретракторы желудка, 11 — участок покровов с madreporовой пластинкой, 12 — осевой синус, 13 — половой столон, 14 — половой проток, 15 — задняя кишка

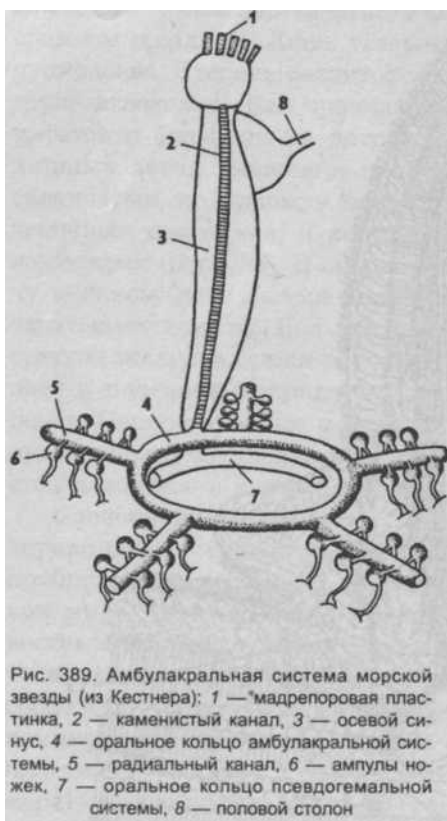


Рис. 389. Амбулакральная система морской звезды (из Кестнера): 1 — «мадрепоровая пластинка», 2 — каменистый канал, 3 — осевой синус, 4 — оральное кольцо амбулакальной системы, 5 — радиальный канал, 6 — ампулы ножек, 7 — оральное кольцо псевдогемальной системы, 8 — половой столон



эпителием, по которым мелкие органические частицы транспортируются в рот.

Амбулакральная система иглокожих уникальна среди животного мира. Основная функция этой системы двигательная. Это одно из производных целома. Система состоит из околоротового кольцевого канала, от которого отходят радиальные каналы с боковыми канальцами (рис. 389, 390). Каждый боковой каналец заканчивается полой ножкой с ампулой. Ампулы находятся в полости тела, а ножки проходят через покровы и отверстия в известковых амбулакальных пластинках наружу. Ножки располагаются сдвоенными рядами в радиальных амбулакальных бороздках.

У большинства иглокожих (звезды, ежи, офиуры) от кольцевого канала амбулакальной системы в одном из промежутков между радиальными каналами (интеррадиусе) отходит непарный каменистый канал, открывающийся наружу мелкопористой мадрепоровой пластинкой.

Рис. 390. План строения морского ежа (по Хадорну): 1 — рот, 2 — «зуб» жевательного аппарата, 3 — нервное кольцо, 4 — скелет аристотелева фонаря, 5 — полость пузыря, 6 — кольцо амбулакальной системы, 7 — каменистый канал, 8 — радиальный канал амбулакальной системы, 9 — нервный тяж, 10 — амбулакральная ножка, 11 — скелетная пластинка, 12 — игла, 13 — гонады

Связь амбулакальной системы с внешней средой через madrepor обеспечивает регуляцию полостного давления, что особенно необходимо для животных — обитателей приливно-отливной зоны. У видов, не имеющих madreporовой пластинки (многие лилии, голотурии), связь амбулакальной системы с внешней средой осуществляется непосредственно через покровы или пористость скелета.

У ряда иглокожих на кольцевом канале амбулакальной системы в интеррадиусах располагаются особые резервуары — полиевы пузыри.

Амбулакральная система заполнена полостной жидкостью, близкой по составу к морской воде. Принцип двигательной функции системы — гидравлический. Сокращением ампул жидкость перегоняется в ножки, которые под ее напором сильно вытягиваются и присасываются к субстрату при помощи концевых присосок. Затем сокращается мускулатура ножек, а жидкость снова переходит в ампулы. Так передвигаются на многочисленных ножках с присосками звезды, ежи, голотурии. Сила присасывания ножек к субстрату велика и может достигать $4\text{--}5\text{ кг/см}^2$. Поэтому при помощи амбулакальных ножек звезды могут, например, раскрывать створки раковин моллюсков или доставать из грунта добычу. У морских лилий и офиур ножки без присосок и служат для дыхания и передачи пищи ко рту.

Псевдогемальная, или ложнокровеносная, система иглокожих также целомического происхождения. В эмбриогенезе она обособляется от общего целома. Синусы псевдогемальной системы имеют продольную перегородку, представляющую собой мезентерий (брыжейку), в котором проходят лакуны кровеносной системы. Кровеносная система у большинства иглокожих развита слабо, и ее транспортную функцию в значительной мере выполняют целом и псевдогемальная система.

Псевдогемальная система состоит из околоротового (циркуморального) кольцевого канала, от которого отходят радиальные каналы (рис. 391). На аборальном полюсе также имеется кольцо псев-

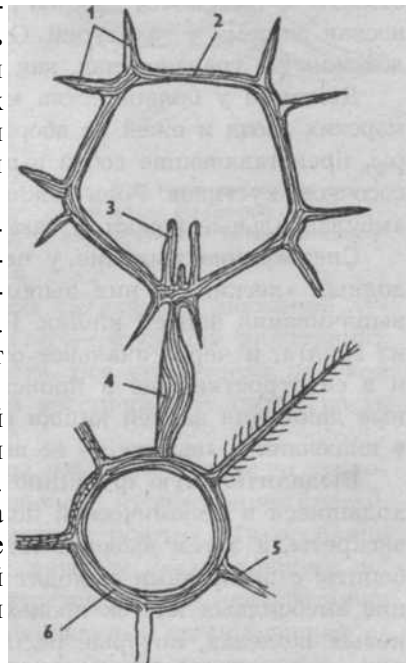


Рис. 391. Псевдогемальная система морской звезды (по Людвигу): 1 — ветви к гонадам, 2 — аборальное кольцо, 3 — ветви к кишечнику, 4 — осевой орган, 5 — радиальный канал, 6 — оральное кольцо

догемальной системы с радиальными каналами. Оральное и аборальное кольца псевдогемальной системы связаны между собой особым осевым органом, который расположен рядом с каменистым каналом амбулакральной системы. Осевой орган состоит из двух синусов псевдогемальной системы, между которыми находится железистое образование с многочисленными лакунами кровеносной системы. В осевом органе продуцируются амебоидные клетки, выполняющие выделительную функцию.

Псевдогемальная система сопровождает нервную систему, которая также имеет радиальное строение. По синусам псевдогемальной системы происходит транспорт питательных веществ к нервным клеткам.

Кровеносная система лакунарного типа. Лакуны кровеносной системы представляют собой остаток первичной полости тела. Они расположены в перегородке (мезентерий) псевдогемальной системы и поэтому имеют сходное с ней расположение. Имеются кольцевые и радиальные лакуны кровеносной системы на оральной и аборальной сторонах тела, связанные между собой осевым органом. Веточки кровеносной системы отходят к гонадам и другим органам. Наиболее хорошо развита кровеносная система у голотурий. Основная функция кровеносной системы иглокожих — транспортная, как и у псевдогемальной системы.

Дыхание у большинства иглокожих осуществляется через кожу. У морских звезд и ежей на аборальной стороне тела имеются кожные жаберы, представляющие собой выпячивания стенки тела. Они имеют форму сосочков, кустиков. Роль кожных жабер выполняют также тонкостенные амбулакральные ножки, а также околотротовые щупальца голотурий.

Специфично дыхание у некоторых зарывающихся голотурий. Роль водных «легких» у них выполняют задняя кишка или особые парные выпячивания задней кишки. Голотурии выставляют задний конец тела из грунта, и через анальное отверстие вода поступает в заднюю кишку и в ее отростки, где и происходит газообмен. Ритмические дыхательные движения задней кишки обеспечивают «вдох» — поступление воды в кишечник и «выдох» — ее выталкивание.

Выделительную функцию у иглокожих выполняют амебоциты, находящиеся в целомической полости. Амебоциты захватывают из целома экскреты, а затем выводят их через покровы наружу. Чаще всего амебоциты с экскретами выходят через стенки кожных жабер. Возобновление амебоидных клеток происходит в осевом органе и в особых тидемановых железах, которые располагаются на амбулакральном кольце по бокам от полиевых пузырей. Частично жидкие продукты диссимиляции поступают в амбулакральную и псевдогемальную системы.

Осевой комплекс органов представляет совокупность образований, проходящих по вертикали от мадрепоровой пластинки к оральной стороне тела (у звезд, ежей и офиур). В состав осевого комплекса входят ка-

менистый канал с madreporовой пластинкой, два синуса псевдогемальной системы, осевой орган с лакунами кровеносной системы и половой синус. Осевой комплекс обычно один и потому нарушает радиальность строения иглокожих. Исключение составляют некоторые лилии с пятью осевыми комплексами.

Нервная система и органы чувств. Нервная система иглокожих имеет радиальное строение. Она состоит из нервных тяжей, в состав которых входят как нервные клетки, так и аксоны, что свидетельствует о примитивности строения нервной ткани иглокожих, у которых еще не произошла дифференциация ганглиев.

У морских звезд наиболее развита нервная система на оральной стороне тела. Она представлена околоротовым нервным кольцом, залегающим в наружном эпителии, и радиальными нервными тяжами, число которых равно числу лучей. Это эктоневральная нервная система. Глубже эктоневральной системы находится слабее развитая гипоневральная система, состоящая также из кольца и нервных тяжей. На аборальной стороне тела имеется еще одна радиальная нервная система — периневральная. Таким образом, нервная система иглокожих складывается как бы из трех «этажей» или отделов, каждый из которых выполняет особую функцию. Сходное строение имеет нервная система и у других иглокожих.



Рис. 392. Нервная система морской звезды (из Догеля): 1 — эктоневральная, 2 — гипоневральная, 3 — периневральная

Эктоневральная система регулирует движение лучей, амбулакральных ножек, гипоневральная — функции внутренних органов, а периневральная — органы чувств. Все три отдела нервной системы функционально взаимосвязаны и обеспечивают целостность функций организма (рис. 392).

Органы чувств иглокожих многообразны, но примитивны по строению. Диффузно распределены по коже различные чувствующие клетки, выполняющие функции осязания, химического чувства. Их особенно много на амбулакральных ножках, концах лучей у звезд и офиур, на околоротовых щупальцах голотурий. Светочувствительные клетки также многочисленны у всех иглокожих, однако специальные органы зрения — глазки имеются у немногих. У морских звезд глазки расположены на концах лучей, у ежей — на аборальном полюсе на пяти глазных пластинках вокруг ануса. Глазки имеются и у некоторых голотурий. Отоцисты — органы равновесия известны для некоторых глубоководных голотурий.

Половая система, размножение. Большинство иглокожих раздельно-полы, но половой диморфизм слабо выражен. У большинства видов имеется пять пар гонад, или их больше в соответствии с порядком радиальной симметрии. Парные отверстия половых протоков открываются в интеррадиусах — у звезд, офиур, лилий. У морских ежей протоки каждой пары гонад сливаются и открываются непарным половым отверстием на одной из половых пластинок, окружающих анус. Радиальность строения половой системы нарушается у неправильных ежей, у которых сохраняется лишь одна пара гонад. А у голотурий имеется лишь одна непарная гонада.

Оплодотворение наружное. Иглокожие обычно живут большими скоплениями и в период размножения выпускают половые продукты в воду, где и происходит оплодотворение. Из них развиваются планктонные личинки. В некоторых случаях оплодотворенные яйца развиваются в особых карманах на теле матери — выводковых камерах. Это живородящие виды, у которых из выводковых камер выходит вполне сформировавшаяся молодь. Некоторое время молодые животные держатся на теле матери. Так проявляется забота о потомстве у некоторых звезд, ежей, голотурий.

У иглокожих хорошо выражена способность к регенерации, особенно у звезд, офиур, голотурий. Из отчлененного луча звезды с частью диска может восстановиться все тело. Некоторые виды звезд, офиур и голотурий могут размножаться бесполом путем в результате распада материнского тела на отдельные части, из которых развиваются дочерние особи.

Иглокожим свойственно явление аутономии (самокалечение) с последующей регенерацией. При опасности со стороны хищников звезды и офиуры могут отламывать свои лучи, а голотурии отчленяют заднюю часть туловища или выбрасывают через анальное отверстие все внутренности.

Эмбриональное и постэмбриональное развитие иглокожих. Развитие иглокожих происходит со сложным метаморфозом.

Оплодотворенные яйца претерпевают полное радиальное дробление. Развитие зародыша детерминированное. Уже на фазе зиготы заметны границы трех слоев цитоплазмы, из которых в дальнейшем образуются экто-, энтодерма и мезенхима (рис. 393, 1). Первые три деления зиготы равномерные. Но уже на фазе 16 бластомеров на анимальном полюсе различимы восемь средних по размеру клеток, представляющих зачаток эктодермы; четыре крупные клетки, из которых развивается энтодерма, и четыре микромера на вегетативном полюсе — будущая мезенхима (рис. 393, 4).

Дальнейшее дробление клеток приводит к образованию бластулы с ресничками. На этой фазе развития начинается образовываться личиночная мезенхима путем иммиграции клеток — потомков микромеров внутрь бластоцеля (рис. 393, б).

Следующий этап в эмбриональном развитии иглокожих — это образование гастролы путем инвагинации на вегетативном полюсе. Образуется двуслойный зародыш с бластопором, из которого затем формируется анальное отверстие (рис. 393, 7).

Далее происходит энтероцельная закладка мезодермы путем отшнуровывания целомических мешков от первичной энтодермальной кишки. Этот процесс может происходить по-разному в различных группах иглокожих. В одних случаях отшнуровывается концевой участок первичной кишки, который затем распадается на два боковых целомических мешка, а каждый из последних потом перешнуровывается еще на три мешка (рис. 394). В других случаях три пары целомических мешков отшнуровываются самостоятельно из боковых выпячиваний кишечника. Но в итоге всегда

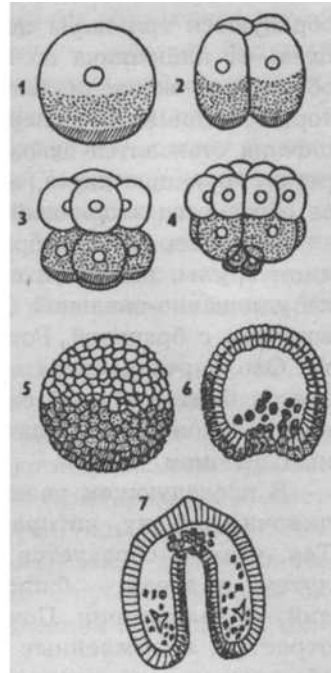


Рис. 393. Эмбриогенез морского ежа (из Натали): 1—4 дробление, 5 — бластула, 6 — начало иммиграции клеток мезенхимы, 7 — гастрюла

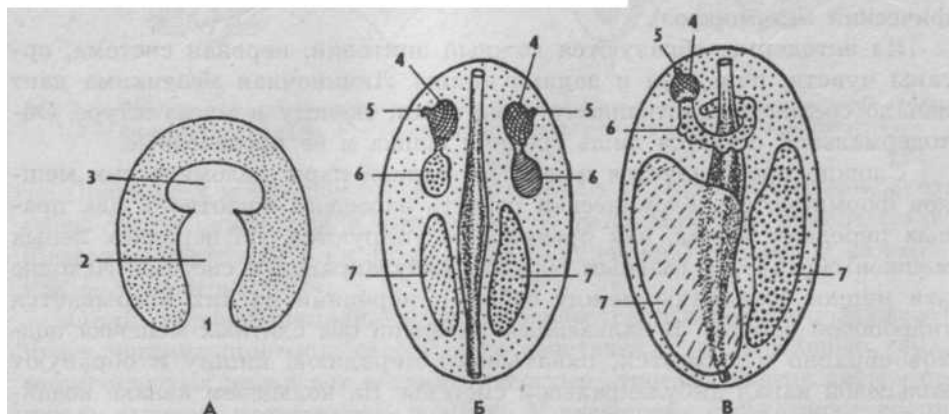


Рис. 394. Развитие целома у иглокожих (из Натали): А — образование первичного целомического мешка из гастрюцеля, Б — дифференцировка трех пар целомических мешков, В — преобразование целомических мешков; 1 — бластопор, 2 — гастрюцель, 3 — первичный целома, 4, 5 — первая пара целомических мешков с гидропорами, 6 — вторая пара целомических мешков, 7 — задняя пара целомических мешков

образуются три пары целомических мешков, расположенных справа и слева от кишечника по главной оси тела. Затем на анимальном полюсе образуется эктодермальное впячивание — зачаток передней кишки, который соединяется с первичной энтодермальной кишкой зародыша. Кишечник становится сквозным. Блестопор на вегетативном полюсе приобретает функцию ануса, а из отверстия кишечника на анимальном полюсе образуется вторичный рот.

Так завершается образование первой личиночной фазы развития — диплеврулы, имеющей сходное строение у всех иглокожих. Диплеврула удлинено-овальной формы, выпуклая со спинной стороны и слегка вогнутая с брюшной. Рот и анус располагаются на брюшной поверхности. Около рта располагается венчик ресничек. Диплеврула характеризуется билатеральной симметрией. Это свидетельствует о происхождении иглокожих от билатерально-симметричных животных с метамерным целомом.

В последующем развитии диплеврула преобразуется во вторую личиночную фазу, которая различается у разных классов иглокожих. Так, у ежей образуется личинка — эхиноплутеус, у офиур — офиоплутеус, у звезд — бипиннария, у голотурий — аурикулярия, а у лилий — долиолярия. Почти у всех этих личинок имеются радиальные отростки, окаймленные ресничным шнуром. У некоторых иглокожих образуется еще несколько личиночных фаз. У живородящих видов свободноплавающих личинок нет.

Метаморфоз — превращение личинок во взрослую фазу сопровождается у иглокожих кардинальными изменениями плана строения, типа симметрии, внешней формы и внутренней организации (катастрофический метаморфоз).

Из эктодермы образуются кожный эпителий, нервная система, органы чувств, передняя и задняя кишка. Личиночная мезенхима дает начало соединительнотканному слою кожи, скелету и мускулатуре. Энтодермальной остается лишь средняя кишка и ее производные.

Сложно преобразуется целом. Из задней пары целомических мешков формируется целомическая полость взрослого животного. Два правых передних мешка, как правило, редуцируются. Из передних левых мешков образуется главным образом амбулакральная система. Исходно эти мешки соединены между собой, а передний из них открывается гидропорой наружу. В дальнейшем развитии оба слитных мешочка подковообразно изгибаются, охватывают переднюю кишку и образуют кольцевой канал амбулакральной системы. На кольцевом канале возникают пять карманообразных выпячиваний, которые затем сильно вытягиваются и образуют радиальные каналы с амбулакральными ножками. Из части переднего мешочка с гидропорой формируется каменистый канал с мадрепоровой пластинкой.

Около каменистого канала из части общего целома образуются осевой орган, псевдогемальная система и половой синус — зачаток будущей половой системы. В перегородке каналов псевдогемальной системы из остатков первичной полости тела возникает кровеносная система.

Дальнейший метаморфоз личинок во взрослую форму связан с перемещением главной оси тела. Так, у звезд и ежей madrepor, ранее находившийся около рта, оказывается рядом с переместившимся анусом на бывшей спинной стороне тела, а рот занимает центральное положение на брюшной стороне. Таким образом, спинная сторона тела становится аборальной, а брюшная — оральной. При этом развивается радиальная симметрия в строении почти всех систем органов.

Из краткого описания развития иглокожих можно заключить, что наиболее характерными особенностями их эмбриогенеза являются радиальное детерминированное дробление, энтероцельная закладка мезодермы, образование вторичного рта. В процессе постэмбрионального развития иглокожих образуется личинка диплеврула с билатеральной симметрией, а в дальнейшем она преобразуется в другие типы личинок с элементами радиальности строения (рис. 395). Формирование взрослого животного из личинок происходит катастрофически, с преобразованием билатеральной симметрии в радиальную с перемещением главной оси тела.

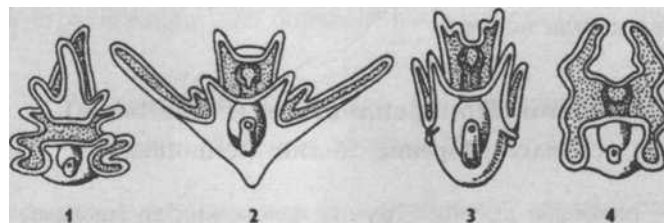


Рис. 395. Личинки разных иглокожих (из Натали): 1 — бипиннария — личинка морской звезды, 2 — офиоплутеус офиуры, 3 — эхиноплутеус морского ежа, 4 — аурикулярия голотурии

Среди всех животных только у иглокожих происходит неоднократная смена типов симметрии в онтогенезе: от радиальной на ранних фазах (бластула, гастрюла) к билатеральной (диплеврула) и снова к радиальной — у взрослых форм.

Обзор морфофункциональных особенностей иглокожих показывает, что в организации типа своеобразно сочетаются прогрессивные черты вторичноротых животных с примитивностью строения многих систем органов: нервной, кровеносной, половой. У иглокожих отсутствуют специальные органы дыхания, выделения. О их примитивности свидетельствуют и такие особенности, как преобладание внутриклеточного пищеварения над полостным, способность к бесполому размножению.

Своеобразие типа иглокожих проявляется в наличии уникальных систем органов: амбулакральной, псевдогемальной, сложного кожного скелета. Специализация к малоподвижному образу жизни выражается в радиальной симметрии, защитных приспособлениях (скелет, ядовитые железы, аутоотомия), способах движения на амбулакральных ножках, иглах, лучах, в адаптациях к питанию, наличии расселительных стадий развития.

Тип Иглокожие (Echinodermata) подразделяется на два подтипа, которые включают пять современных классов:

Подтип Прикрепленные (Pelmatozoa)

Класс Морские лилии (Crinoidea)

Подтип Подвижные (Eleutherozoa)

Класс Морские звезды (Asteroidea)

Класс Офиуры (Ophiuroidea)

Класс Морские ежи (Echinoidea)

Класс Голотурии (Holothurioidea)

Подтипы резко отличаются по внешней морфологии. Прикрепленные постоянно или временно прикрепляются к субстрату и обращены ртом вверх в связи с поглощением пищи из толщи воды. Подвижные передвигаются по дну и добывают пищу на поверхности или в толще грунта. Их тело обращено ртом к субстрату, или они передвигаются передним — ротовым концом тела вперед.

Подтип Прикрепленные (Pelmatozoa)

Класс Морские лилии (Crinoidea)

Лилии — наиболее древняя группа иглокожих со многими примитивными признаками. Расцвет лилий наблюдался в палеозое и мезозое. Большинство видов известны в ископаемом состоянии (несколько тысяч). В современных морях обитает 540 видов.

Морские лилии по форме и окраске напоминают великолепные цветы. Их тело — как чаша цветка. Радиально расположенные ветвистые «руки» — брахиоли подобны венчику, а от основания тела тянется стебелек, на котором располагаются многочисленные цирри — усики, подобные узким листикам (рис. 384, Ж). Долгое время ученые их называли зоофитами, т. е. растениями-животными. И только в XIX в. лилии были отнесены к животному царству, к типу иглокожих.

Среди лилий имеются стебельчатые лилии и бесстебельчатые, способные изредка перемещаться с места на место при помощи движения «рук». Однако в онтогенезе бесстебельчатые лилии проходят стебельчатую фазу развития.

Морские лилии отличаются от всех других современных классов иглокожих тем, что их тело обращено оральной стороной вверх и на ней расположены рот и анус, что связано с сестонофагией. Мадрепоровой пластинки у них обычно нет, и ее заменяет пористость стенки тела. Амбулакральные ножки без присосок и служат для дыхания, осязания и передачи пищевых частиц ко рту. Радиальная симметрия у лилий выражена наиболее полно в связи с сидячим образом жизни.

Большинство лилий десятирукие (с пятью раздвоенными лучами), но бывают и многорукие формы, у которых может быть до 140 лучей. Лучи часто перистые, усаженные придатками — пиннулами.

В наших северных и дальневосточных морях обычна холодноводная гелиометра (*Heliopecten glacialis*). Это десятирукая бесстебельчатая лилия желтого цвета. Длина лучей у гелиометры достигает 35 см. Этот вид может образовывать скопления на глубине до 600 м. У некоторых лилий наблюдается забота о потомстве, и молодь вынашивается самками в выводковых камерах в интеррадиусах.

Морские лилии — сестонофаги; они участвуют в биологической очистке морской воды от органического загрязнения. Известковые скелеты лилий входят в состав осадочных пород: известняка, мрамора. На отшлифованной поверхности мрамора можно видеть характерные скелеты ископаемых лилий. Вымершие лилии могут служить руководящими формами в стратиграфии для определения возраста осадочных пород.

Подтип Подвижные (Eleutherozoa)

Класс Морские звезды (Asteroidea)

Свое название класс получил за характерную звездообразную форму тела. Чаще всего звезды бывают пятилучевыми или имеют вид правильного пятиугольника (рис. 384). Однако встречаются виды звезд с большим числом лучей (с 10, 12 и даже 45, 50). Их размеры варьируют от 1,0—1,5 см в размахе лучей до 60 см. Большинство звезд ярко окрашены в красный, желтый, зеленый, фиолетовый цвет, нередко с контрастными полосами, пятнами.

Звезды разнообразны по способам питания, движения. По форме тела они могут быть уплощенными, выпуклыми или даже округлыми без лучей, с разной степенью развития скелета и его производных: игл, бугров, педицеллярий.

Основной морфологической особенностью звезд является наличие радиальных лучей, в которые заходят полость тела и внутренние органы. Для них характерно скользящее движение при помощи амбулакральных ножек с присосками. Рот у звезд расположен в центре диска с оральной

стороны, обращен к субстрату, а анус и madrepor находятся на аборальной поверхности.

Большинство морских звезд — хищники, питающиеся главным образом двусторчатými моллюсками, а также гастроподами, ракообразными, морскими ежами, коралловыми полипами. Одни виды звезд заглатывают добычу целиком в желудок, а затем выбрасывают через рот остатки скелетов жертв. Для других звезд характерно внешнее пищеварение. В этом случае звезды раздвигают своими лучами створки раковины моллюсков, выворачивают желудок через рот наружу и охватывают им мягкое тело жертвы. Под влиянием пищеварительных соков ткани моллюска перевариваются. Съев моллюска, звезда оставляет пустую раковину. Звезды образуют нередко большие скопления на участках морского дна с обилием пищи. В природных морских биоценозах они играют роль санитаров, так как в основном поедают ослабленных животных. В устричных и мидиевых хозяйствах они могут наносить вред. Всего известно 1500 видов морских звезд. В морях России морские звезды многочисленны в северных и дальневосточных морях. На севере широко распространен вид *Asterias rubens*.

Класс Офиуры, или Змеехвостки (*Ophiuroidea*)

Офиуры по внешнему виду и организации близки к морским звездам (рис. 384, Г). Однако отличаются тем, что у них лучи узкие, длинные и подвижные; в них не заходят полость тела и внутренние органы. Офиуры движутся при помощи изгибающихся лучей, а амбулакральные ножки у них без присосок и служат лишь для дыхания и осязания.

Внутренние органы у офиур сосредоточены в диске. Рот и madreporовая пластинка расположены на оральной стороне тела. Задняя кишка и анус отсутствуют.

Тело офиур уплощенное, обычно с 5, реже с 6, 7, 9 лучами. Лучи во много раз превышают диаметр диска. Большинство офиур детритофаги и питаются мелкими организмами в иле, песке или среди кораллов. У офиур-детритофагов и хищников лучи длинные и неветвящиеся. Но встречаются и ветвистолучевые офиуры, как голова горгоны (*Gorgonocerphalus*), встречающаяся в наших северных и дальневосточных морях. Диск этой офиуры достигает 10 см в диаметре, а лучи — до метра в размахе. По облику горгоноцефала напоминает персонажа из древнегреческой мифологии «Медузу-Горгону» со змеями на голове. Это офиура-сестонофаг и своими лучами вылавливает мелких животных из воды.

Развитие с метаморфозом. Поздняя личинка офиур — офиоплутеус с длинными радиальными отростками. Некоторые офиуры живородящие.

Молодые офиуры развиваются в выводковых камерах матери на диске между лучами. Некоторые виды могут размножаться бесполом путем.

Офиуры имеют существенное значение в цепях питания в морских биоценозах. Они питаются мелкими донными организмами и планктоном, а сами служат пищей другим животным.

Класс Морские ежи (Echinoidea)

Представители класса — малоподвижные донные иглокожие без лучей, преимущественно шаровидной, реже яйцевидной формы или уплощенные (рис. 384, В). У большинства из них хорошо развит скелет, образующий сплошной панцирь. Морские ежи покрыты многочисленными иглами, которые причленяются к телу подвижно при помощи особых шарнирных суставов. Ежи движутся на амбулакральных ножках с присосками, а некоторые виды могут передвигаться на иглах, как на ходулях. Всего известно около 800 видов морских ежей.

Класс делится на два подкласса: Правильные и Неправильные ежи.

Правильные ежи обладают хорошо выраженной радиальной симметрией. Их тело обычно шаровидное, реже слабо сплющенное. На оральном полюсе у них находится рот, на аборальном — анус; амбулакральные ножки располагаются пятью сдвоенными рядами по радиусам. Все внутренние органы, кроме осевого комплекса и пищеварительной системы, радиально-симметричны.

У неправильных ежей преобладает билатеральная симметрия. Их тело может быть яйцевидным, сердцевидным или совершенно плоским. Рот расположен в центре или на краю тела. Анус смещен на край тела. Движутся они всегда ротовым отверстием вперед. Такая ориентация кишечника является проявлением билатеральной симметрии. Нарушения радиальной симметрии проявляются в уменьшении числа гонад и других органов.

Правильные ежи более многочисленны в современной фауне. Большинство из них растительноядные, но имеются виды, питающиеся мелкими беспозвоночными и детритом. Для них характерно наличие жевательного аппарата — аристотелева фонаря. Это в основном открытоживущие формы, хорошо защищенные от врагов панцирем, острыми, нередко ядовитыми иглами. Однако у них немало врагов. Ежей истребляют чайки, бросая их с высоты на камни и затем выедая их мягкие части тела. Каланы разбивают панцири ежей камнями. Ежами питаются также некоторые рыбы, крабы, морские звезды.

Икра морских ежей, богатая белками и биологически активными веществами, используется в пищу и человеком. Промысел ежей особенно развит в дальневосточных морях.

Неправильные ежи были особенно многообразны в древние эпохи, а теперь они представлены лишь немногими видами. Среди них наиболее часто встречаются плоские ежи с мягкими иглами, которые зарываются в мягкий грунт. Это микрофаги, питающиеся очень мелкими организмами: фораминиферами, диатомовыми водорослями.

Своеобразны среди неправильных ежей сердцевидки (*Echinocardida*). Их выпуклое тело сверху напоминает сердце. Ежи-сердцевидки зарываются в песок при помощи острых длинных игл на переднем расширенном конце тела. Отгребают нарытый песок при помощи ложковидных боковых игл. Рот вооружен нижней лопатообразной «губой» и окружен амбулакральными ножками, которые собирают пищу из нарытого песка. Для осуществления дыхания еж через вертикальный ход выставляет наружу длинные кистевидные амбулакральные ножки, выполняющие функцию кожных жабер.

Морские ежи развиваются со сложным метаморфозом. Личинка с длинными лучами — эхиноплутеус (рис. 395). Формирующийся из личинки еж как бы отпочковывается от нее и изменяет ориентацию осей тела. Всего известно около 800 видов ежей. Они занимают существенное место в цепях питания в морских биоценозах и имеют значение в переработке и минерализации органики.

Вымершие морские ежи входят в состав известковых осадочных пород и служат руководящими формами в геологии. Красный мрамор, украшающий станции Московского метрополитена («Красные ворота», «Площадь Революции»), изобилует ископаемыми остатками морских ежей и лилий.

Класс Голотурии (*Holothurioidea*)

Голотурии, или морские огурцы, представляют особую группу иглокожих с мягкими покровами и слабо развитым скелетом.

Большинство голотурий — медленно ползающие по дну животные с продолговатым телом, на переднем конце которого расположен рот, окруженный щупальцами (рис. 384, Е). Их тело напоминает огурец с рядами бугорков и цветком на конце. Движение осуществляется при помощи амбулакральных ножек с присосками, хорошо развитых на брюшной стороне тела (три сдвоенных ряда), а ножки на спинной стороне тела недоразвиты (два ряда). У боконогих голотурий имеются 2—3 пары боковых выступов тела, в которые заходят амбулакральные каналы. Эти выступы подобны ногам и служат для передвижения. Роющие голотурии безногие, похожи на червей и движутся при помощи сокращения муску-

латуры тела. Размеры голотурий колеблются от нескольких миллиметров до 1—2 м. Встречаются плавающие голотурии с боковыми плавниками, как у каракатиц, или зонтикообразные со студенистым телом, подобные медузам.

У большинства голотурий преобладает билатеральная симметрия. У них различается спинная сторона тела с недоразвитыми амбулакральными ножками и брюшная сторона с хорошо развитыми ножками. Во внутреннем строении билатеральная симметрия выражается в строении кишечника с парными водными легкими, в наличии непарной гонады, кювьеровой железы.

Однако радиальная симметрия свойственна многим системам органов голотурий: амбулакральной, псевдогемальной, кровеносной, нервной. Кроме того, у них имеется пятилучевой жевательный аппарат, пять ветвящихся щупалец.

В коже голотурий разбросаны разнообразные скелетные элементы причудливой формы (рис. 385). Они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и свидетельствуют о существовании голотурий уже в кембрии. Под кожей голотурий располагаются кольцевые мышцы, а под ними пять продольных мышечных пучков. Специальные мускулы-ретракторы втягивают внутрь переднюю часть тела, а у некоторых видов бывают втяжные щупальца.

Питаются голотурии преимущественно органическими веществами и мелкими организмами, находящимися в грунте, т. е. являются детритофагами. Голотурии с древовидными щупальцами — сестонофаги. А плавающие виды питаются планктоном.

Представляют интерес защитные свойства голотурий, которые развиты сильнее, чем у других иглокожих со скелетным панцирем. При опасности голотурии «выстреливают» из задней кишки особые липкие нити кювьеровой железы, проток которой открывается в кишечник или выбрасывают все содержимое полости тела. Некоторые виды отрывают заднюю часть тела на съедение врагу. Но в последующем все недостающие части тела регенерируют.

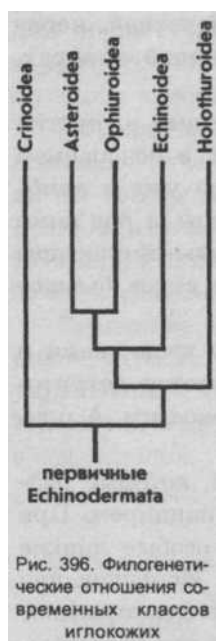
В основном голотурии раздельнополые, но имеются отдельные гермафродитные виды, особи которых вначале функционируют как самцы, а позднее — как самки. Это повышает их репродуктивные возможности.

Развитие с метаморфозом. Поздние личинки — аурикулярии (рис. 395, 4) выполняют функцию расселения. Встречаются живородящие виды, вынашивающие молодь на спине в выводковой камере.

Голотурии имеют существенное значение в цепях питания в море. Они питаются оседающей органикой и мелкими организмами, а сами голотурии служат пищей очень многим более крупным морским животным.

Всего известно около 900 видов голотурий, из них 40 видов промысловые. Большинство съедобных видов относится к щитовиднощупальцевым голотуриям, которых называют трепангами. Основными объектами промысла в России являются дальневосточный трепанг (*Stichopus japonicus*) до 20 см длиной и кукумария (*Cucumaria*), из которых приготавливают консервы.

Филогения и экологическая радиация иглокожих



В развитии иглокожих на фазе личинки — диплеврулы проявляются все основные особенности вторичноротых животных: двусторонняя симметрия, вторичный рот, энтероцельная закладка мезодермы, двуслойность кожи, формирование трех пар целомических мешков. Все это дает основание считать, что предками иглокожих были примитивные вторичноротые животные. Филогенетические отношения современных таксонов иглокожих отражены на рисунке 396.

Анализ морфологических особенностей организации современных и вымерших иглокожих позволяет выявить плезиоморфные (исходные) признаки типа, проливающие свет на облик гипотетического предка. По-видимому, первые иглокожие были малоподвижными билатеральными животными с горизонтальной осью тела, прямым кишечником, с кожным скелетом из отдельных пластинок. Радиальная симметрия у них только начинала формироваться и проявлялась лишь в наличии лучевых пищевых бороздок вокруг рта.

Уже в докембрии произошла дивергенция предковой группы иглокожих на две линии эволюции, приведшие к формированию двух подтипов: подтип Неподвижные (*Pelmatozoa*) и подтип Подвижные (*Eleutherozoa*).

Неподвижные иглокожие специализировались к сестонофагии — поглощению оседающей из воды органики, что привело к перемещению рта и ануса на верхнюю поверхность тела и петлевидному изгибу кишечника. При этом ряды амбулакральных ножек вокруг рта служили для передачи пищи. Эти особенности проявились уже у самых древних вымерших классов этого подтипа: карпоидей (*Carpoidea*), цистоидей (*Cystoidea*) и бластоидей (*Blastoidea*).

Подвижные иглокожие развивались по пути специализации к питанию органикой, сосредоточенной на дне. У большинства из них рот обращен к поверхности грунта, а анус расположен на верхней — аборальной стороне тела. Амбулакральные ножки в бороздах в основном служат для движения. Среди древних вымерших Eleutherozoa офиоцистии (*Orhiocistia*) уже имели такой план строения. Вместе с тем они совмещали в себе признаки звезд, ежей и офиур и, возможно, были их предками.

Обособленную группу подвижных иглокожих представляет класс голотурий (*Holothurioidea*), следы которых обнаружены уже в кембрии. Они сохранили от предков горизонтальное положение оси тела. По способу добычи пищи они несколько отличались от других классов. Для этого им служили околотростовые щупальца, собирающие органику из ила.

Дальнейшая эволюция двух подтипов иглокожих шла по пути углубления специализации и дальнейшего развития радиальной симметрии, которая захватила почти все системы органов.

Вершиной эволюции подтипа *Pelmatozoa* явился класс морских лилий с ярко выраженными чертами сестонофагов. Все остальные девять классов этого подтипа вымерли в палеозое.

Подтип *Eleutherozoa* оказался эволюционно более перспективным. В настоящее время он представлен четырьмя классами из 6—7 существовавших в палеозое. В эволюции *Eleutherozoa* возникли специализированные группы хищников, фитофагов, детритофагов с разными способами движения.

Экологическую радиацию иглокожих удобно проиллюстрировать на примерах жизненных форм (рис. 397).

Иглокожие населяют три яруса в морских биоценозах: поверхность дна, толщу грунта и реже встречаются в пелагиали. К неподвижным или слабоподвижным сестонофагам с ветвистыми лучами относятся морские лилии, офиуры горгоноцефалы и древовиднощупальцевые голотурии. Подвижные эпибентобионты, населяющие поверхность дна, образуют несколько жизненных форм: шарообразных фитофагов, способных лазать по отвесным скалам (большинство ежей, некоторые звезды), звездообразных зоофагов, детритофагов (большинство звезд, офиур), плоских детритофагов (неправильные ежи), мешковидных детритофагов (голотурии, некоторые ежи). Роющие иглокожие немногочисленны. К ним относятся червеобразные голотурии, сердцевидные ежи. Единичные виды иглокожих перешли в пелагиаль. К ним относятся зонтикообразные (*Pelagoholothuria*) и змеевидные голотурии.

Переход к роющему образу жизни сопровождался нарушениями в радиальной симметрии (неправильные ежи и некоторые голотурии).

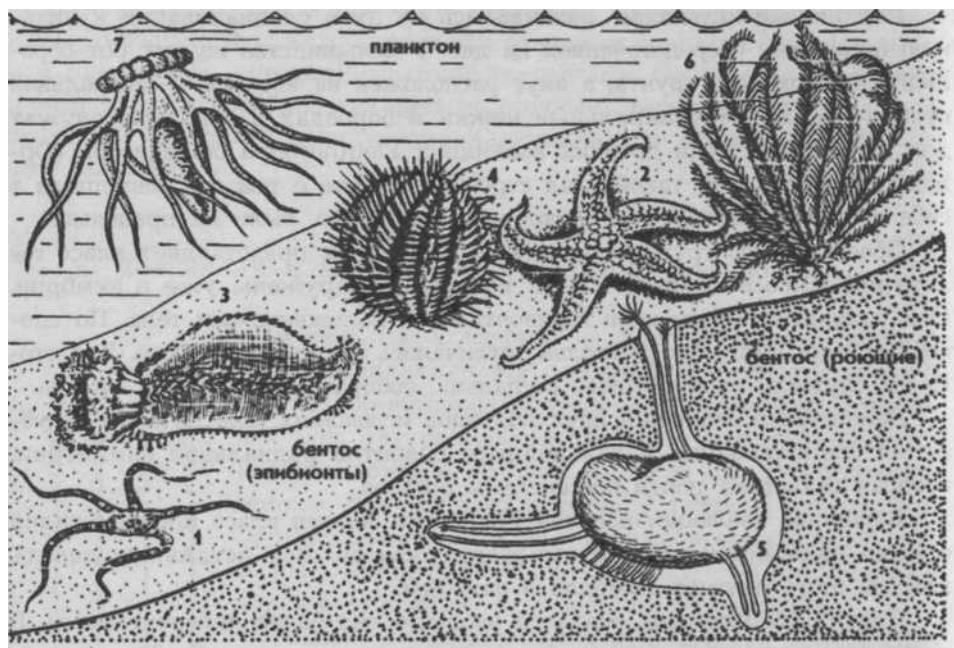


Рис. 397. Экологическая радиация иглокожих: 1 — офиура, 2 — морская звезда, 3 — голотурия, 4 — морской еж, 5 — неправильный морской еж — сердцевидка, 6 — морская лилия, 7 — плавающая голотурия

Темы для обсуждения

1. Черты вторичноротых животных в типе иглокожих.
2. Примитивные особенности организации иглокожих.
3. Приспособление иглокожих к малоподвижному образу жизни.
4. Уникальность организации иглокожих.
5. Смена типов симметрии в онтогенезе иглокожих и значение этих процессов.
6. Экологическая радиация иглокожих.
7. Происхождение иглокожих и филогенетические связи классов.

Тип Погонофоры (Pogonophora)

Погонофоры — целомические животные, занимающие промежуточное положение между трохофорными и вторичноротыми. Это морские, преимущественно глубоководные формы, ведущие прикрепленный образ жизни. Тело погонофор червеобразное, заключенное в трубку. Нижний

конец трубки погружен в грунт, а верхний конец выступает над поверхностью грунта. Из трубки выступает головной отдел тела погонофор со щупальцами или особыми лопастями. Внешне погонофоры напоминают многощетинковых червей (*Sedentaria*), выделяющих защитные трубки.

В 1937 г. шведский ученый Иоганссон выделил этих животных в самостоятельный класс *Pogonophora* в пределах типа кольчатых червей. В дальнейшем отечественный зоолог А.В.Иванов (1955, 1975) доказал, что погонофоры представляют самостоятельный тип целомических животных — *Pogonophora*, обнаруживающий лишь внешнее сходство с кольчатыми червями.

Всего известно около 150 видов погонофор, но еще большее число видов ждут своего описания. К погонофорам относятся два класса: класс Френулаты, или Уздечковые (*Frenulata*), и класс Афренулаты-Вестиментиферы (*Afrenulata-Vestimentifera*).

Общая характеристика типа *Pogonophora*. Тело погонофор состоит из четырех отделов: головной лопасти со щупальцами или с лопастями; короткого второго отдела, часто с хитиновым пояском-уздечкой; длинного третьего отдела с ресничными полями и прикрепительными папиллами; короткого четвертого отдела со вторичной сегментацией и метамерными опорными щетинками.

Кожно-мускульный мешок состоит из однослойного эпителия с тонкой кутикулой, кольцевой и продольной мускулатурой. Железами однослойного эпителия выделяется хитиновая трубка, защищающая тело.

Целом закладывается энтероцельно из первичной кишки и состоит у взрослых погонофор из непарного мешка в головной лопасти и парных мешков в остальных трех отделах. Нередко целом в четвертом отделе вторично сегментируется. Имеются две пары целомодуктов: почки и половые протоки.

Пищеварительная система у взрослых погонофор отсутствует. Долгое время было неясно, как происходит питание у погонофор. Способ питания у погонофор был разгадан совсем недавно при изучении вестиментифер (*Afrenulata* — *Vestimentifera*), обнаруженных на больших глубинах океана на гидротермали близ горячих подводных серных источников.

Оказалось, что вестиментиферы находятся в симбиозе с сероокисляющими бактериями. В туловищном отделе вестиментифер обнаружена губчатая ткань — трофосома, переполненная серобактериями. Питательные вещества погонофоры получают за счет хемосинтеза своих симбионтов.

Погонофоры обладают кровеносной системой с ярко-красной кровью, содержащей гемоглобин. Кровеносная система замкнутая. Спинной кровеносный сосуд образует в переднем отделе тела сердце, у большинства видов заключенное в перикард целомического происхождения. Гемогло-

бин крови обеспечивает транспорт не только кислорода для дыхания, но и сероводорода для хемосинтеза, осуществляемого серобактериями.

Таким образом, взаимовыгодный симбиоз погонофор с серобактериями заключается в том, что первые предоставляют бактериям убежище в тканях своего тела и снабжают их сероводородом, а серобактерии кормят погонофор, которые утратили пищеварительную систему.

Дыхание у погонофор кожное. Газообмен преимущественно происходит через щупальца, находящиеся на головной лопасти.

Нервная система без ганглиев и состоит из мозгового нервного сплетения и брюшного ствола. Органы чувств развиты слабо и в основном представлены чувствующими клетками.

Погонофоры раздельнополы. Гонады и половые протоки парные. Оплодотворение сперматофорное. Нередко молодь развивается в трубке самки.

Дробление яйца спиральное, детерминированное. Закладка мезодермы и целома энтероцельная. Первоначально закладывается четыре пары целомических мешков. Развитие с метаморфозом. Личинка погонофор состоит из четырех сегментов и несет два пояса ресничек

Филогенетическое положение. Погонофоры по многим особенностям организации близки к кольчатым червям. Тело погонофор сегментировано. Зона роста тела у них находится перед задним концом. Кожно-мускульный мешок, кровеносная система, выделительные органы, трохофорообразная личинка идентичны таковым у некоторых кольчатых червей.

Вместе с тем погонофоры имеют своеобразные черты в закладке мезодермы, сходные с таковыми у вторичноротых животных. Нервная система погонофор без ганглиев близка к таковой у низших червей. Адаптации погонофор к неподвижному образу жизни в трубках не имеют аналогов (отсутствие кишечника, симбиоз с хемоавтотрофными бактериями и др.).

Положение погонофор в системе животных до сих пор вызывает споры. По концепции А. В. Иванова тип погонофоры занимает промежуточное положение между трохофорными и вторичноротыми животными. Другие современные ученые склоняются к сближению погонофор с аннелидами и включению их в группу трохофорных животных.

Тип Щупальцевые (Tentaculata)

Щупальцевые — обособленная группа вторичнополостных (Coelomata). Это прикрепленные, преимущественно морские животные, тело которых заключено в наружный скелет, имеющий форму трубки или раковины. Колониальные формы щупальцевых нередко обладают разветвленным скелетом, напоминающим таковой у коралловых полипов и губок.

Основные черты организации типа *Tentaculata* сводятся к следующим.

Тело состоит из трех отделов: предротовой лопасти, ротового сегмента со щупальцами и туловищного сегмента. Стенка тела представлена однослойным эпителием, кольцевыми и продольными мышцами. Эпителием выделяется наружный скелет из органического вещества, который может быть пропитан углекислым кальцием.

Полость тела — целом, состоящий из трех отделов в соответствии с сегментацией тела. Имеются 1—2 пары целомодуктов, выполняющих функцию органов выделения. Целом образуется разными путями, в том числе и энтероцельно.

Кровеносная система у одних групп щупальцевых развита, а у других редуцирована.

Большинство щупальцевых гермарфодиты. Гонады образуются в целоме туловищного отдела.

Развитие с метаморфозом. Дробление яйца полное, не спирального типа. Личинка трохофорообразная.

К типу щупальцевых *Tentaculata* относится несколько классов, важнейшие из которых Мшанки (*Bryozoa*) и Плеченогие (*Brachiopoda*).

Класс Мшанки (*Bryozoa*)

Мшанки — морские, реже пресноводные животные, ведущие прикрепленный образ жизни. Они образуют колонии, напоминающие таковые гидроидных и коралловых полипов или губок (рис. 398). Колонии могут быть в форме натеков, корочек, ветвящихся стеблей или походить на пучок листьев.

Всего известно около 4 тыс. современных видов мшанок, а ископаемых еще больше.

Каждая особь в составе колонии называется зооидом, в котором различают переднюю часть — полипид со щупальцами и ртом и заднюю часть — цистид, погруженную в кутикулярную чашечку. Полипид может полностью втягиваться внутрь цистиды в образующееся впячивание. Щупальца покрыты мерцательным эпителием, они располагаются на подковообразном выросте — лофофоре, расположенном над ротовым отверстием. В щупальца заходят каналы целома. При помощи щупалец собираются взвешенные в воде пищевые частицы и осуществляется кожное дыхание.

Пищеварительная система подковообразной формы, анус располагается рядом со ртом (рис. 399).

В связи с сидячим образом жизни у мшанок редуцированы кровеносная система и органы выделения. Нервная система представлена лишь одним ганглием у основания щупалец. Специальные органы чувств отсутствуют.

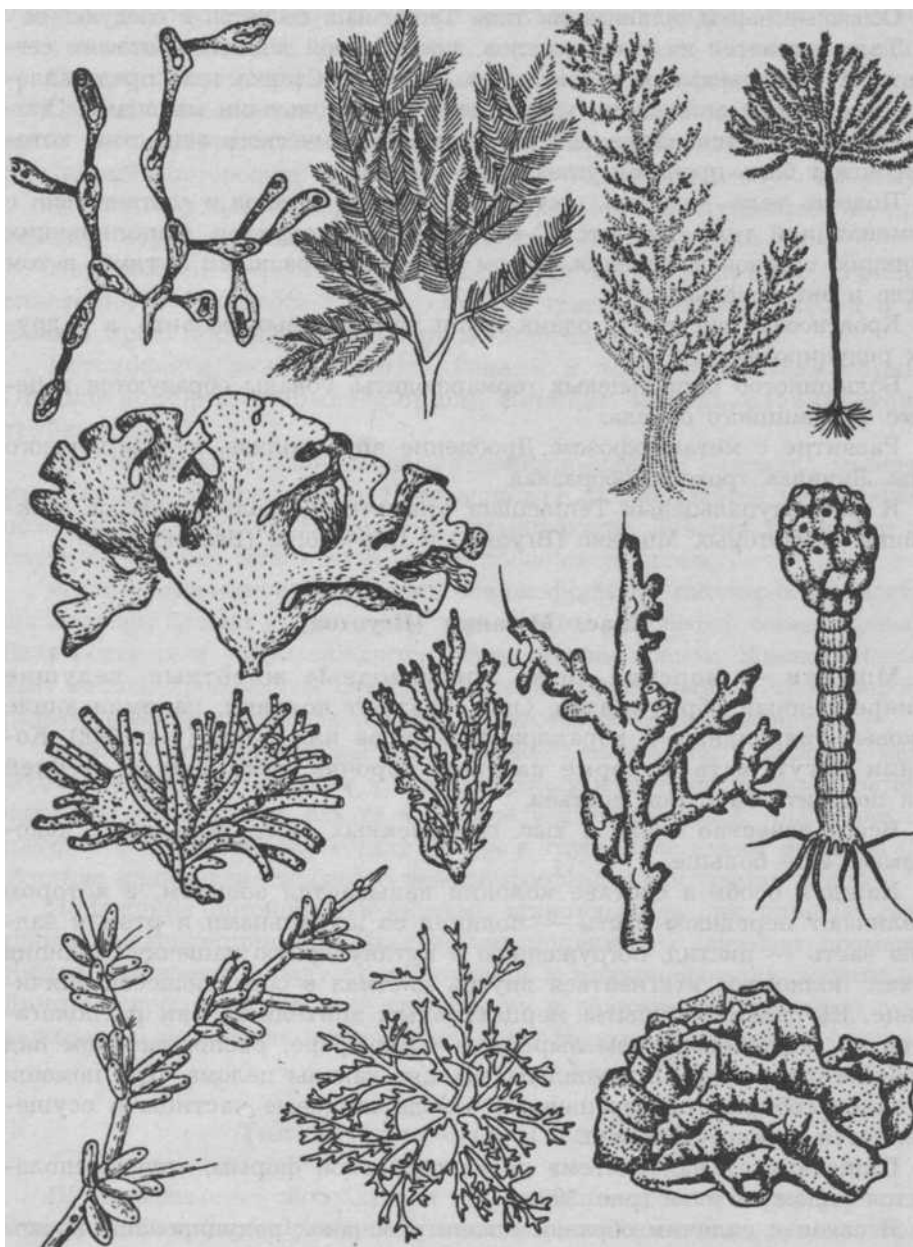


Рис. 398. Колонии мшанок Bryozoa (по Барнсу)

Мшанки — гермафродиты. Оплодотворение перекрестное. Спермин выходят из одной колонии мшанок и проникают в другую, где в целоме созревают яйца. Оплодотворенные яйца по особому каналу или через специальную пору выводятся наружу в воду, где и происходит их дальнейшее развитие. Бесполое размножение мшанок происходит путем наружного или внутреннего почкования. Образование внутренних почек — статобластов свойственно только пресноводным мшанкам, и этот процесс конвергентно сходен с таковым у губок-бадяг.

Наиболее типичная личинка у мшанок-цифонаут. Ее тело заключено в двустворчатую раковину. На верхнем полюсе личинки имеется султан ресничек. Хорошо развит V-образный кишечник. На нижнем полюсе имеется присоска для прикрепления плавающей личинки к субстрату для дальнейшего метаморфоза во взрослый организм. При этом большинство личиночных органов разрушается. В частности, редуцируется кишечник с энтодермальным отделом, а вновь формируется кишечник исключительно за счет эктодермы.

Мшанки — сестонофаги и участвуют в биологической очистке вод. Нередко они вредны как обрастатели подводных сооружений. В последнее время доказана их роль как биоиндикаторов чистоты водоемов, чутко реагирующих на загрязнение водной среды.

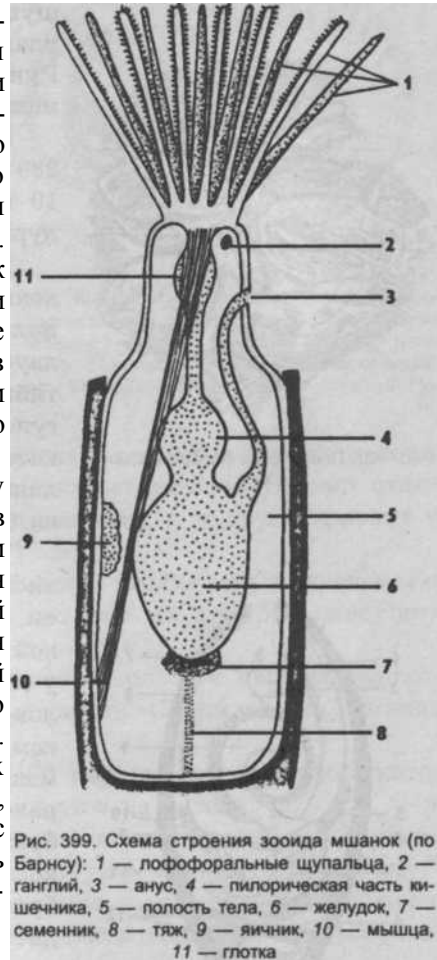


Рис. 399. Схема строения зооида мшанок (по Барнсу): 1 — лофофоральные щупальца, 2 — ганглий, 3 — анус, 4 — пилорическая часть кишечника, 5 — полость тела, 6 — желудок, 7 — семенник, 8 — тяж, 9 — яичник, 10 — мышца, 11 — глотка

Класс Плеченогие (Brachiopoda)

Плеченогие — морские одиночные животные, тело которых заключено в двустворчатую раковину (рис. 400). Между створками раковины находятся две спирально закрученные «руки», усаженные мерцательными



Рис. 400. Плеченогие (из Дознордана и Хет)



Рис. 401. Схема внутреннего строения плеченогих (по Барнсу): 1 — пищевой желобок, 2 — боковая рука лофофора, 3 — гонада, 4 — нервное кольцо, 5 — желудок, 6 — полость тела, 7 — раковина, 8 — мантия, 9 — центральная рука лофофора, 10 — рот, 11 — нефридий, 12 — мускулы, 13 — стебелек

щупальцами (рис. 401). Это органы для улавливания пищевых частиц и дыхания. Руки брахиопод гомологичны лофофору мшанок.

В настоящее время известно около 280 современных видов брахиопод и более 10 тыс. вымерших видов, известных с силура.

В строении брахиопод прослеживается конвергентное сходство с двустворчатыми моллюсками. У брахиопод также имеется двустворчатая раковина, выделяемая мантийными складками: створки раковины могут скрепляться замком и мускулами-замыкателями (рис. 402). Однако это сходство явно конвергентное, так как проявляется на базе аналогичных структур.

Так, хитиновые створки раковины брахиопод, пропитанные углекислым кальцием, прикрывают тело животного со спинной и брюшной стороны, а не с боков, как у двустворчатых. Вместо 1—2 пар мускулов-замыкателей, свойственных двустворкам, у брахиопод имеется сложная система мышечных пучков, соединяющих створки раковины. Закладка мантийных складок у брахиопод существенно отличается от таковой у двустворок. В мантийные складки брахиопод заходит целом, чего не наблюдается у двустворчатых. Принципиально отличаются у этих групп раковинных животных органы выцеживания пищи. У брахиопод эту функцию выполняют руки — измененный лофофор, а у двустворок — пластинчатые жабры. Брахиоподы прикрепляются к субстрату при помощи стебелька, выступающего на заднем конце тела, а неподвижные двустворки — при помощи биссуса, выделяемого ногой.

Тело брахиопод занимает примерно треть задней части раковины, а всю ее переднюю часть занимают руки. Стенка

тела брахиопод состоит из однослойного эпителия, под которым находится тонкий слой соединительной ткани и целомический эпителий, выстилающий полость тела. В связи с развитием раковины у брахиопод редуцировались слои подкожной мускулатуры, а мышечная система дифференцировалась на пучки мышц.

В целоме имеются неполные поперечные перегородки, соответствующие сегментам тела, и продольные мезентерии, делящие полость в каждом сегменте на боковые отделы.

Кишечник состоит из пищевода и энтодермального желудка, в который впадают парные пищеварительные железы (печень). Задний отдел кишечника у некоторых брахиопод редуцирован, а у других развит и открывается анусом на правой стороне тела.

Кровеносная система незамкнутая. Имеется сердце над желудком. От сердца отходит одна аорта, которая делится на артерии, несущие кровь к рукам и внутренним органам.

Нервная система образует окологлоточное кольцо с парным надглоточным и непарным подглоточным ганглиями. Специальных органов чувств нет.

Органы выделения представлены 1—2 парами целомодуктов, которые служат для выведения половых продуктов из целома.

Брахиоподы раздельнополы. Имеется две пары гонад. Через воронки целомодуктов мужские гаметы выходят наружу. Оплодотворение внутреннее — в целоме у самок, куда проникают сперматозоиды. Частично эмбриогенез происходит в теле самки. Из оплодотворенных яиц развиваются трохофороподобные личинки.

Эмбриональное развитие брахиопод впервые было изучено А. О. Ковалевским (1873). Сначала происходит полное равномерное дробление яйца, затем образуется личинка. Мезодерма закладывается энтероцельно. Целом первоначально парный, затем распадается на три пары в соответствии с тремя отделами тела. У личинки различают головной, туловищный и стебельковый отделы. Головной отдел личинки имеет форму зонтика с ресничками, а также несет султан ресничек и две пары глазков. Туловищный отдел снабжен двумя боковыми выростами со щетинками, а стебельковый отдел отличается малым размером. Планктонные личинки брахиопод обеспечивают расселение видов. В дальнейшем они оседают на дно, прикрепляются к субстрату при помощи стебельчатого отдела и пре-



вращаются во взрослые раковинные формы. При этом из боковых выростов личинки формируются мантийные складки, выделяющие раковину. Головной отдел в основном редуцируется, а около рта образуются зачатки рук.

Брахиоподы образуют большие скопления на дне океанов и играют роль биофильтраторов. Ископаемые брахиоподы служат руководящими формами в стратиграфии.

Филогенетическое положение щупальцевых (Tentaculata). Щупальцевые (Tentaculata) занимают промежуточное положение между трохофорными и вторичноротыми животными. С трохофорными (Trochozoa) их сближают наличие трохофорообразной личинки, строение кровеносной системы с пульсирующим органом — сердцем, образованным спинным сосудом, строение целома и целопродуктов. Вместе с тем щупальцевые представляют собой самостоятельный тип, и их близость к трохофорным относительна. Прежде всего им свойственно не спиральное дробление яйца, как у трохофорных, а радиальное; закладка мезодермы и образование целома более сходны с таковым у вторичноротых. В пределах типа щупальцевых класс мшанок (Bryozoa) представляет группу сидячих колониальных животных, развивавшихся по пути морфофизиологического регресса (катагенеза — по И. И. Шмальгаузену), а класс плеченогих (Brachiopoda) — по пути глубокой специализации в связи с образованием раковины (аллогенеза — по И. И. Шмальгаузену).

Тип Щетинкочелюстные (Chaetognatha)

Представители этого типа — своеобразная группа целомических морских животных. Щетинкочелюстные — активно передвигающиеся хищники, внешне напоминающие заостренную стрелу с оперением на заднем конце, за что они получили название морских стрелок. Их тело состоит из головы, туловища и хвоста и окаймлено парными боковыми плавниками и одним хвостовым. На голове особый щетинкочелюстной аппарат для схватывания добычи (рис. 403, 404).

Основные черты организации щетинкочелюстных свидетельствуют о сочетании признаков, общих со вторичноротыми животными, с особенностями, свойственными только этому типу.

Со вторичноротыми их сближают радиальное дробление яйца, энтероцельная закладка мезодермы, вторичный рот. Внешний облик стрелок, сходный с ланцетником, усиливает впечатление их близости ко вторичноротым. Однако у них отсутствуют кровеносная, выделительная, дыхательная системы органов, нет половых протоков. Нервная система своеобразна и представлена окологлоточным кольцом, связывающим парный

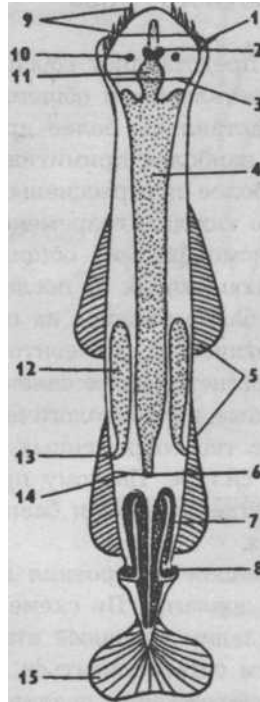


Рис. 403. Схема строения щетинкочелюстного с дорсальной стороны (по Барнсу): 1 — капюшон, 2 — ганглий, 3 — септа, 4 — кишка, 5 — боковые плавники, 6 — анус, 7 — семенник, 8 — семенной пузырек, 9 — щетинки, 10 — глаз, 11 — глотка, 12 — яичник, 13 — гонопор, 14 — септа, 15 — хвостовой плавник

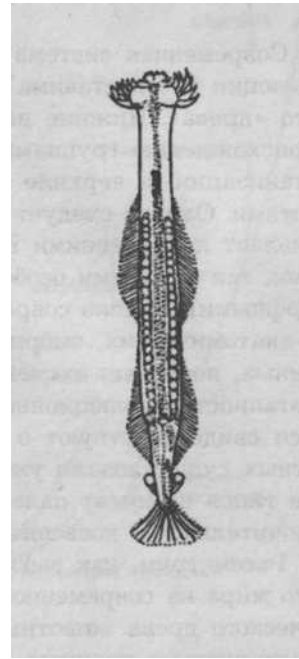


Рис. 404. Внешний вид щетинкочелюстного (по Барнсу)

надглоточный и непарный подглоточный ганглии. Глаза у них инвертированные, чего не наблюдается у вторичноротых. Своеобразием в строении стрелок является их двусегментность с двумя парами целомических мешков, в то время как вторичноротые — первично трехсегментные. Кроме того, у них наблюдается высокая специализация некоторых тканей. Мышцы у них поперечнополосатые, наружный эпителий многослойный. Все это заставляет считать, что тип щетинкочелюстных имел самостоятельный путь эволюционного развития от первичных целомических животных, а его положение в филогенетической системе ближе ко вторичноротым, чем к другим группам.

Всего описано около 140 видов стрелок. Ископаемые виды стрелок известны с силура.

Этапы филогении животного мира

Современная система животного мира представляет собой результат эволюции и сопоставима с конечными разветвлениями общего родословного «древа». Нижние ветви «древа» представлены более древними по происхождению группами, сохранившими наиболее примитивные черты организации, а верхние ветви обладают более прогрессивными особенностями. Однако следует иметь в виду, что каждый современный таксон обладает как древними признаками (плезиоморфными), общими с предками, так и новыми особенностями, отличающими их от последних (апоморфными). Анализ современной системы, базирующейся на сравнительно-анатомических, эмбриологических, генетических, палеонтологических данных, позволяет косвенно судить о филогенетических связях таксонов и этапности эволюционного процесса. Данные палеонтологической летописи свидетельствуют о том, что большинство современных типов животных существовали уже в кембрии или силуре. Поэтому происхождение типов не имеет палеонтологических подтверждений и базируется исключительно на косвенных доказательствах.

Рассмотрим, как выглядят филогенетические построения для животного мира на современном этапе развития зоологии. По схеме филогенетического древа животных (рис. 405) проследим основные этапы в ходе эволюционного процесса. Детально не будем останавливаться на различных гипотезах и их доказательствах о происхождении различных систематических групп животных, так как они рассмотрены в предшествующих главах.

У основания филогенетического «древа» животных находятся одноклеточные (подцарство Protozoa). Это самый примитивный уровень организации животных, так как все функции одноклеточного организма выполняются одной клеткой и ее специализированными структурами — органеллами. В пределах подцарства наблюдаются переходы к многоклеточности (полиэнергидность, колониальность). Предполагается, что древние незеленые колонии жгутиконосцев осуществили исторический переход к многоклеточности у животных.

Подцарство многоклеточных (Metazoa) представляет собой качественно более высокий уровень организации животных, у которых различные функции организма выполняются специализированными клетками или многоклеточными органами. Среди современных многоклеточных можно выделить несколько уровней организации, которые отражают этапность эволюционного процесса многоклеточных.

К самым примитивным Metazoa относятся фагоцителлообразные (надраздел Phagocytellozoa), включающие один тип пластинчатых (Placozoa). По своей организации Placozoa представляют живую модель гипоте-

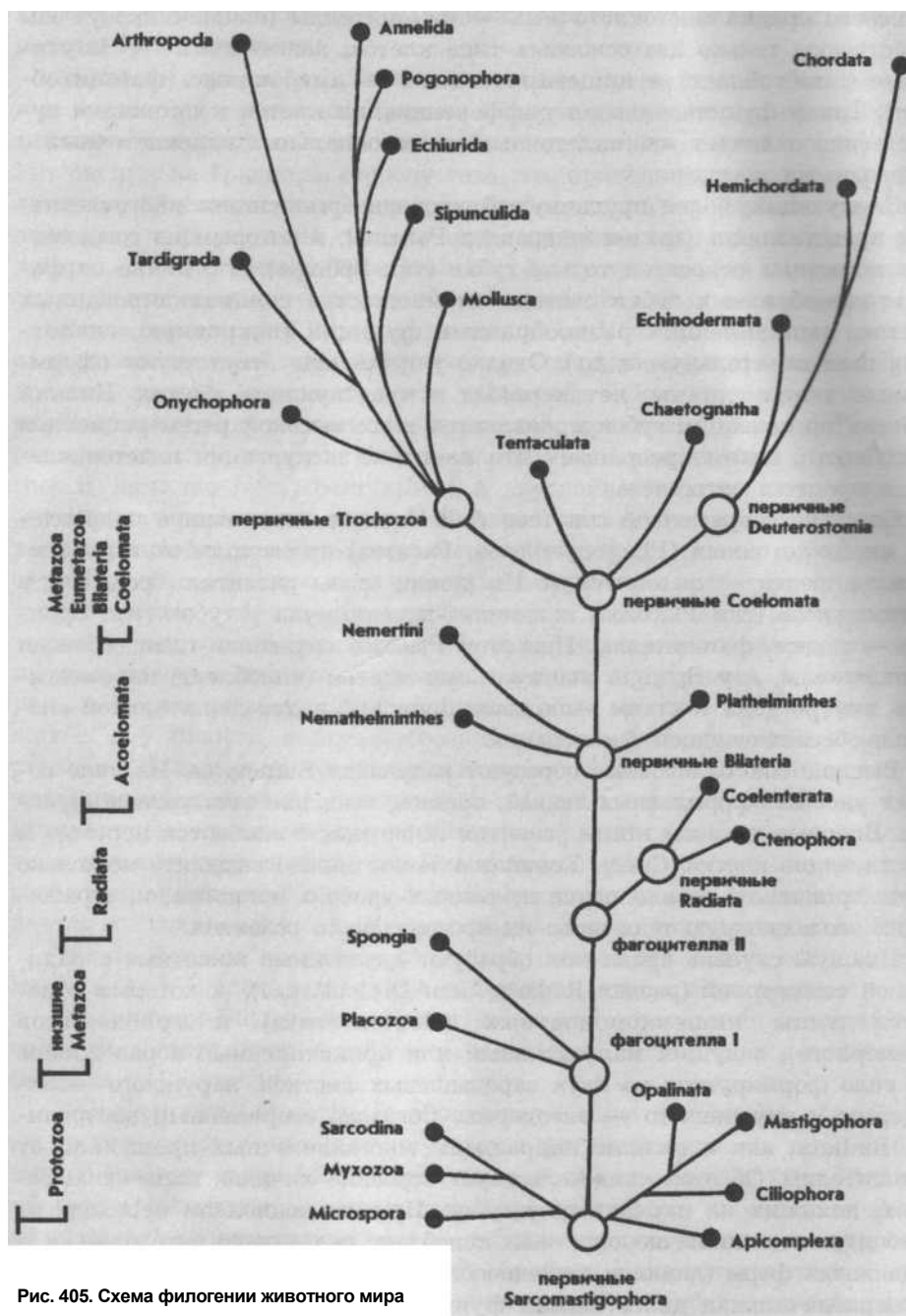


Рис. 405. Схема филогении животного мира

тического предка многоклеточных — фагоцителлы (по Мечникову). Им свойственны только два основных типа клеток: двигательные — жгутиковые (кинетобласт) и пищеварительные — амебоидные (фагоцитобласт). Такая функциональная дифференциация клеток в организме существенно отличает многоклеточных от колониальных одноклеточных с однородными клетками.

Следующий, более продвинутый уровень организации многоклеточных представляют паразои (надраздел Parazoa), к которым из современных животных относятся только губки (тип Spongia). В отличие от фагоцителлообразных губки состоят из множества специализированных клеток, выполняющих разнообразные функции (покровную, скелетную, пищеварительную и др.). Однако у губок еще отсутствуют оформленные ткани, органы, нет нервных и чувствующих клеток. Низкий уровень организации губок проявляется в их высокой регенерационной способности, взаимопревращаемости клеток и экскурвации пластов клеток в процессе онтогенеза.

Согласно современной гипотезе А. В. Иванова, эти низшие надразделы многоклеточных (Phagocytellozoa, Parazoa) произошли от гипотетического предка — фагоцителлы. Их ранние фазы развития: бродяжка у трихоплаксов (тип Placozoa) и личинка-паренхимула у губок (тип Spongia) — модель фагоцителлы. При этом Placozoa сохранили план строения фагоцителлы, а у Spongia двигательные клетки (кинобласт) переместились внутрь тела и стали выполнять функцию водно-двигательной системы, обеспечивающей фильтрацию.

Высшие многоклеточные образуют надраздел Eumetazoa. Их тело состоит уже из оформленных тканей, органов, выполняющих разные функции. Впервые на этом этапе развития животных появляются нервные и чувствующие клетки. Среди Eumetazoa также можно выделить несколько групп организмов, находящихся на разных уровнях организации, отражающих эволюционную тенденцию их прогрессивного развития.

Низшую ступень среди них образуют двуслойные животные с радиальной симметрией (раздел Radiata, или Diploblastica), к которым относятся типы кишечнополостных (Coelenterata) и гребневики (Stenophora), ведущих малоактивный или прикрепленный образ жизни. Их тело формируется из двух зародышевых листков: наружного — эктодермы и внутреннего — энтодермы. Согласно современным воззрениям, Radiata, как и низшие надразделы многоклеточных произошли от фагоцителлы. Об этом свидетельствует строение личинок кишечнополостных, похожих на паренхимулу губок. При эволюционном переходе от фагоцителлы к кишечнополостным кинобласт дал начало эктодерме, и у подвижных форм (личинки кишечнополостных и гребневики) сохранилась ее первоначальная двигательная функция. Coelenterata перешли в ос-

новном к прикрепленному образу жизни. Оба типа сохранили первичную радиальную симметрию.

Высшую ступень в развитии Eumetazoa представляют билатеральные трехслойные животные (раздел Bilateria), ведущие, как правило, активный образ жизни. У них различают передний и задний концы тела. Рот смещен на брюшную сторону тела, что привело к формированию билатеральной симметрии. Однако целый ряд групп из Bilateria вторично вернулись к радиальной симметрии (иглокожие), сохранив частично билатеральность строения. Тело Bilateria образуется из трех зародышевых пластов: эктодермы, энтодермы и промежуточного слоя — мезодермы.

Ранее считали, что Bilateria произошли от Radiata. Теперь же имеются доказательства их независимого происхождения от фагоцителлоподобных предков. Выяснилось, что у Bilateria и Radiata нет симплезиоморфности по ряду важнейших признаков, присущих предкам. Так, паренхиматозность строения сохраняют низшие Bilateria (типы Plathelminthes и частично Nemathelminthes), а двуслойность тканевого строения, функционально близкая к двум основным типам клеток фагоцителлообразных (кинобласт и фагоцитобласт), наблюдается только у Radiata. О самостоятельности этих двух путей эволюционного развития свидетельствуют также существенные различия их апоморфных (эволюционно продвинутых) признаков. Так, у Radiata изначально образовалась кишечная полость, достигшая высокой сложности строения, развивались разные формы радиальной симметрии, особые опорные структуры в мезоглее. А у Bilateria кишечник возник позднее из внутреннего слоя паренхимы. Большое прогрессивное значение у них имело возникновение третьего зародышевого листка — мезодермы и формирование из него мускулатуры, гонад. Впервые у Bilateria появляется выделительная система органов (протонефридии). Кроме того, с развитием билатеральной симметрии, связанной с поступательными движениями Bilateria, обособляется головной отдел тела с нервными узлами и органами чувств.

Таким образом, надраздел Eumetazoa развивался в двух направлениях (Radiata и Bilateria) от исходных фагоцителлообразных предков.

В эволюции Bilateria различают два этапа: образование низших бесполостных (подраздел Acoelomata) и высших целомических животных (подраздел Coelomata).

Бесполостные (Acoelomata), или низшие черви (Scolecida), объединяют группу типов, у которых отсутствует вторичная полость тела — целом. У низших групп этого подраздела — плоских червей (тип Plathelminthes) и некоторых круглых (тип Nemathelminthes) промежутки между органами заняты паренхимой, а у более продвинутых групп круглых червей и немуртин (тип Nemertini) образуется первичная полость тела — схизоцель за счет разрушения паренхимы. Наиболее примитивны-

ми среди современных Acoelomata принято считать бескишечных турбеллярий (Acoela), сохраняющих во многом черты фагоцителлообразных предков.

Высший подраздел билатеральных животных образуют целомические (Coelomata), у которых образуется вторичная полость тела — целом, выстланная целомическим эпителием мезодермального происхождения.

Образование целома завершило в эволюции животных формирование внутренней среды организма, что обеспечило гомеостаз и автономизацию жизненных процессов. Их эволюция связана с формированием кровеносной системы, метанефридиев, целомодуктов, развитой нервной системы и органов чувств.

Целомические животные дали широкий спектр таксонов, филогенетические отношения которых еще недостаточно расшифрованы. Однако сравнительное морфологическое изучение наиболее примитивных Coelomata из различных типов и их онтогенеза позволило выявить у них некоторые общие плезиоморфные признаки, дающие представление об уровне организации их общих предков.

Вероятно, что первичные Coelomata обладали следующими плезиоморфными признаками: аметамерией, сочетанием развитой первичной полости тела (схизоцеля) и формирующегося целома, отсутствием кровеносной системы, наличием лестничной нервной системы, близкой к ортогону, но с выраженным окологлоточным кольцом. Роль органов выделения могли выполнять протонефридии или целомодукты. Покровы, по-видимому, включали поля ресничного эпителия, а мускулатура была представлена кольцевыми и продольными мышцами. Все указанные особенности указывают на родство и возможное происхождение Coelomata от турбелляриеподобных предков.

Проследим основные пути дальнейшей эволюции Coelomata. Ранее считали, что таких направлений было два: к первичноротым (надтип Protostomia) и вторичноротым (надтип Deuterostomia), отличавшихся типом закладки мезодермы и формированием рта в эмбриогенезе. Новейшие данные по эмбриологии первичноротых показали, что у них наблюдается большое разнообразие в закладке целома и кишечника и при этом нередко проявляется параллелизм со вторичноротыми.

В настоящее время выделяют пять основных направлений в эволюции Coelomata, которые дали начало следующим надтипам (по А. В. Иванову): трохофорным (Trochozoa), вторичноротым (Deuterostomia) и занимающим промежуточное положение погонофорам (Pogonophora), щупальцевым (Tentaculata) и щетинкочелюстным (Chaetognatha).

Трохофорные (Trochozoa) отличаются от остальных надтипов особым типом спирального дробления яйца, детерминированностью эмбриогене-

за, формированием у большинства типов личинки трохофоры или близкой к ней фазы развития. У многих, за некоторыми исключениями, рот первичен, т.е. соответствует бластопору. Закладка мезодермы у трохофорных может быть телобластической, а нередко и энтероцельной.

Первичные трохофорные были аметамерными и от них, по-видимому, произошли Echiurida, Sipunculida с цельным целомом.

Ведущей эволюционной тенденцией в надтипе трохофорных явилось развитие метамерии, вначале внешней, а затем и внутренней. Тип Mollusca отделился от общего ствола трохофорных довольно рано, по-видимому, от олигомерных предков, а возможно, и от аметамерных. Решение этой проблемы связано с выяснением природы метамерии у низших групп моллюсков. Примерно на этом же этапе шло формирование типов Onychophora и Tardigrada с неметамерной полостью и лишь с наружной сегментацией. Узловым моментом в эволюции трохофорных было образование предковой группы первичных кольцецов, от которых произошли полимерные кольцецы Annelida с метамерным целомом и олигомерные — членистоногие Arthropoda, у которых сформировалась смешанная полость тела — миксоцель и наружный хитиновый скелет.

Надтип вторичноротые (Deuterostomia) образует вторую крупную ветвь в эволюции целомических животных. К ним относятся типы: тип Иголокожие (Echinodermata), тип Полухордовые (Hemichordata) и тип Хордовые (Chordata). Тело вторичноротых в эмбриогенезе формируется из трех сегментов; рот у них закладывается вторично, мезодерма образуется энтероцельным путем, кожа состоит из эктодермального эпителия и мезодермального кутикса. Вершиной эволюции надтипа Deuterostomia явился тип Chordata. Среди хордовых наивысшего прогресса достигли позвоночные животные (подтип Vertebrata) с развитой нервной системой, органами чувств, сложным поведением. Высшие позвоночные животные — птицы и млекопитающие в процессе эволюции достигли теплокровности, что позволило им занять особенно широкий спектр экологических ниш на планете.

Промежуточное положение между трохофорными и вторичноротыми животными занимают надтипы: Chaetognatha и Tentaculata. У них имеются признаки сходства как с трохофорными, так и со вторичноротыми животными, а также имеются особые уникальные плезиоморфные признаки, общие с древними предковыми Coelomata.

Спорным остается вопрос о происхождении типа погонофор. Согласно одной точке зрения, погонофоры занимают также промежуточное положение между трохофорными и вторичноротыми животными, а согласно другой, — погонофоры близки по организации к кольчатым червям и их следует относить к трохофорным животным.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ И ПОНЯТИЙ

Автогамия — самооплодотворение как форма полового размножения у простейших путем слияния гаплоидных ядер в одной зародышевой клетке.

Автотомия — самокалечение, или ампутация частей тела как реакция самозащиты животного.

Агаметы — молодые особи у простейших, образовавшиеся в результате множественного бесполого размножения — агамогонии.

Агамогония — множественное бесполое размножение у простейших с образованием агамет.

Агамонт — особь у простейших, размножающаяся бесполым путем.

Адаптация — приспособление.

Акрон — передний отдел тела членистоногих, состоящий из предротовой лопасти и двух сегментов.

Аксоподия — лучеобразная псевдоподия с осевым стержнем у простейших.

Амбулакральная система — уникальная вододвигательная система у иглокожих целомического происхождения.

Амебоцит — клетка, способная к амебоидному движению.

Амфибластула — личинка у губок с мелкими жгутиковыми клетками на анимальном полюсе и крупными клетками на вегетативном.

Аналогичные (органы) — сходные по функции, но разные по происхождению.

Анаморфоз — тип постэмбрионального развития у членистоногих, при котором из яиц отрождаются личинки с неполным числом сегментов и их число увеличивается с каждой линькой.

Анаэробный — безвоздушный; термин относится к организмам, существующим в бескислородной среде.

Антенны — удлинённые чувствующие придатки на голове у полихет и членистоногих.

Апомиксис — размножение без оплодотворения при партеногенезе.

Апоморфный — признак отражает эволюционно продвинутое состояние морфологии органов.

Ароморфоз — тип биологического прогресса в эволюции, который приводит к повышению морфо-физиологической организации организмов.

Аскон — тип морфологического строения губок, у которых хоаноциты выстилают парагастральную полость.

Ацеломический — не имеющий вторичной полости тела — целома.

Базальная мембрана — аморфный слой, подстилающий эпителий.

Бентос — организмы, обитающие на дне водоемов.

Бесполое размножение — форма размножения, не включающая мейоз и слияние гамет.

Билатеральная симметрия — тип симметрии, при котором через тело животного можно провести лишь одну плоскость симметрии, делящую его на две идентичные половины.

Биогеоценоз — однородный участок земной поверхности с определенным составом живых организмов и косных компонентов, объединенных обменом веществ и энергии в единый природный комплекс.

Биосфера — оболочка Земли, населенная живыми организмами.

Бластопор — отверстие у гастролы, ведущее в эмбриональную кишку, или первичный рот.

Бластоцель — полость внутри бластулы.

Брыжейка (мезентерий) — продольная перегородка между целомическими мешками в каждом сегменте кольчатых червей.

Велигер — личинка моллюсков с парусом (велумом), представленным лопастями с ресничками.

Вольвенты — стрекательные клетки со спирально закрученными нитями у кишечнополостных.

Вторичноротость — образование рта не из первичного рта — бластопора.

Гамета — гаплоидная половая клетка.

Гаметическая редукция хромосом — мейоз происходит при образовании гамет.

Гамогония — половое размножение у простейших с образованием гамет.

Гамонт — половая особь у простейших.

Ганглий — скопление нервной ткани, содержащее нейроны.

Гаплоидный — содержащий одинарный хромосомный набор в клетках.

Гастральная полость — полость гастролы, выстланная энтодермой; кишечная полость у кишечнополостных.

Гастрей — гастролоподобный гипотетический предок многоклеточных.

Гастроваскулярная система — сложная кишечная (гастральная) полость у кишечнополостных и гребневиков.

Гастрола — двуслойная эмбриональная стадия, следующая за бластулой.

Гастрюляция — развитие гастрюлы из бластулы.

Геммула — внутренняя почка у губок, покрытая защитной оболочкой; образуется при бесполом размножении.

Гемоцель — полость кровеносных сосудов или синусов, возникает из бластоцеля.

Гермафродит — двуполой организм, способный производить как яйцеклетки, так и сперматозоиды.

Гетерогония — жизненный цикл животных с чередованием полового размножения с партеногенетическим.

Гетерономные сегменты — разные по морфологическому строению.

Гетеротроф — питающийся готовыми органическими веществами.

Гиподерма — кожный покров в форме клеточного синцития.

Гипостом (язычок) — выступ стенки ротовой полости у клещей.

Гипофаринкс (язычок) — выступ стенки ротовой полости у насекомых.

Гистолиз — разрушение тканей.

Глохидий — личинка пресноводных двустворчатых, паразитирующая на коже рыб.

Глютинанты — стрекательные клетки кишечнополостных с клейкой нитью.

Гнатохиларий — непарная пластинка, образованная слиянием пары нижних челюстей у многоножек.

Гнатоцефалон — челюстной отдел головы ракообразных, состоящий из 3 сегментов.

Гомологичные (органы) — сходные по происхождению, но не обязательно сходные по функциям.

Гомономные сегменты — морфологически однородные.

Гоноподия — видоизмененная половая ножка у членистоногих.

Двулучевая симметрия — тип радиальной симметрии, при котором через тело животного можно провести две плоскости симметрии.

Детерминированное развитие — предопределенность образования органов на ранних стадиях эмбриогенеза из определенных бластомеров.

Детритофаг — питающийся разлагающимся органическим веществом на дне или определенном субстрате.

Диапауза — фаза покоя в жизненном цикле вида как адаптация к неблагоприятным условиям.

Диморфизм — наличие у вида двух форм. Наиболее часто наблюдается половой диморфизм: морфологические различия у самцов и самок.

Диплеврула — двустороннесимметричная личинка иглокожих.

Диплондия — двойной хромосомный набор в клетках.

Диссепимент — поперечная перегородка между сегментами у кольчатых червей, отделяющая целомические полости двух соседних сегментов.

Живорождение — развитие яиц в теле самки с последующим рождением молоди.

Зигота — клетка, возникающая при слиянии гамет, имеет диплоидный набор хромосом.

Зиготическая редукция хромосом — мейоз происходит на фазе зиготы.

Зоеа — личинка высших ракообразных с фасеточными глазами, с развитыми челюстями и ногочелюстями, с зачатками остальных грудных ног и со сформированным брюшком.

Зоит — ранняя стадия в развитии споровиков, способная проникать в клетку хозяина.

Зооксантеллы — симбиотические водоросли-динофлагеллаты в тканях морских беспозвоночных

Зоохлореллы — симбиотические зеленые водоросли (хлорофиты) в тканях пресноводных беспозвоночных.

Желточник — железа, продуцирующая желточные клетки для питания развивающихся яйцеклеток в половой системе плоских червей.

Жизненный цикл — морфогенез вида между двумя одноименными фазами его циклического развития (от зиготы до зиготы и т. п.).

Жужжальца — видоизмененные задние крылья у двукрылых насекомых.

Изогамия — образование одинаковых гамет у особей одного вида.

Имаго — взрослая стадия развития у насекомых.

Иммиграция — образование энтодермы путем погружения клеток из бластодермы в бластоцель.

Инвагинация — образование гастролы путем впячивания бластодермы на вегетативном полюсе.

Инвертированный глаз, или обращенный, характеризуется тем, что пигментный бокал обращен своей вогнутой стороной к телу, а не к его поверхности.

Интерстициал — обитающий между частицами субстрата.

Интерстициальные клетки — мелкие недифференцированные клетки у кишечнополостных, из которых могут формироваться клетки разного типа.

Карапакс — защитный щит, образованный кутикулой и покрывающий тело членистоногого частично или полностью.

Клоака — полость, куда открываются протоки нескольких систем органов.

Коксальные железы — почки у паукообразных, протоки которых открываются у основания ног.

Коксальные органы — выворачивающиеся тонкостенные пузыри у основания ног некоторых членистоногих.

Колония — группа организмов, образовавшихся в результате бесполого размножения и оставшихся ассоциированными между собой.

Комиссура — поперечное соединение между нервными стволами или ганглиями.

Конвергенция — сходство, возникающее в процессе эволюции у неродственных таксонов на базе аналогий.

Коннектива — продольное соединение между поперечными нервными стволами или ганглиями.

Конъюгация — половой процесс у инфузорий, сопровождающийся обменом ядерного материала между особями.

Ктений — жабра моллюсков перистого строения.

Куколка — неподвижная стадия развития у некоторых насекомых между стадиями личинки и имаго.

Кутикула — неклеточный покров, выделяемый эпителием; может образовывать наружный скелет (у членистоногих).

Лейкон — тип морфологического строения у губок, для которого характерно наличие множества жгутиковых камер с приводящими и отводящими каналами.

Личинка — ювенильная стадия развития, морфологически и экологически отличающаяся от взрослого животного.

Мадрепоровая пластинка — прободенная известковая пластинка у иглокожих, поры которой открываются в каменистый канал амбулаторной системы.

Макронуклеус — крупное вегетативное ядро у инфузорий.

Мальпигиевы сосуды — органы выделения у сухопутных членистоногих, впадающие в кишечник.

Максиллы — нижние челюсти у членистоногих, расположенные позади мандибул.

Мандибулы — верхние челюсти у членистоногих.

Мантйная полость — полость между складками мантии и телом животного.

Мантия — складка кожи, покрывающая частично или полностью тело животного.

Медуза — зонтиковидная или колоколовидная форма тела у плавающих в воде кишечнополостных.

Мезенхима — диффузные соединительнотканые клетки, находящиеся между эктодермой и энтодермой. (См. паренхима.)

Мезоглея — неклеточный слой студенистого вещества между наружным и внутренним слоями клеток с разбросанными в нем клетками.

Мезодерма — зародышевый слой (листок) клеток, формирующийся между эктодермой и энтодермой и образующий выстилку целома.

Метагенез — чередование полового и бесполого размножения в жизненном цикле видов.

Метамерия — тип симметрии, характеризующийся линейной последовательностью морфологических структур.

Метаморфоз — резкое изменение строения тела в развитии при переходе от личинки к взрослому животному.

Метанефридий — нефридий, открывающийся воронкой в полость тела, а выводным протоком наружу (эктодермального происхождения).

Микроворсинки — мелкие пальчатые выросты на свободной поверхности клетки, участвующие в абсорбции.

Микронуклеус — генеративное ядро у инфузорий.

Микротрихии — микроворсинки на тегументе у цестод.

Микрофаг — питающийся мелкими пищевыми частицами.

Миксоцель — полость смешанного происхождения.

Мирацидий — свободноплавающая личинка трематод, покрытая ресничками.

Мономерный — тип строения тела, не разделенного на сегменты.

Монофилия — происхождение таксонов от общего предка.

Наяда — водная нимфа у насекомых, имеющая провизорные органы к обитанию в воде (трахейные жабры и др.).

Нейросекреторная клетка — нервная клетка, способная выделять гормоны.

Нейстон — обитатели поверхности воды.

Нектон — пелагические животные, активно плавающие и способные плыть против течения.

Неотения — укороченный онтогенез, при котором половозрелость животного наблюдается в ювенильном возрасте на стадии личинки.

Нефридий — орган выделения и осморегуляции эктодермального происхождения.

Нефромиксий — сложный по происхождению орган выделения с участками эктодермального и мезодермального происхождения.

Нимфа — личиночная стадия насекомых, мало отличающаяся по строению от имаго, если не считать размеров, развития крыльев и гонад.

Окончательный хозяин — организм, в котором происходит половое размножение паразита.

Олигомерный — тип строения тела с небольшим числом сегментов.

Омматидий — простой глазок, входящий в состав сложного фасеточного глаза членистоногих.

Онкосфера — личинка цестод с 6 крючками, совершающая внедрение в ткани хозяина и преобразующаяся в финну.

Онтогенез — индивидуальное развитие организма.

Оотека — тип яйцекладки в хитиновой оболочке у насекомых.

Ооциста — зигота, покрытая оболочками (у споровиков).

Оральный — ротовой.

Орган — структурно-функциональная единица тела многоклеточного организма, образованная одной или несколькими тканями.

Органелла — структурно-функциональная единица одноклеточного организма.

Ортогон — тип нервной системы в виде нервной решетки у ацеломических червей.

Оскулум — выводное отверстие из парагастральной или атриальной полости у губок.

Остии — поры в сердце у членистоногих с незамкнутой кровеносной системой.

Осфрадии — органы химического чувства в мантийной полости у моллюсков.

Панцирь — наружный защитный покров тела, обычно из нескольких элементов.

Паразит — организм, постоянно или временно обитающий внутри другого или на нем и приносящий ему ущерб.

Параподии — парные туловищные конечности у кольчатых червей.

Паренхима — диффузная ткань из вакуолизированных клеток.

Паренхимула — личинка у губок, покрытая клетками со жгутиками и с рыхлыми паренхиматозными (амебоидными) клетками внутри бластоцеля.

Партеногенез — форма размножения, при которой новая особь развивается из яйцеклетки без оплодотворения.

Педицеллярия — подвижные скелетные образования у иглокожих в форме щипцов или пинцета, очищающие кожу от инородных частиц.

Педоморфоз — направление эволюции по пути ювенилизации через неотению в онтогенезе.

Пелагический — обитающий в толще воды.

Пенетранты — стрекательные клетки кишечнорастворимых со стрекательной нитью, обладающие парализующим действием.

Пенис — орган копуляции, не выворачивающийся, как циррус у плоских червей.

Первичная полость тела — гомологична бластоцелю без эпителиальной выстилки.

Первичноротость — развитие, при котором рот образуется из первичного рта — бластопора.

Перикардальная полость — полость, в которой расположено сердце.

Перистомиум — ротовой сегмент у кольчатых червей.

Периостракум — наружный белковый (конхиолиновый) слой раковины моллюсков.

Пигидиум — задний отдел, не относящийся к сегментам у аннелид и членистоногих.

Пиноцитоз — поглощение клеткой мелких капель жидкости.

Плазмодий — многоядерная амебоидная клетка.

Планктон — организмы, обитающие в толще воды и не способные плыть против течения.

Планктотрофность — питание личинок морских животных планктоном.

Планула — двуслойная личинка у кишечнополостных, покрытая жгутиковыми клетками.

Плейстон — полупогруженные в воду плавающие организмы.

Плезиоморфный признак — отражает исходное состояние морфологии органов.

Полимерный — организм, состоящий из множества сегментов (метамеров).

Полиморфизм — наличие у одного вида нескольких форм тела или типов окраски.

Полип — форма тела у кишечнополостных, приспособленная к прикрепленному образу жизни, со щупальцами на оральном полюсе.

Полифилия — происхождение от нескольких предков.

Полизмбриония — бесполое размножение в эмбриогенезе.

Половое размножение — форма размножения, которая сопровождается образованием гамет и последующим слиянием гамет во время оплодотворения.

Почкование — бесполое размножение путем образования новых особей из выростов тела родителей.

Природная очаговость — тип заболевания, имеющего строго определенный ареал, что определяется совпадением ареалов хозяина, паразита и переносчика.

Проглоттида — сегменты тела у цестод с повторяющимся комплексом органов.

Прокариоты — организмы с клетками без ядер и органелл, окруженных мембранами.

Промежуточный хозяин — хозяин, в котором паразит не размножается или размножается бесполом путем.

Простомииум — предротовая лопасть или передний отдел тела аннелид, не относящийся к сегментам.

Протонефридий — нефридий, на внутреннем конце которого имеется терминальная клетка с мерцательным пламенем (эктодермального происхождения).

Иротоцефалон — отдел головы у ракообразных, состоящий из акрона и двух антеннальных сегментов.

Прямое развитие — без образования стадии личинки.

Псевдогемальная (ложнокровеносная) **система** у иглокожих — производное целома, выполняет транспортную функцию.

Псевдоподия — органелла движения у амебоидных клеток в форме временного выступа цитоплазмы.

Рабдиты — палочковидные органеллы в клетках эпителия плоских червей, выделяющие слизь на поверхности тела, имеющую защитное значение.

Рабдом — светочувствительное образование в сложном глазу членистоногих.

Радиальная симметрия — симметрия по отношению к любой плоскости, проходящей через продольную ось тела.

Радула (терка) — роговое образование в глотке у моллюсков для перетирания пищи.

Регенерация — восстановление утраченных частей тела организма за счет роста тканей.

Реснички — двигательные органеллы клеток, по строению похожие на жгутики у жгутинокосцев.

Ризоидии — ветвящиеся псевдоподии у саркодовых (простейшие).

Ропалии — видоизмененные щупальца у сцифомедуз с органами чувств.

Семяприемник — мешок, в котором содержится сперма партнера для оплодотворения собственных яйцеклеток.

Сестон — мелкие планктонные организмы и взвешенные в воде органические и неорганические частицы.

Сестонофаги — животные, питающиеся взвешенными в воде планктоном и органическими частицами.

Сикон — тип морфологического строения губок со жгутиковыми камерами, открывающимися в парагастральную полость.

Симбиоз — взаимополезное сожительство организмов разных видов.

Синцитий — многоклеточная структура с отсутствующими границами между клетками.

Сифоноглиф — жгутиковая бороздка в глотке у коралловых полипов.

Склеротизация — утолщение и упрочнение участков кутикулы.

Сколекс — орган прикрепления у ленточных червей с присосками и крючками.

Сложный глаз — образован многими зрительными единицами, например омматидиями у насекомых.

Сперматозоид — мужская гамета, обычно способная к движению.

Сперматофор — пакет сперматозоидов с защитной оболочкой.

Спора — фаза в жизненном цикле некоторых паразитических простейших, выполняющая функцию расселения вида во внешней среде и содержащая молодые стадии паразита.

Спорогония — бесполое размножение на фазе зиготы у споровиков с образование спорозоитов.

Статоцист — орган равновесия.

Стробила — тело животного, состоящее из сегментов, образованных поперечным делением (фаза развития у сцифомедуз; членистое тело цестод).

Схизоцель — полость, образующаяся в толще мезодермальной паренхимы за счет разрушения части клеток или их раздвижения,

Тагмы — отделы тела у членистоногих.

Тегумент — синцитиальный наружный эпителий паразитических плоских червей.

Тельсон — задний отдел тела членистоногих, не относящийся к сегментам.

Тергит — дорсальный (спинной) склерит у членистоногих.

Торакс — грудной отдел у членистоногих.

Трансмиссивное заболевание — передается путем переноса возбудителя болезни от одного хозяина к другому через животных-переносчиков, являющихся кровососами.

Трахеола — капилляроподобная часть трахеи.

Трахея — эктодермальное впячивание в форме трубочки, проводящее воздух из внешней среды к тканям.

Трихоцисты — защитные органеллы в эктоплазме инфузорий.

Трохофора — ранняя личинка многих морских беспозвоночных с поясами ресничек (трохами).

Уроподы — последняя пара брюшных ног у десятиногих раков с плавательной функцией.

Фагоцитоз — поглощение пищевых частиц клеткой при помощи псевдоподий.

Филогенез — историческое развитие таксонов.

Филоподии — нитевидные псевдоподии у одноклеточных.

Фурка — парные придатки на тельсоне у ракообразных.

Хитин — азотосодержащий полисахарид, пропитывающий кутикулу у членистоногих.

Хлоропласт — органелла эукариот, где протекает фотосинтез.

Хоаноциты — воротничковые жгутиковые клетки у губок.

Хроматофор — пигментная клетка.

Целом — вторичная полость тела, замещает первичную и характеризуется мезодермальной эпителиальной выстилкой.

Целомодукт — открытый в целом мезодермальный проток, выводящий продукты выделения или гаметы.

Цефализация — развитие головы в онтогенезе или филогенезе членистоногих.

Церки — придатки последнего брюшного сегмента у насекомых.

Циррус — выворачивающийся копулятивный орган у плоских червей.

Циста — стадия жизненного цикла, характеризующаяся наличием плотной оболочки, защищающей организм от высыхания.

Щетинки — жесткие выросты покровов, могут содержать клетки или иметь кутикулярную природу.

Щупальце — гибкий придаток, часто с сенсорной функцией или улавливания пищи.

Эволюция — происхождение и изменение живого в историческом масштабе.

Экзоподит — наружная ветвь конечности у членистоногих.

Эктодерма — наружный зародышевый слой, покрывающий гастролу.

Эмбрион — зародыш.

Эндоподит — внутренняя ветвь конечности членистоногих.

Энтодерма — внутренний зародышевый листок, образующий эмбриональную кишку (гастроцель) на стадии гастролы.

Эпибиос — обитающий на поверхности субстрата.

Эпиподит — жаберный отросток на базальном членике конечностей членистоногих.

Эукариоты — организмы, в клетках которых имеются окруженные мембранами ядро и органеллы.

Ювенильный — неполовозрелый.

Яйцеклад — трубчатый орган у некоторых насекомых для откладки яиц.

Яйцеклетка — женская гамета.

Яйцо — яйцеклетка или зигота, окруженная оболочками, как начальная стадия развития организма. Сложное яйцо может содержать кроме яйцеклетки желточные клетки.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Подцарство Простейшие, или Одноклеточные (Protozoa).....	32
Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora).....	40
Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora)	40
Подтип Опалины (Opalinata).....	53
Подтип Саркодовые (Sarcodina).....	54
Класс Корненожки (Rhizopoda).....	54
Класс Радиоларии или Лучевики (Radiolaria).....	61
Класс Солнечники (Heliozoa)	64
Тип Апикомплексы (Apicomplexa).....	65
Класс Споровики (Sporozoea).....	67
Тип Миксоспоридии (Muxozoa)	77
Тип Микроспоридии (Microspora).....	79
Тип Асцитоспоридии (Ascetospora).....	80
Тип Лабиринтулы (Labyrinthomorpha)	80
Тип Инфузории (Ciliophora)	81
Происхождение, филогения и экологическая радиация простейших.....	91
Значение простейших в природе и жизни человека	94
Темы для обсуждения.....	98
Подцарство Многоклеточные (Metazoa)	99
Проблема происхождения многоклеточных	100
Надраздел I. Фагоцителлообразные (Phagocytellozoa).....	105
Тип Пластинчатые (Placozoa).....	106
Надраздел II. Паразои (Parazoa).....	108
Тип Губки (Porifera, или Spongia).....	108
Филогения губок.....	119
Темы для обсуждения	120
Надраздел III. Эуметазои (Eumetazoa)	120
Раздел 1. Лучистые (Radiata).....	121
Тип Кишечнополостные (Coelenterata)	122
Класс Гидроидные (Hydrozoa).....	122
Класс Сцифоидные (Scyphozoa).....	136
Класс Коралловые полипы (Anthozoa)	141
Биологическое и практическое значение кишечнополостных	150
Филогения и экологическая радиация кишечнополостных	151
Тип Гребневики (Stenophora).....	152
Филогения и экологическая радиация гребневиков	159
Темы для обсуждения	160

Раздел 2. Билатеральные (Bilateria).....	161
Подраздел Бесполостные (Acoelomata)	161
Тип Плоские черви (Plathelminthes).....	162
Класс Ресничные черви или Планарии (Turbellaria)	163
Класс Сосальщики (Trematoda).....	172
Класс Моногенеи (Monogenea)	184
Класс Ленточные черви (Cestoda)	188
Филогения плоских червей и происхождение паразитизма	202
Темы для обсуждения	204
Тип Круглые, или Первичнополостные черви (Nemathelminthes).....	205
Подтип немательминты (Nemathelminthes).....	206
Подтип Коловратки (Potifera).....	206
Подтип Головохоботные (Cephalorhyncha).....	206
Подтип Скребни (Acanthocephala)	207
Класс Брюхоресничные, или Гастротрихи (Gastrotricha)	207
Класс Нематоды (Nematoda).....	208
Класс Коловратки (Rotatoria).....	223
Класс Киноринхи (Kinorhyncha).....	227
Класс Приапулиды (Priapulida)	228
Класс Волосатики (Nematomorpha)	229
Класс Скребни (Acanthocephala)	231
Филогения и экологическая радиация первичнополостных	232
Темы для обсуждения	237
Тип Немертины (Nemertini).....	239
Подраздел Целомические (Coelomata)	240
Надтип Трохофорные (Trochozoa).....	241
Тип Кольчатые черви (Annelida)	241
Класс Первичные кольчецы (Archiannelida)	243
Класс Многощетинковые (Polychaeta)	244
Класс Малощетинковые (Oligochaeta)	258
Класс Пиявки (Hirudinea).....	264
Класс Эхиуриды (Echiurida).....	268
Класс Сипункулиды (Sipunculida)	270
Филогения и экологическая радиация кольчатых червей	270
Темы для обсуждения	276
Тип Моллюски (Mollusca)	276
Подтип Боконервные (Amphineura)	279
Класс Панцирные (Polyplacophora)	279
Класс Беспанцирные (Aplacophora)	283
Подтип Раковинные (Conchifera).....	285
Класс Моноплакофоры (Monoplacophora)	286
Класс Брюхоногие (Gastropoda).....	288
Класс Двустворчатые (Bivalvia).....	304

Класс Лопатоногие (Scaphopoda).....	321
Класс Головоногие (Cephalopoda)	322
Филогения типа моллюсков и пути их экологической радиации.....	337
Темы для обсуждения.....	340
Тип Членистоногие (Arthropoda).....	341
Подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha)	345
Класс Трилобиты (Trilobita)	345
Подтип Жабродышащие (Branchiata)	348
Класс Ракообразные (Crustacea).....	348
Подкласс Жаброногие (Branchiopoda)	361
Подкласс Цефалокариды (Cephalocarida)	365
Подкласс Максиллоподы (Maxillopoda)	366
Подкласс Ракушковые ракообразные (Ostracoda)	372
Подкласс Высшие раки (Malacostraca).....	374
Темы для обсуждения.....	383
Подтип Хелицеровые (Chelicerata)	385
Класс Мечехвосты (Xiphosura).....	387
Класс Ракоскорпионы, или Гигантские щитни (Gigantostaca)....	389
Класс Паукообразные (Arachnida)	391
Филогения и экологическая радиация хелицеровых	408
Темы для обсуждения.....	412
Подтип Трахейнодышащие (Tracheata).....	413
Надкласс Многоножки (Myriapoda).....	414
Класс Симфилы (Symphyla)	415
Класс Пауроподы (Pauropoda).....	416
Класс Двупарноногие (Diplopoda)	417
Класс Губоногие (Chilopoda).....	420
Филоген и экологическая радиация многоножек	423
Темы для обсуждения	425
Надкласс Шестиногие (Hexapoda)	426
Класс Насекомые скрыточелюстные (Insecta-Entognatha)	426
Класс Насекомые открыточелюстные (Insecta-Ectognatha)	429
Развитие насекомых	453
Классификация класса насекомых (Insecta-Ectognatha).....	466
Значение насекомых в природе и жизни человека	515
Филогения и экологическая радиация шестиногих	527
Темы для обсуждения	529
Тип Онихофоры (Onychophora)	531
Происхождение и филогения членистоногих	534
Надтип Вторичноротые (Deuterostomia).....	538

Тип Иглокожие (Echinodermata)	539
Подтип Прикрепленные (Pelmatozoa)	554
Класс Морские лилии (Crinoidea)	554
Подтип Подвижные (Eleutherozoa)	555
Класс Морские звезды (Asteroidea)	555
Класс Офиуры, или Змеехвостки (Ophiuroidea)	556
Класс Морские ежи (Echinoidea)	557
Класс Голотурии (Holothurioidea)	558
Филогения и экологическая радиация иглокожих	560
Темы для обсуждения	562
Тип Погонофоры (Pogonophora)	562
Тип Щупальцевые (Tentaculata)	564
Класс Мшанки (Bryozoa)	565
Класс Плеченогие (Brachiopoda)	567
Тип Щетинкочелюстные (Chaetognatha)	570
Этапы филогении животного мира	572
Словарь терминов и понятий	578

Учебное издание

Шарова Инесса Христиановна
ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Зав. редакцией *АН. Соколов*
 Редактор *Т. В. Григорьева* Зав.
 художественной редакцией *И. А. Пшеничников*
 Художник обложки *Ю.В. Токарев*
 Оригинальные рисунки выполнены автором,
 а также *В.А. Свешниковым* и *К.В. Макаровым*
 Компьютерная верстка *М.А. Одинцова*
 Корректор *О.И. Кизленко*

Отпечатано с диапозитивов, изготовленных ЗАО
 «Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС».

Лицензия ИД № 03185 от 10.11.2000.
 Гигиеническое заключение № 77.99.2.953.П.13882.8.00 от 23.08.2000.
 Подписано в печать 07.06.99. Формат 70х100/16. Печать офсетная.
 Бумага газетная. Усл. печ. л. 48,1. Тираж 20 000
 экз. (2-й завод 10 001-20 000 экз.). Зак. № 487.

«Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС».
 117571, Москва, просп. Вернадского, 88,
 Московский педагогический государственный университет.
 Тел. 437-11-11, 437-25-52, 437-99-98; тел./факс 932-56-19.
 E-mail: vlados@dol.ru <http://www.vlados.ru>

ООО «Полиграфист». 160001, Россия, г.
 Вологда, ул. Челюскинцев, 3.

В учебнике отражена современная система животного мира, дана картина биоразнообразия животных, включены новые данные по функциональной морфологии, проблемам экологии, эволюции животных и их значению в природе и жизни человека. Учебник предназначен для студентов, преподавателей, учителей и широкого круга биологов.



Автор учебника **ИНЕССА ХРИСТИАНОВНА ШАРОВА** — доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета, создала ряд учебников и учебных пособий для средней и высшей школы по зоологии, экологической морфологии и проблемам эволюции.

ISBN 5-691-00332-1



ГУМАНИТАРНЫЙ
ИЗДАТЕЛЬСКИЙ
ЦЕНТР
ВЛАДОС