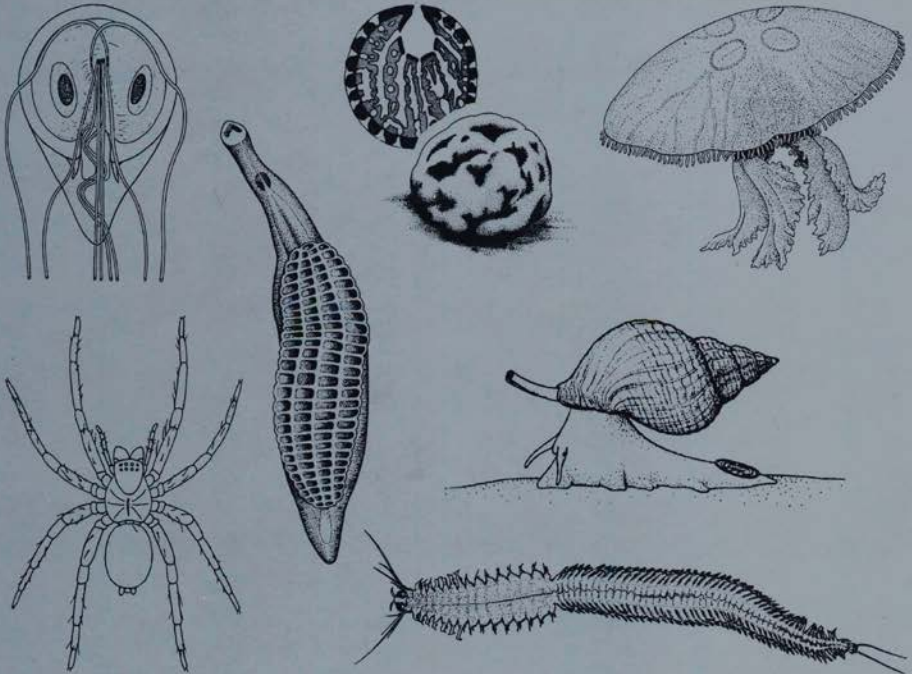


КУЛИЕВА Х.Ф.

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ:

конспект лекций



БАКУ - 2017

**БАКИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ**

**БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
КАФЕДРА ЗООЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

КУЛИЕВА Х.Ф.

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

для обучения по программам подготовки студентов очной и
заочной формы бакалавриата – 05.05.05 Биологические науки

Б А К У - 2017

УДК 592(075)

Рецензенты:

Институт зоологии НАН Азербайджана
Экспертная комиссия Издательского совета БФ БГУ

Кулиева, Х.Ф. Зоология беспозвоночных: конспект лекций.- Баку, Изд-во “Zərdabi LTD” MMC, 2017.- 296 с.

Рассмотрена современная классификация беспозвоночных животных. Представлена характеристика внешнего и внутреннего строения животных с разными уровнями организации. Прослежены эволюционные и адаптивные изменения в строении живых организмов. Особо уделено внимание вопросам развития животных, их филогении.

Предназначено студентам направления 050505 «Биология».

Рекомендовано к изданию Учебно-методическим советом (*протокол № 14 от 30.11.2016 г.*) и Научным советом Биологического факультета БГУ (*протокол № 03 от 19.12.2016 г.*).

ISBN 978 9952 504 91 0

© Х.Ф. Кулиева
© “Zərdabi LTD”MMC, 2017

О Г Л А В Л Е Н И Е

ВВЕДЕНИЕ	
ЛЕКЦИЯ 1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЗООЛОГИИ.	
СИСТЕМЫ ЖИВОТНОГО МИРА.....	
1.1. Предмет и задачи зоологии.....	
1.2. Основные этапы и направления развития зоологии....	
1.3. Системы животного мира.....	
1.4. Современная зоологическая классификация.....	
ЛЕКЦИЯ 2. ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ (<i>PROTOZOA</i>).	
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.....	
2.1. История изучения.....	
2.2. Морфофункциональные особенности одноклеточных животных.....	
2.3. Классификация простейших.....	
ЛЕКЦИЯ 3. СТРОЕНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПРОСТЕЙШИХ.	
3.1. Простейшие с организацией корненожек и жгутиконосцев (<i>Sarcomastogophora</i>).....	
3.2. Альвеолярные простейшие – типы <i>Sporozoa</i> <i>Ciliophora</i>	
3.3. Обособленные группы простейших – типы <i>Cnidosporidia</i> , <i>Microsporidia</i>	
Темы для самостоятельного изучения	
Контрольные вопросы	
ЛЕКЦИЯ 4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ (<i>METAZOA</i>).	
4.1. Характеристика многоклеточных животных.....	
4.2. Происхождение многоклеточных животных.....	
4.3. Размножение и развитие многоклеточных животных..	
4.4. Классификация многоклеточных животных.....	
ЛЕКЦИЯ 5. МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ: ПЛАСТИНЧАТЫЕ ЖИВОТНЫЕ И ГУБКИ. СТРОЕНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ. КЛАССИФИКАЦИЯ	
5.1. Тип Пластинчатые (<i>Placozoa</i>).....	
5.2. Тип Губки (<i>Spongia</i>).....	
ЛЕКЦИЯ 6. КЛАССИФИКАЦИЯ РАДИАЛЬНО СИММЕТРИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ КНИДАРИЙ	
6.1. Общая характеристика <i>Radiata</i>	
6.2. История изучения стрекающих животных.....	

6.3. Общая характеристика типа Кишечнополостные (<i>Coelenterata</i>).....	
6.4. Классификация Кишечнополостных.....	
6.5. Строение и размножение полипов.....	
6.6. Строение и размножение медуз.....	
Тема для самостоятельного изучения.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 7. КЛАССИФИКАЦИЯ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ. ПАРЕНХИМАТОЗНЫЕ ЖИВОТНЫЕ. ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ(<i>PLATHELMINTHES</i>).....	
7.1. Общая характеристика <i>Bilateria</i>	
7.2. Классификация билатеральных животных.....	
7.3. Общая характеристика плоских червей.....	
7.4. Внешнее и внутреннее строение.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 8. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ.	
8.1. Строение половой системы плоских червей.....	
8.2. Развитие плоских червей.....	
Тема для самостоятельного изучения.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 9. ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ ЧЕРВИ (<i>NEMATHELMINTHES</i>): СТРОЕНИЕ, РАЗВИТИЕ. ТИП НЕМЕРТИНЫ: ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ.....	
9.1. Классификация первичнополостные червей.....	
9.2. Класс Брюхоресничные черви (<i>Gastrotricha</i>).....	
9.3. Класс Нематоды (<i>Nematoda</i>).....	
9.4. Класс Киноринхи (<i>Kinorhyncha</i>).....	
9.5. Класс Волосатики (<i>Nematomorpha</i>).....	
9.6. Класс Коловратки (<i>Rotatoria</i>).....	
9.7. Тип Скребни (<i>Acanthocephales</i>).....	
9.8 Тип Немертины (<i>Nemertini</i>).Особенности строения....	
Темы для самостоятельного изучения.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 10. ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ. КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ: ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ.....	
10.1. Общая характеристика типа.....	
10.2. Классификация типа.....	
10.3. Внешнее строение.....	
10.4. Внутреннее строение.....	

Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 11. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ. ЗНАЧЕНИЕ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЛЕНИСТОНОГИХ.....	
11.1. Строение половой системы полихет.....	
11.2. Эмбриональное развитие.....	
11.3. Постэмбриональное развитие.....	
11.4. Размножение и развитие олигохет.....	
11.5. Размножение и развитие пиявок.....	
11.6. Значение кольчатых червей.....	
11.7. Общая характеристика типа <i>Arthropoda</i>	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 12. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ ЖИВОТНЫЕ: КЛАССИФИКАЦИЯ. СТРОЕНИЕ РАКООБРАЗНЫХ.....	
12.1. Классификация типа <i>Arthropoda</i>	
12.2. Подтип <i>Branchiata</i>	
12.3. Внешнее и внутреннее строение.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 13. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ РАКООБРАЗНЫХ. КЛАССИФИКАЦИЯ.....	
13.1. Строение половой системы.....	
13.2. Развитие.....	
13.3. Классификация.....	
13.4. Характерные особенности подклассов <i>Crustacea</i>	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 14. ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ(<i>TRACHEATA</i>): ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА. КЛАССИФИКАЦИЯ. СТРОЕНИЕ МНОГОНОЖЕК.....	
14.1. Общая характеристика трахейнодышащих.....	
14.2. Классификация многоножек.....	
14.3. Внешнее и внутреннее строение.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 15. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ НАСЕКОМЫХ. РАЗМНОЖЕНИЕ.....	
15.1. Внешнее строение.....	
15.2. Внутреннее строение.....	
Темы для самостоятельного изучения.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 16. РАЗВИТИЕ НАСЕКОМЫХ. КЛАССИФИКАЦИЯ. ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДОВ. ЗНАЧЕНИЕ.....	

16.1. Эмбриональное развитие.....	
16.2. Постэмбриональное развитие.....	
16.3. Классификация насекомых.....	
16.4. Характеристика отрядов.....	
Темы для самостоятельного изучения.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 17. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХЕЛИЦЕРОВЫХ.	
КЛАССИФИКАЦИЯ. СТРОЕНИЕ МЕЧЕХВОСТОВ И	
ПАУКООБРАЗНЫХ. ФИЛОГЕНИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ..	
17.1. Общие признаки хелицеровых членистоногих.....	
17.2. Класс Мечехвосты (<i>Xiphosura</i>).....	
17.3. Паукообразные (<i>Arachnida</i>).....	
17.4. Классификация паукообразных.....	
17.5. Филогения членистоногих.....	
Тема для самостоятельного изучения.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 18. СТРОЕНИЕ ОНИХОФОР И МОЛЛЮСКОВ.	
ПРИЗНАКИ И КЛАССИФИКАЦИЯ.....	
18.1. Внешнее и внутреннее строение <i>Onychophora</i>	
18.2. Общая характеристика типа <i>Mollusca</i>	
18.3. Классификация моллюсков.....	
18.4. Внешнее строение (<i>Amphineura, Conchifera</i>).....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 19. ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ.....	
19.1. Внутреннее строение (<i>Amphineura, Conchifera</i>).....	
19.2. Размножение и развитие моллюсков.....	
19.3. Филогения типа <i>Mollusca</i>	
Тема для самостоятельного изучения.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 20. СТРОЕНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ	
ЩУПАЛЬЦЕВЫХ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	
ВТОРИЧНОРОТЫХ ЖИВОТНЫХ.....	
20.1. Общая характеристика <i>Tentaculata</i>	
20.2. Внешнее и внутреннее строение мшанок (<i>Bryozoa</i>).....	
20.3. Внешнее и внутренне строение плеченогих	
(<i>Brachiopoda</i>).....	
20.4. Характеристика вторичноротых животных.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 21. ВТОРИЧНОРОТЫЕ ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ:	
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И КЛАССИФИКАЦИЯ	
ИГЛОКОЖИХ: ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ....	

21.1. Тип Иглокожие (<i>Echinodermata</i>).....	
21.2. Внешнее строение иглокожих.....	
21.3. Внутреннее строение иглокожих.....	
21.4. Эмбриональное и постэмбриональное развитие.....	
Темы для самостоятельного изучения.....	
Контрольные вопросы.....	
ЛЕКЦИЯ 22. СТРОЕНИЕ ГЕМИХОРДОВЫХ, ПОГОНОФОР	
И ЩЕТИНКЧЕЛЮСТНЫХ. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ	
ЭВОЛЮЦИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ.....	
22.1. Тип <i>Hemichordata</i>	
22.2. Строение гемихордовых.....	
22.3. Тип <i>Pogonophora</i>	
22.4. Классификация и строение.....	
22.5. Строение щетинкочелюстных (<i>Chaetognatha</i>).....	
22.6. Основные этапы эволюции беспозвоночных	
животных.....	
Контрольные вопросы.....	
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	

ВВЕДЕНИЕ

Зоология - наука о животных. Зоология изучает строение, жизнедеятельность, развитие животных, их связи с окружающей средой, их происхождение и эволюцию. Традиционно курс зоологии подразделяется на две дисциплины - зоология беспозвоночных и зоология позвоночных. Зоология беспозвоночных включает основную часть филогенетического древа животных. Это делает дисциплину важной ступенью биологического образования, призванной заложить фундамент в формирование эволюционного мировоззрения. В настоящее время зоология имеет целый спектр направлений развития, наиболее перспективные из которых связаны с молекулярными и генетическими методами. В основу данного курса лекций положены классические учебники по зоологии беспозвоночных различных (В.А. Догель, А.А. Заварзин, В.Н. Беклемишев, Ф.Ф. Натали, И.Х. Шарова, Э. Рупперт, В.Вестхайде и Р.Ригера.) авторов. В курсе лекций «Зоология беспозвоночных» рассматриваются следующие вопросы:

1) Становление и развитие зоологии. Описываются этапы накопления знаний о животных различных таксономических групп, возникновение и формирование направлений биологических наук, а также вклад отечественных ученых в развитие зоологии беспозвоночных в нашей стране.

2) Морфология и анатомия животных. Выявляются особенности организации, проводится обобщение направлений структурных преобразований организмов.

3) Особенности эмбрионального и постэмбрионального развития. Подчеркивается многообразие форм размножения и метаморфоза в зависимости от образа жизни и среды обитания организмов.

4) Разнообразие и систематика животных. Большое внимание уделяется многообразию представителей патогенной фауны, хозяйственно важных видов, а также ключевым с эволюционной точки зрения группам животных.

5) Эволюция и филогения. Рассматриваются пути эволюционного развития, выделяются основные этапы усложнения организации систем.

6) Экологическая роль беспозвоночных животных в биосфере. В том числе их опасность для здоровья человека и животных, значение в почвенных, водных и наземных экосистемах, а также участие в процессах поддержания гомеостаза окружающей среды.

Курс состоит из 22 лекций, рассчитан на 45 часов для преподавателей биологии и из 15 лекций – 30 часов для биологов.

ЛЕКЦИЯ 1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЗООЛОГИИ. СИСТЕМЫ ЖИВОТНОГО МИРА

1.1. Предмет и задачи зоологии

Объектом изучения зоологии являются животные, которые представляют особое царство живых существ на Земле. Со времен Аристотеля, господствовало традиционное разделение живого на 2 царства – животные и растения. В настоящее время принято подразделять мир живых существ на 2 надцарства: безъядерные, или прокариоты (*Procaryota*) и ядерные, или эукариоты (*Eucaryota*). Среди надцарства прокариот выделяют царства архибактерий (*Archaeobacteria*) – без липидной мембраны и бактерий (*Eubacteria*) – с двухслойной липидной мембраной. Эукариот чаще всего подразделяют на 3 царства: растений, грибов и животных. Животные и грибы относятся к гетеротрофным организмам, питающимся готовыми органическими веществами. Растения – автотрофы. Но при этом указанные типы различия по питанию носят относительный характер, так как имеются и переходные формы. Поэтому некоторые ученые вслед за Э.Геккелем (XIX век) выделяют еще дополнительное царство эукариот – протистов (*Protista*), к которым относят одноклеточных животных, водорослей и низшие группы грибов.

Чем 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. Клетки

животных отличаются от таковых растений и грибов отсутствием твердой (целлюлозной или хитиной) оболочки. Животным свойствен активный метаболизм, ограниченный рост тела и сложное строение у высших форм, обладающих различными системами органов, такими как двигательная, пищеварительная, выделительная, кровеносная, дыхательная, половая, нервная.

Видовой состав животного мира Земли изучен еще не в полной мере. В настоящее время известно более 2 млн. видов животных, предполагается, что число видов, населяющих нашу планету, значительно больше и составляет, по разным представлениям, от 4 до 10 млн.

Численность и биомасса животных на земле не поддаются исчислению. Огромные скопления образуют крупные животные. Особенно многочисленны мелкие животные, кровососущие двукрылые. Распределение животных в биосфере Земли связано с заселением ими разных 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. **Биоценоз** – составная часть **биогеоценоза**, под которым понимается однородный участок земной поверхности, характеризующийся определенными абиотическими условиями (почвой, климатом, химическими компонентами и др.) и комплексом организмов. Среда существования животных в однотипных биогеоценозах называется биотопом, т.е. почвенно-растительные и климатические условия определенного типа.

Каждому виду свойственна определенная **экологическая ниша**, которая характеризует положение вида в биоценозе, включая его место и функциональную роль в экосистеме.

В зоологии принято классифицировать **жизненные формы** (морфофункциональные особенности, формирующие общий облик) животных. Напр., животные, обитающие в водоемах по приспособлениям к обитанию в разных ярусах подразделяются на жизненные формы: *нейстон* – обитатели поверхности воды, *планктон* – пассивно передвигающиеся или «парящие» в толще воды, нектон – активно плавающие животные, *бентос* – обитатели дна водоемов.

Среди почвообитающих животных различают: *эпибиос* – поверхностнообитающие, *стратобиос* – обитатели подстилки, *геобиос* – в толще почвы.

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

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

Современный животный мир является результатом длительной эволюции животных, существовавших в предыдущие эпохи жизни Земли. Происхождение отдельных групп животных и их эволюция изучаются на основании данных не только палеонтологии, но и сравнительной анатомии и эмбриологии современных животных. В последние годы привлекаются биохимия и экспериментальная зоология.

Основы современной теории эволюции заложил Ч. Дарвин, который доказал, что эволюционные изменения являются приспособлениями к изменившимся условиям среды. Они возникают и развиваются в результате естественного отбора. Предпосылкой эволюции является наследственная изменчивость организмов.

К середине XX века на базе дарвинизма и достижений в области генетики и экологии сформировалась синтетическая теория эволюции. Согласно новым представлениям выделяют две группы факторов эволюции: 1) изменяющие генофонд популяций не направленно, случайно (мутации, комбинации, изоляция и др.), и 2) определяющие адаптивную направленность эволюции (естественный отбор и борьба за существование). Эволюция крупных систематических групп называется макроэволюцией, внутривидовая дифференциация популяций – микроэволюцией.

Филогения животного мира отражает процессы макроэволюции. Основными законами филогенетического развития являются:

- Эволюция – в основном процесс монофилетический, т.е. развитие происходит от одного общего корня.
- Образование новых систематических групп происходит путем дивергенции – исторического процесса расхождения признаков. Часть признаков в разных систематических группах может возникать путем параллелизма или конвергенции.
- Животный организм представляет собой единое целое, в котором все части и органы взаимосвязаны. Когда в процессе эволюции изменяется строение и функции одного органа, то это вызывает коррелятивные изменения в других органах – закон корреляции или соотносительного развития.
- Эволюция – процесс необратимый, как всякое развитие.

- Эволюция организмов всегда сопровождается дифференциацией частей и органов.

- В эволюции животных имеет место олигомеризация (уменьшение числа) гомологичных органов. Уменьшение числа органов сопровождается прогрессивной морфологической и функциональной их дифференцировкой.

- Эволюция характеризуется адаптивной направленностью. Биологический прогресс – это адаптивная эволюция, он приводит к процветанию таксона. Критериями биологического прогресса являются: видовое разнообразие, высокая численность, широкий спектр занимаемых экологических ниш. Основные пути биологического прогресса, по А. Н. Северцеву: ароморфоз, идиоадаптация, дегенерация.

- Эволюция видов сопровождается изменением онтогенеза и жизненных циклов в связи с возникновением новых адаптаций.

- Филогенетическое изменение гомологичных органов происходит от исходного (*плезиоморфного*) состояния у предков к эволюционно продвинутому (*апоморфному*) состоянию у потомков.

- Соотношение индивидуального и исторического развития видов отражает биогенетический закон о соотношениях между онтогенезом и филогенезом.

- Эволюция видов происходит сопряжено в составе биоценозов. Результаты коадаптивной эволюции прослеживаются в биоценологических взаимоотношениях между видами.

В задачи зоологии входит изучение внешнего и внутреннего строения животных, их жизнедеятельности, индивидуального и исторического развития, взаимоотношений с другими животными, а также выявление зависимости жизни животных от внешних условий среды обитания, законо-

мерностей, географического распространения животных и др.

1.2. Основные этапы и направления развития зоологии

История зоологии тесно связано с развитием человеческого общества, уровнем цивилизации, основными направлениями практической деятельности. 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», «Возникновение животных», «О частях животных». Он описал около 520 видов и создал первую систему, в которой подразделил всех животных на 2 группы: с кровью и без крови. 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). Бескровные животные Аристотель подразделил на 4 группы: мягкотелые (головоногие), мягкоскорлупные (ракообразные), насекомые (хелицеровые и трахейные) и черепокожные (раковинные моллюски и иглокожие). Следует отметить, что большую ценность представляют труды Аристотеля по анатомии животных – он впервые написал 7 атласов, кроме того, он впервые описал жевательный аппарат иглокожих («аристотелев фонарь»), улитку во внутреннем ухе млекопитающих, рудиментарный глаз у крота и др.

В Древнем Риме написана «Естественная история» Гай Плиния Старшего (23–79 гг. до н. э.). Средние века характеризуются немногочисленными зоологическими познаниями. Лишь в 15 веке, в эпоху Возрождения, развивается естествознание, и зоология в частности. Происходит накопление сведений о многообразии животных, их строении, образе жизни. Изобретение микроскопа Антони Левенгуком положило начало изучению микромира.

В конце XVII и первой половине XVIII века закладываются основы системы животного мира. Дж. Рей ввел понятие «вид». В конце XVIII и начале XIX века Ж. Кювье разработал основы сравнительной анатомии животных, он сформулировал принцип корреляции, развил учение о целостности организации животных. В первой половине XIX века в зоологии появляется идея исторического развития животного мира (работы Ж. Сент-Илера, Ж. Б. Ламарка), научно обоснованная эволюционная теория Ч. Дарвина. Под влиянием дарвинизма во второй половине XIX века развиваются эволюционные направления в зоологии (биогенетический закон Э. Геккеля и Ф. Мюллера; эволюционная эмбриология – И. И. Мечников, А. О. Ковалевский; эволюционная палеонтология – В. О. Ковалевский; эволюционная физиология животных – И. И. Сеченов; филогения и эволюционная систематика – Э. Геккель).

В XX веке возрастает число и объем фаунистических исследований, широко используются в зоологии разнообразные методы исследований (электронная микроскопия, биохимические и биофизические методы и др.). Зоология превратилась в сложную систему дисциплин.

В Азербайджане изучение фауны началось в 1770-1773 гг. с приездом сюда С.Гмелина. Животный мир Азербайджана изучали известные исследователи Менетрие, Гогенакер, Радде, Бэр, Гримм, Кесслер. Ими были описаны новые виды. Со второй половины XIX века сотрудниками

Кавказского музея, который был организован в 1867 г. В г.Тифлисе исследовалась фауна отдельных губерний Азербайджана, выяснилось вредоносность ряда видов, грызунов, саранчовых и др. животных в сельском хозяйстве. Азербайджан – одна из окраин Российской империи – не располагал собственными научными кадрами, отсутствовали по сути дела и специальные учреждения, в которых могли бы проводиться какие-либо планомерные исследования, в том числе зоологические. В 1920 г. В Азербайджане существовало маломощное стационарное зоологическое учреждение – Бакинская ихтиологическая станция, основанная в 1912 г. И не сумевшая развернуть должные исследования. Начали функционировать Бакинский (1909) и Елизаветпольско-Закатальский (1916) временные энтомологические кабинеты, Бакинско-Дагестанское бюро защиты растений (1916) занималось организацией борьбы с саранчой и грызунами. Расположенная вблизи г.Гянджи Зурнабадская противочумная станция (1902) лишь частично изучала паразитарные заболевания домашнего скота. Кафедра зоологии Азгосуниверситета, организованная накануне победы Советской власти в апреле 1920 г., пережила в то время период становления отделения Закавказского филиала АН СССР, был создан Сектор зоологии. Сектор состоял из 2-х секций – наземной и водной фауны. Руководителем Сектора и секции наземной фауны являлся проф. В.С.Ельпатыевский, секретарем М.А.Ахмедов, а секцию водной фауны возглавлял проф.А.Н.Державин, научные сотрудники – А.Н.Ализаде, А.И.Аргиропуло, А.В. Богачев. В результате интенсивной работы этих ученых уже в 50-е годы были опубликованы крупные монографии «Животный мир Азербайджана» и «Вредители сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними в условиях Азербайджана», в которых обобщены первые итоги зоологических исследований.

1.3. Системы животного мира

Системы животного мира подразделяют на *искусственные* и *естественные системы*. Искусственные системы животного мира.

Аристотель. Известных животных (около 520) Аристотель разделил на две группы – животных с кровью и животных без крови. Среди первых Аристотель выделил 5 групп, вторых – 4.

Карл Линней. Он описал и систематизировал свыше 4 тыс. видов животных. Разделил всех животных на 6 классов: млекопитающие, птицы, рыбы, гады, насекомые, черви. К. Линней ввел соподчиненное, иерархическое расположение систематических категорий, бинарную номенклатуру, правило авторского приоритета. Защищал идею постоянства видов, по своим взглядам креационист.

Жорж Кювье. Животных подразделил на четыре типа (4 ветви строения), внутри которых выделил классы: позвоночные (4 класса), членистые (4 класса), лучистые (5 классов) и мягкотелые (6 классов). По его мнению, между выделенными типами связи нет и не было. Ввел в систематику категорию «тип». Кювье был креационистом, сторонником постоянства видов.

Естественные системы животного мира. В первой половине XIX века появляется идея исторического развития животного мира. *Э. Ж. Сент-Илер* развивал идею изменчивости видов под влиянием факторов среды.

Ж. Б. Ламарк. С его именем связано появление первой научной теории эволюции органического мира. Факторами эволюции, по Ламарку, являются: изменчивость под влиянием внешней среды, наследуемость приобретенных свойств, стремление к прогрессу и самоусовершенствованию. Ж. Б. Ламарк ввел понятие беспозвоночные и позвоночные животные, беспозвоночных животных сгруппиро-

вал в 10 классов, позвоночных – в 4 класса. Все классы животных Ламарк расположил по 6 ступеням в порядке усложнения их организации.

Ч. Дарвин внес существенный вклад в развитие зоологии. Им создана эволюционная теория. Основным фактором эволюции он считал естественный отбор.

Систематика – наука о разнообразии живой материи, занимается классификацией организмов для построения системы, отражающей их родственные, или генеологические связи. Систематические категории подразделяются на основные, дополнительные (промежуточные) и вспомогательные. Основными категориями являются: вид (*species*), род (*genus*), семейство (*familia*), отряд (*ordo*), класс (*classis*), тип (*phylum*). Название вида, установленное по правилам «Международного кодекса зоологической номенклатуры», считается обязательным для всех. Дополнительные названия – с приставками *над-* или *под-*, связаны с основными: надкласс, подкласс и т. д. Вспомогательными являются: царство, подцарство, раздел, подраздел, группа.

Характеристика типов животных включает план строения, т.е. особенности симметрии и общей морфологической архитектоники. *Симметрия животных* имеет непосредственное отношение к характеру приспособленности животных к условиям существования. В сравнительной морфологии используют 3 главных элемента симметрии: центр симметрии, ось симметрии и плоскость симметрии. В основном известно 2 типа симметрии – вращательная (радиальная) и поступательная (двухсторонняя). Но при этом имеются модификации этих типов. Если тело вращается вокруг центра симметрии, то через центр симметрии можно провести множество осей и плоскостей симметрии. Если же тело вращается вокруг одной гетерополярной оси, то через эту ось можно провести столько плоскостей, сколько антимер имеет данное тело. Например, у шестиу-

чевых кораллов будет вращательная симметрия шестого порядка. У поступательной симметрии характерным элементом являются метамеры (*мета*- один за другим, *мер* – 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 выражена у кольчецов.

1.4. Современная зоологическая классификация

В настоящее время царство животных (*Animalia*) подразделяют на три подцарства (*Parazoa*, *Mesozoa*, *Eumetazoa*) (Макросистема животных, принятая в проекте «Systema Naturae, 2000») либо на два подцарства (*Prometazoa*, *Eumetazoa*) (Система современных таксонов многоклеточных по В. В. Малахову, 2003), включающие свыше 30 типов.

В прежних системах выделяли подцарства простейших (*Protozoa*) и многоклеточных животных (*Metazoa*). Однако среди простейших имеются формы, сходные с растениями, подобными животным, занимающие промежуточное положение между животными и растениями. Они входят в состав нескольких царств либо их рассматривают в составе эукаритических организмов – царства протистов (*Protista*). Это царство включает организмы, ранее рассматривавшиеся как простейшие (некоторые одноклеточные организмы). Сюда же вошли водоросли и некоторые группы, относимые ранее к грибам.

Строение протист (одноклеточных животных, в частности) чрезвычайно разнообразно. Это находит отражение в выделении внутри царства *Protista* групп организмов с различными планами строения. Поиск объективных под-

ходов к построению системы организмов продолжается. В соответствии с системой Лидэла (Leedale, 1974) только жгутиконосцев подразделяют на семь царств.

В соответствии с системой А.В.Иванова многоклеточные животные подразделены на 3 надраздела: 1. Фагоцителлозои, или фагоцителлообразные (*Phagocytellozoa*)-сюда относятся самые примитивные многоклеточные животные со слабой дифференциацией клеток; 2) Паразои – *Parazoa* – это также низкоорганизованные многоклеточные животные, с большим разнообразием клеток, однако без оформленных органов и тканей; 3) Настоящие многоклеточные – *Eumetazoa* представляет собой высших многоклеточных животных с дифференцированными клетками и органами.

Этот надраздел, т.е. настоящие многоклеточные животные выделяются на 2 раздела – Лучистые (*Radiata*) и Двустороннесимметричные (*Bilateria*). Лучистые обладают радиальной симметрией, т.е. через тело этих животных можно провести несколько плоскостей, делящих его на одинаковые участки с повторяющимися органами. Этот тип симметрии свойствен малоподвижным и прикрепленным организмам. Они двухслойные – эктодерма и энтодерма. Тело билатерально симметричных животных (*Bilateria*) можно подразделить лишь одной плоскостью на 2 симметричные половины, и они относятся к трехслойным животным, у которых все органы развиваются из трех зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы.

Раздел билатеральных животных включает 2 подраздела: бесполостных (*Acoelomata*) и вторичнополостных (*Coelomata*). У первых промежутки между органами заполнены паренхиматозными клетками, а у вторых имеется вторичная полость тела, выстланная мезодермальным эпителием. По системе А.В.Иванова к целомическим живот-

ным относятся 2 группы: первичноротые (*Protostomia*) и вторичноротые (*Deuterostomia*). К первым относятся – кольчатые черви, моллюски, членистоногие и онихофоры, ко вторым – иглокожие, полухордовые, хордовые. Щупальцевые, погонофоры, щетинкочелюстные занимают промежуточное положение между первичноротыми и вторичноротыми, их условно относят к первичноротым целомическим животным.

Контрольные вопросы

1. Предмет и задачи зоологии.
2. Классификация зоологии по предметам и объектам исследования.
3. Основные законы филогенетического развития животного мира.
4. Этапы и направления развития зоологии.
5. Системы животного мира Аристотеля, К. Линнея, Ж. Б. Ламарка, Ж. Кювье.
6. Естественные системы животного мира.
7. Систематические категории. Современная зоологическая классификация.

ЛЕКЦИЯ 2. ПОДЦАРСТВО ПРОСТЕЙШИЕ (*PROTOZOA*). ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

2.1. История изучения

Одноклеточные животные населяют разнообразные среды. Большинство встречается в пресных и соленых водоемах, часть видов обитает в почве, множество ведет паразитический образ жизни.

В настоящее время известно свыше 39 тыс. видов. Изучение простейших началось значительно позже, чем изучение большинства других групп животных. Первооткрывателем этих животных стал А. Левенгук (1632–1723), который описал и зарисовал различных простейших и назвал их *animalcula*. В 1718 г. Жабло изучал строение инфузорий. Амебы открыты Р. Розенхофом в 1755 г. К. Линней в своей «Системе природы» (1759 г.) всех ему известных простейших объединил в один род, который назвал *Chaos infusorium*.

О. Ф. Мюллер в труде «*Animalcula infusoria*» (1770 г.) приводит описание 377 видов микроскопических организмов, главным образом простейших. Воззрения исследователей на простейших в XVIII и начале XIX века носили противоречивый характер. Х. Эренберг считал, что простейшие это сложно организованные существа, обладающие различными системами органов, отличаются от других животных размерами. Ф. Дюжарден, напротив, утверждал, что простейшие не обладают никакой внутренней организацией, построены из бесструктурного вещества – *саркоды*.

Название *Protozoa* введено в науку в 1820 г. Гольдфусом, он относил сюда не только простейших, но и многих других животных. В 1845 г. К. Зибольд и Р.А. Келлер сформулировали представление о простейших как об однокле-

точных организмах. Во второй половине XIX века большую роль в изучении простейших сыграл О. Бючли. Он положил начало исследованию форм размножения. Исследования Мопы связаны с изучением размножения инфузорий.

В конце XIX и начале XX века внимание исследователей привлекает изучение паразитических простейших и циклов их развития (работы Р. Шаудина, П. П. Грасси, Н. Я. Данилевского). В XX веке изучается строение, физиология, размножение простейших разных групп (исследования М. У. Калкинса, П. Вудруфа, Р. Гертвига, С. И. Метальникова, В. Т. Шевякова, В. А. Догеля, В. М. Марциновского, Ю. А. Филипченко и др.).

За последние годы объем знаний об одноклеточных существенно вырос. Выделяются группы организмов с разными планами строения, которых рассматривают внутри царства *Protista*. Понятие «простейшие» отражает морфологические особенности: соответствие строения простейших схеме строения клетки многоклеточного животного. В физиологическом отношении простейшие являются целостными организмами, они эквивалентны организму многоклеточных животных.

2.2. Морфофункциональные особенности одноклеточных животных

Компоненты тела одноклеточных животных можно подразделить на 3 группы: 1) обще клеточные структуры, 2) специальные органеллы, 3) включения.

К *обще клеточным структурам* относятся цитоплазма, ядро, митохондрии, эндоплазматическая сеть, рибосомы, лизосомы, аппарат Гольджи, центриоль. Цитоплазма подразделяется на экто- и эндоплазму (у лучевиков на внекапсулярную и внутрикапсулярную цитоплазму). Цитоплазма ограничена снаружи клеточной мембраной (фос-

форолипидный биослой). К плазматической мембране снаружи прилегает гликокаликс. Он образован белками и углеводными цепями, отходящими от наружной поверхности мембраны, содержит рецепторные молекулы и связан с информационным системой клетки.

С помощью гликокаликса клетки способны накапливать из окружающей среды различные вещества, которые затем включаются в нее путем эндоцитоза. Плазмалемма некоторых инфузорий окружена мембраноподобной структурой (*перилеммой*). Под мембраной жгутиконосцев располагается *перипласт*, которая образуется из белковых или целлюлозных пластин.

В цитоплазме постоянно происходит изменение состояния белков, т.е. агрегатного состояния цитоплазмы – состояние золя и состояние геля. В состоянии золя цитоплазма характеризуется текучестью, при переходе в состояние геля – утратой текучести, повышением плотности.

Внеклеточными образованиями являются чешуйки, системы фибрилл, внеклеточные домики. Имеется либо одно ядро, либо несколько ядер. Ядро имеет двухслойную мембрану с многочисленными порами, кариоплазму, в которой распределены хроматин и ядрышки. В зависимости от числа ядер простейшие подразделяются на моноэнергидных и полиэнергидных. Организмы с многочисленными одинаковыми ядрами называются гомокариотными. Если ядра клетки различаются между собой – организмы гетерокариотные. Явление, при котором ядра выполняют разные функции (мелкое – микронуклеус – генеративное и крупное – макронуклеус – соматическое), называется *ядерным дуализмом*. Это характерно для инфузорий: каждая клетка содержит от 1 до 20 диплоидных микронуклеусов, количество макронуклеусов также изменчиво. Макронуклеусы имеют разнообразную форму и структурно сложны.

Специальными органеллами клетки являются: сократительные и пищеварительные вакуоли, микрофиламенты, микротрубочки, экструсомы, порошица, стигма, жгутики и реснички. Микрофиламенты – нити сократительного белка актина – участвуют в процессах сокращения, клеточном делении, образуют фибриллы. Микротрубочки – полые цилиндры, которые выполняют функцию цитоскелета, принимают участие в делении ядра, в формировании ротового аппарата, удерживают в определенном положении органеллы, участвуют в динамических процессах в клетках (определенные типы пузырьков транспортируются вдоль лент из микротрубочек), входят в состав жгутиков, ресничек. Экструсомы встречаются у жгутиконосцев, инфузорий, саркодовых. Это разнообразные по форме пузырьки, в ответ на раздражение животные выделяют их содержимое наружу.

Включениями являются: липидные капельки, белковые кристаллы, гранулы резервных полисахаридов, симбиотические организмы.

Форма тела у одноклеточных животных разнообразная, имеются животные с непостоянной формой (корненожки).

Покровы тела образованы мембраной, пелликулой. Пелликула представляет собой уплотненный периферический слой цитоплазмы с опорными белковыми фибриллами (микрофиламентами, микротрубочками). У инфузорий краевая цитоплазма (кортекс) устроена сложно. В состав кортекса инфузорий входят: *пелликула, эпиплазма и комплекс кинетосом*.

У некоторых простейших имеется скелет. Скелет может быть внешним (раковина) и внутренним в виде игл, скелетных капсул (например, у лучевиков), органическим, неорганическим или смешанным. Чешуйки и домики явля-

ются внешними опорными структурами, которую встраиваются органические или неорганические части.

Часть одноклеточных животных в ответ на неблагоприятные условия внешней среды образуют цисты. Циста может являться этапом в жизненном цикле животного. Материалом для формирования цист может служить хитин, целлюлоза, кремнезем и др.

Типы симметрии разнообразны. Наиболее широко распространенный тип – радиальная симметрия (у радиолярий, солнечников, т.е. у плавающих видов). Двусторонняя симметрия отмечается у жгутиковых, фораминифер и некоторых радиолярий.

Выделяют следующие органеллы движения:

- *Псевдоподии*. Типы псевдоподий: лобоподии, филоподии, ризоподии и аксоподии. Способ движения – амебоидный, у амёб найдены актиновые и миозиновые филаменты, благодаря деятельности которых возникает ток цитоплазмы. Существует две гипотезы, объясняющие амёбоидное движение: гипотеза потока цитоплазмы под давлением и гипотеза сокращения фронтальной зоны. В настоящее время поддерживается гипотеза сокращения актинмиозиновых комплексов кортикальной зоны эктоплазмы почти по всей длине клетки (за исключением уроида – заднего отдела – и самого переднего конца).

- *Жгутики*. Один или несколько. При наличии нескольких жгутиков в зависимости от длины они подразделяются на *изоконтные* (равные по длине) и *гетероконтные*. Выделяют жгутик (локомоторная часть), переходную зону, кинетосому (базальное тело) и корешки. В состав жгутика входит аксонема. Аксонема представляет собой совокупность микротрубочек и структур из микрофиламентов. Микротрубочки представлены девятью периферическими двойными и двумя одиночными центральными микротрубочками. На концевом участке жгутика

центральные трубочки окружены девятью синглетами. Кинетосома прикрепляется к ядру или мембране цитоскелетными корешками. Корешковая система представлена микротрубочками и микрофиламентами.

Способы биения жгутиков: в одной плоскости (*унипланарный*) или по спирали (*геликоидальный*). У некоторых паразитических жгутиконосцев вдоль тела проходит аксостиль (состоит из лент микротрубочек, начинающихся от кинетосом). Изгибание аксостиля (оси) обеспечивает змеевидное движение.

- *Реснички*. Строение подобно строению жгутика. Способ движения – гребля. Работа цилиатуры (ресничного покрова) координируется таким образом, что соседние реснички находятся в одинаковой фазе биения, а по сравнению с соседними ресничными рядами их биение сдвинуто по фазе. Благодаря этому по поверхности клетки пробегают сменяющие друг друга волны. Такая волна называется метакрональной.

- *Мионемы* – волокна, сокращающие клетку, и ламеллы, вытягивающие клетку до исходного состояния. Такая система сокращения – вытягивания распространена у инфузорий. Ламеллы представлены микротрубочками, тянутся от переднего конца клетки к заднему концу. Мионемы образованы микрофиламентами.

- *Метаболия* (эвгленоидное движение) – перистальтические волны деформации клетки. Скольжение у трофических стадий грегаринов, спорозоитов кокцидий происходит за счет колебания гребней пелликулы.

У простейших встречаются следующие типы питания: автотрофное, гетеротрофное и миксотрофное. Способ питания автотрофов *голофитный* (происходит фотосинтез, зеленый пигмент локализован в хроматофорах, резервные вещества – парамил, крахмал). *Гетеротрофные* животные питаются готовыми органическими веществами. Способы

питания – это *голозойный* (заглатывание оформленной твердой пищи путем фагоцитоза) и *сапрофитный* (питание растворенными органическими веществами путем пиноцитоза). Миксотрофный тип питания – смешанный тип. Способы захвата пищи различны (создание токов воды к клетке или клеточному рту, палочковые аппараты из микротрубочек, щупальца и др.).

Органеллы питания: пищеварительные или пиноцитозные вакуоли, у некоторых представителей имеются клеточный рот (*цитостом*), клеточная глотка (*цитофаринкс*) и клеточное анальное отверстие – порошица (*цитопиг, цитопрокт*). Пиноцитозные вакуоли образуются путем эндоцитоза (впячивания клеточной мембраны, впячивания отшнуровываются от мембраны в виде пузырьков).

Пиноцитоз подразделяют на *микропиноцитоз* (поступает вода, ионы и мелкие молекулы, скорость поступления вещества зависит от его концентрации в окружающей среде) и *макропиноцитоз* (поглощаются белки и другие макромолекулы, скорость превышает ожидаемую исходя из градиента концентрации). Когда пища оказывается в клетке, лизосомы (содержат кислоты и гидролитические ферменты) сливаются с внутриклеточными пузырьками (пищеварительными вакуолями). Вакуоль перемещается в клетке, наблюдаются изменения в ее размерах (выделяют несколько фаз). Движение вакуоли по кругу (инфузории) – *циклез*. Начало пищеварения проходит в щелочной среде, которая сменяется кислой, и заканчивается в щелочной среде.

Непереваренные компоненты выводятся во внешнюю среду в результате слияния вакуоли с клеточной мембраной (экзоцитоз).

Комплекс *сократительной вакуоли* включает вакуоль и спонгиом, у некоторых (преимущественно инфузорий) сократительную пору. Спонгиом располагается возле сок-

ратительной вакуоли. Формы спонгиома: везикулярный (в виде пузырьков) и тубулярный (в виде постоянно присутствующих трубочек). Цикл пульсации вакуоли – чередование систолы (сокращения) и диастолы (наполнения). Число вакуолей варьируется у разных представителей. Сократительные вакуоли отсутствуют у большинства паразитических видов простейших и у обитателей соленых водоемов.

Функции сократительной вакуоли: выведение избытка воды, поддержание постоянной концентрации и определенного соотношения ионов в цитоплазме (ионная регуляция). Избыточная вода поступает в клетку дополнительно с пищей за счет осмоса: когда осмотическое давление в цитоплазме превышает такое в окружающей среде. Большинство аэробы, используют диффузию для потребления кислорода и выделения углекислого газа. Небольшое количество является анаэробами, имеются факультативные анаэробы.

Простейшие воспринимают раздражения и реагируют на них. Ответ на раздражение в форме перемещения в пространных называется *таксисом*.

Таксисы бывают положительные и отрицательные.

Простейшие размножаются *бесполом и половым* способом.

Формы бесполого размножения: *монотомия* – деление животного надвое и последующий рост; *палинтотомия* – последовательное деление; *шизогония* – множественное деление, свойственное споровикам. При бесполом размножении ядра делятся путем митоза.

Половое размножение простейших характеризуется образованием половых клеток – гамет (гаметогония) с их последующим слиянием (копуляция). Формируется зигота, из которой развивается новый дочерний организм.

Формы полового размножения: копуляция (изогамная, анизогамная, оогамная); конъюгация. Изогамная (гете-

рогамия) – копулируют одинаковые по форме и размеру гаметы, анизогамная- сливаются разные гаметы. Оогамия – одна из гамет крупная и неподвижная, без жгутика (оогамета) а другая мелкая, со жгутиком – то такая копуляция называется оогамией. Конъюгация – слияние не гамет, а слияние генеративных ядер из разных клеток.

Жизненный цикл – отрезок жизни между двумя однозначными стадиями. Чаще цикл начинается стадией зиготы, далее следует однократное или многократное бесполое размножение. Затем образуются половые клетки (гаметы), они сливаются, образуется зигота.

При половом процессе ядра простейших претерпевают мейоз, или редукционное деление. На основании закономерностей чередования гаплоидной и диплоидной фазы выделяют три типа ядерных циклов (Беклемишев, 1979): *зиготическая редукция* – мейоз – происходит во время первого (одноступенчатый мейоз) или двух первых (двухступенчатый мейоз) делений ядра зиготы; *гаметическая редукция* – мейоз осуществляется при созревании гамет; *промежуточная редукция* – мейоз происходит при образовании стадий бесполого размножения – *агамет*.

2.3. Классификации простейших

Первая система простейших организмов предложена О. Бючли (1880–1889 гг.). Согласно этой классификации простейшие представлены одним типом – *Protozoa* и четырьмя классами *Sarcodina*, *Sporozoa*, *Mastigophora*, *Ciliophora*.

Б. М. Хонинберг в 1964 г. тип *Protozoa* подразделил на четыре подтипа: *Sarcomastigophora*, *Sporozoa*, *Cnidospora*, *Ciliophora*.

По В. А. Догелю (1981) *Protozoa* включает пять типов: *Sarcomastigophora*, *Sporozoa*, *Cnidosporidia*, *Microsporidia*, *Ciliophora*.

Н. Д. Левайн с группой коллег в 1980 г. разработали систему, в которой простейшие подразделяются на семь типов: *Sarcomastigophora*, *Labyrinthomorpha*, *Apicomplexa*, *Microspora*, *Мухозоа*, *Ciliophora*.

За последние годы, особенно благодаря развитию ультраструктурных молекулярных и молекулярно-генетических методов исследования, объем знаний об одноклеточных организмах вырос.

Установлено, что различные группы принадлежат к рано разошедшимся в эволюции линиям развития, взаимоотношения между которыми нельзя считать выясненными. Понятие «протисты» – *Protista* – охватывает все одноклеточные организмы. Многие исследователи одноклеточных рассматривают в составе нескольких (иногда более десяти) царств. Царство *Protista* подразделяют более чем на 25 групп (типов), таксономический ранг которых является предметом научных дискуссий.

Современные данные позволяют выделить несколько основных форм организации «простейших» (Система простейших по В. В. Малахову, 2007; Э. Рупперт, 2008): жгутиконосцы, корненожки; лучистые; альвеолятные. Отдельные группы простейших имеют оригинальную форму организации, не позволяющую присоединить их к выделенным группам (*Microsporidia*, *Мухозоа*).

Контрольные вопросы

1. История изучения простейших.
2. Общеклеточные структуры тела простейшего.
3. Моноэнергидность и полиэнергидность. Ядерный дуализм.

4. Гомокариотные и гетерокариотные простейшие.
5. Покровы и скелетные образования простейших.
6. Микрофиламенты и микротрубочки. Функции.
7. Экструсомы и их функции.
8. Типы симметрии простейших.
9. Типы движения, органеллы движения, механизм движения простейших.
10. Строение жгутика. Корешковая система жгутика (реснички).
11. Прикрепительные органеллы.
12. Типы питания и органеллы питания простейших.
13. Пиноцитоз и его классификация.
14. Строение сократительной вакуоли и ее функции.
15. Дыхание простейших.
16. Таксис как форма поведения простейших.
17. Типы бесполого размножения простейших.
18. Типы митоза.
19. Жизненный цикл. Типы ядерных циклов.
20. Половое размножение простейших (копуляция, конъюгация).
21. Классификации простейших.

ЛЕКЦИЯ 3. СТРОЕНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПРОСТЕЙШИХ

3.1. Простейшие с организацией корненожек и жгутиконосцев (*Sarcomastogophora*)

Простейшие с организацией корненожек - это разнородная группа. По классификации В.А. Догеля они относятся к типу Саркомастигофоры.

Саркомастигофоры свободноживущие или паразитические простейшие, органоиды движения - выросты цитоплазмы(ложные ножки) или бичевидные выросты – жгутики. Возможно, существование оба типа органоидов движения одновременно или последовательно в ходе онтогенеза. Ранее эти группы противопоставлялись по органеллам движения, но после обнаружения переходной формы – мастигамебы (*Mastigamoeba*), у которой присутствуют и ложноножки, и жгутики. Кроме того, у представителей этого типа наблюдается смена типов органелл в процессе жизненного цикла (гаметы со жгутиками, а взрослые формы – с псевдоподиями) – объединили в один тип.

Корненожки животные с непостоянной формой тела. Тело голое, может иметь наружную раковину или внутренний скелет. Передвижение с помощью псевдоподий разной формы. Гетеротрофы. Размножение бесполое, у некоторых и половое. К ним относятся амёбы, раковинные амёбы, фораминиферы.

Тип *Sarcomastigophora* включает 2 класса (по В.А. Догелю): 1) Саркодовые (*Sarcodina*) и Жгутиконосцы (*Mastigophora*).

Класс 1. 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. Для большинства видов характерно бесполое размножение: простое деление надвое и множественное. Половой процесс известен для немногих и осуществляется путем копуляции жгутиковых или амебоидных гамет.

В основном они обитатели морей, но встречаются и пресноводные, почвенные и небольшое число паразитических видов. В настоящее время определено более 10 тыс. видов (в современной систематике 12 классов). В данном классе различается 3 подкласса:

1. Корненожки (*Rhizopoda*)
2. Лучевики (*Radiolaria*)
3. Солнечники (*Heliozoa*)

Подкласс 1. Корненожки (*Rhizopoda*)

В этом подклассе различают 3 отряда: 1) Амебы (*Amoebina*)

Амебы обычно одноклеточные, но имеются и многоклеточные виды. Размеры амеб различны: от 10-15 мкм до 2-3 мм. Размер обычной пресноводной амебы *Amoeba proteus* около 0,5 мм. (рис.1). Движение амебы происходит за счет ложных ножек - псевдоподий, которые также служат и для захвата пищи. Тело амебы снаружи покрыто тонкой цитоплазматической мембраной (7,5 нм). Некоторые свободноживущие или паразитические формы могут, при несоблюдении правил гигиены, представлять опасность для человека. Это относится к роду *Acanthamoeba*, патогенные представители которого обычно питаются бактериями и живут в пресных водах или во влажной почве, однако при особых обстоятельствах становятся оппортунистическими (пользующимися другими заболеваниями или дефектами иммунной системы) паразитами, вызывающими

воспаления мозговых оболочек (гранулематозный амёбный энцефалит или акантоамебоз). — *Entamoeba histolytica* - возбудитель амёбной дизентерии, обнаруживается, главным образом, у жителей и посетителей тропических регионов. Живет как безвредная форма *minuta* в кишечнике человека, но может превращаться в болезнетворную форму *magna*, которая проникает в ткани кишечника и вызывает его язвы. Симптомами заболевания служат понос, сопровождающийся лихорадкой и крайней слабостью; заражение происходит через цисты, которые попадают в организм с загрязнённой пищей. *E. coli*, непатогенный обитатель кишечника примерно у 30% мирового населения. — *E. gingivalis*, обычный обитатель ротовой полости, особенно между зубами; его патогенность спорна;

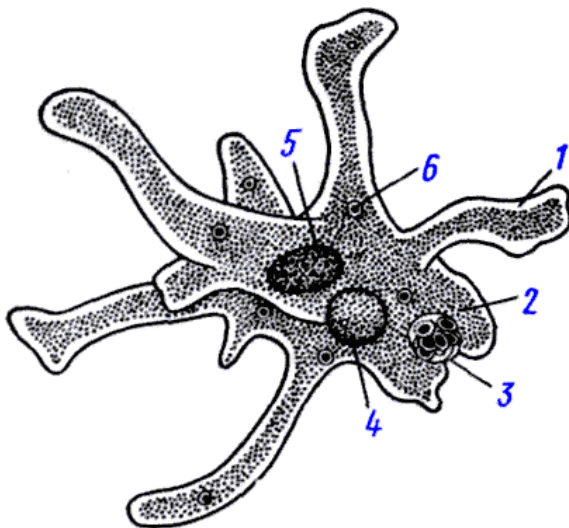


Рис.1. *Amoeba proteus* (1 - эктоплазма, 2 - эндоплазма, 3 – заглатываемые пищевые частицы, 4 - сократительная вакуоль, 5 - ядро, 6 – пищеварительные вакуоли)

2) отряд Раковинные амёбы (*Testacea*)

По современной классификации раковинных амёб подразделяют на *лобозные раковинные амёбы* (обитатели водоемов, почвы, тело заключено в раковину из органического вещества, тип псевдоподий – лобоподии) и *филозные раковинные амёбы* (обитатели пресных водоемов, почвы, мхов на болотах, раковина различной формы, образована кремнеземом или в органическую основу включены песчинки. тип псевдоподий – лобоподии и филоподии, гетеротрофы);

3) отряд Фораминиферы (*Foraminifera*)

Обитатели морей, населяют дно (бентосные формы), немногие – толщу воды (планктонные). Тело помещается в раковине (однокамерной, чаще многокамерной). Раковины могут быть органическими, агглютинированными (с помощью органического матрикса склеиваются различные мелкие частицы экзогенного происхождения) и секреторными (в органическом матриксе откладываются минеральные соли, преимущественно кальцит). Стенки раковины пронизаны порами, через которые выходят ризоподии (ретикулоподии ветвящиеся псевдоподии с анастомозами). Фораминиферы гетеротрофы. Размножение – чередование полового и бесполого процесса (метагенез). Одноядерная стадия (гамонт) после некоторого периода начинает делиться, и она становится многоядерной. Вокруг каждого ядра обособляется небольшой участок цитоплазмы, т. обр., образуются множество клеток, каждая из которых формирует два жгутика. В морской воде они попарно сливаются. Эти половые клетки (гаметы) в результате слияния образуют зиготу. Зигота, обладающая диплоидным комплексом хромосом, в дальнейшем превращается в агамонт. После завершения развития агамонта происходит два деления ядер. Они являются редукционными (мейоз), а их ядра гаплоидные. Вновь вокруг каждого ядра обособляется цито-

плазма и все тело распадается на большое количество одноклеточных зародышей (агамет). Таким образом, у фораминифер единственный случай в животном мире, когда одно поколение гаплоидно, другое диплоидно.

Подкласс II Лучевики (*Radiolaria*)

К этому подклассу относится 7-8 тысяч видов. Лучевидные аксоподии радиолярий, обеспечивающие у пелагических форм парение в воде, имеют центральную ось (аксонему) из продольно расположенных микротрубочек, по которой скользит тонкий слой цитоплазмы, доставляющий, подобно ленточному транспортеру, пищевые частицы к клеточному телу. Вокруг ядра находится пронизанная порами центральная капсула, которая отсутствует у солнечных. Половое размножение отмечено лишь у *Acantharia*. Тело при этом распадается на мелкие двузгустиковые гаметы, далее идет слияние и из зиготы развивается акантария. Помимо, большого количества одиночных радиолярий, имеются образующие шаровидные колонии.

Подкласс III. Солнечники (*Heliozoa*).

Это пресноводные и морские простейшие. В отличие от радиолярий у них нет центральной капсулы. Аксоподии лучевидные, расположены радиально. В эндоплазме одно или несколько ядер. В эктоплазме пресноводных видов имеется редко сокращающиеся пульсирующие вакуоли. Большинство видов без минерального скелета. Но некоторые морские виды имеют скелет из кремнезема. Размножение бесполое, но у некоторых видов отмечен половой процесс размножения.

Простейшие с организацией жгутиконосцев. Данная группа включает более 10 типов. Свободноживущие и паразитические животные. Одиночные, реже колониальные. Размеры животных и форма тела варьируются. Всех представителей объединяет один признак – жгутиковый аппарат (1, 2 или множество жгутиков). Он включает: соб-

ственно жгутик (ундулиподий), содержащий аксонему; переходную зону, расположенную на уровне поверхности клетки и самой нижней границы ундулиподии; кинетосому (базальное тельце), залегающую под поверхностью клетки, и корешки. Корешки могут быть представлены как фибриллярными, так и микротрубочковыми структурами. Их набор и расположение в клетке различаются даже у представителей одного типа.

У некоторых жгутиконосцев основание жгутика продолжается за кинетосому, образуется корневая нить (ризопласт), которая либо прикреплена к оболочке ядра, либо лежит свободно. Часть жгутиконосцев имеет парабазальное тело разнообразной формы, которое располагается возле жгутика. Этот органоид гомологичен аппарату Гольджи. Покровы имеют различное строение. Многие обладают кортикальным (**кортекс**) цитоскелетом, что позволяет сохранять форму тела. Жгутиконосцы моноэнергидные и полиэнергидные организмы. По типу питания – автотрофы, миксотрофы и гетеротрофы. Может присутствовать клеточный рот, часть представителей для улавливания добычи используют участок липкой цитоплазмы. Непереваренные остатки выводятся в заднем конце тела. Строение сократительной вакуоли варьируется.

Размножение бесполое и половое. Бесполое размножение в форме монотомии и палинтомии. Половое размножение – копуляция.

Класс Жгутиконосцы (*Mastigophora*) подразделяется на 2 подкласса (по В.А. Догелю): 1) Растительные жгутиконосцы (*Phytomastigina*); 2) Животные жгутиконосцы (*Zoomastigina*).

Подкласс Растительные жгутиконосцы (*Phytomastigina*). Наиболее распространенный отряд *Euglenoidea* (рис.2). Известно около 1 тыс. видов. Преимущественно свободноживущие пресноводные, есть морские виды, немно-

гие паразитируют в веслоногих рачках. Тело удлиненное, на переднем конце жгутиковый карман. Жгутиков один, чаще два (у эвглены один короткий) с мастигонемами. От аксонемы отходит параксиальный тяж (придает упругость жгутику).

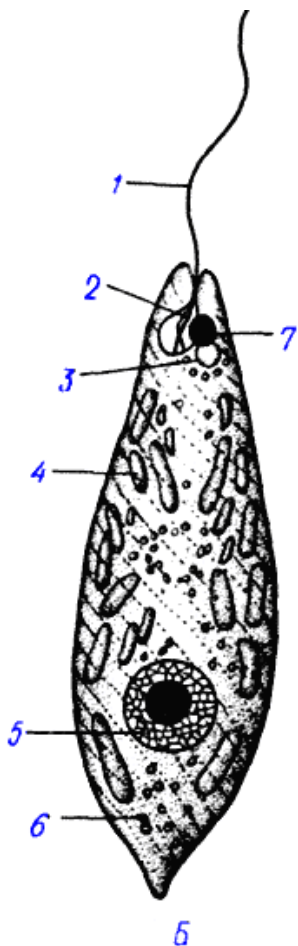


Рис. 2. *Euglena viridis* (1 - жгутик, 2 - резервуар сократительной вакуоли, 3 - сократительная вакуоль, 4 - несущие хлорофилл хроматофоры, 5 - ядро, 6 - парамиловые зерна, 7 - глазок)

Покровы (пелликула) представлены продольно или косо расположенными белковыми пластинками (лентами), залегающими под плазмалеммой, и группами микротрубочек, ориентированных параллельно лентам. У видов с эвгленоидным типом движения ленты не сливаются друг с другом, у животных с несократимым телом слившиеся ленты образуют панцирь.

В основании кармана (резервуара) располагается цитостом, далее следует цитофаринкс, с которым связан палочковый аппарат, образованный пучками микротрубочек и другими внутриклеточными структурами. Питание гетеротрофное и миксотрофное. Зеленые формы запасают парамилон – ре-

зервный углевод. Он синтезируется в специализированном участке хлоропласта – пиреноиде, хранится в виде свободных гранул в цитоплазме. Количество хлоропластов от одного до нескольких сотен. У миксотрофных форм имеется глазное пятно (стигма). Оно закрывает парафлагеллярное тельце, которое выполняет функцию фоторецептора. У пресноводных форм имеется сократительная вакуоль. Ядро одно.

Эвгленовые размножаются только бесполом способом, путем продольного деления животного надвое, для паразитических видов характерно палинтомическое деление.

К растительным жгутиконосцам относятся также палинтомические колонии отряда *Volvocidae* (по современной классификации их относят в состав зеленых водорослей). Тело колониальных (вольвокс, например) состоит из многих клеток, образующих полый шар. Клетки связаны между собой цитоплазматическими мостиками, либо обособлены. Они погружены в матрикс (гель из глюкопротеинов и глюкозаминогликанов) и дифференцированы на соматические (вегетативные) и генеративные (гонидии). Гонидии – безжгутиковые клетки, соматические клетки несут 2, 4, иногда 8 жгутиков без мастигонем. *Вольвокс (Volvox)* размножается бесполом и половым способом. Бесполое размножение – палинтомия. Клетки партеногонидии – вегетативные клетки размножения – в числе 4–10 делятся последовательно на поверхности материнской колонии, затем смещаются внутрь. Образующиеся клетки вначале располагаются в виде пластинки, затем принимают чашевидную форму и позже шаровидную. Выход дочерних колоний из материнской сопровождается разрывом стенок последней и ее гибелью. Колонии вольвокс раздельно-полые и гермафродитные. Половые клетки образуются из гаметогонидий. Их немного: 5–10 мужских и 25–30

женских клеток. Микрогонидии многократно делятся, образуются микрогаметы, макрогонидии увеличиваются в объеме, образуются макрогаметы. Макрогаметы лишены жгутиков, содержат хроматофор. Микрогаметы лишены хроматофоров, имеют два жгутика. Половой процесс оогамный. Редукция зиготическая.

Подкласс Животные жгутиконосцы (*Zoomastigina*).

Представители отряда *Kinetoplastida*- известно около 600 видов, немногие свободноживущие. Признаком данного отряда является наличие кинетопласта – скопления ДНК в специализированной области – митохондрии. В жгутике проходит параксиальный тяж. Жгутик трипаносом проходит вдоль тела по краю ундулирующей мембраны. Покровы – тубулемма (включает плазмалемму и подстилающий слой продольно ориентированных микротрубочек). Гетеротрофы. Размножение бесполое.

Представители отряда *Leishmania* и *Trypanosoma* являются возбудителями заболеваний человека и животных (рис.3).

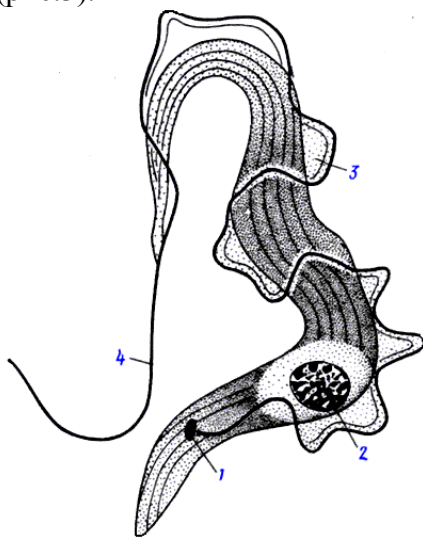


Рис.3. Представители отряда *Kinetoplastida*: *Trypanosoma vittatae* (1- кинетопласт; 2- ядро; 3- ундулирующая мембрана; 4- жгутик)

Трипаносома размножается делением надвое либо множественным делением. Трипаносома развивается со сменой хозяев и сменой жизненных форм. Формы отличаются местом отхождения жгу-

тика. Выделяют следующие формы: амастиготы (лейшманиальные формы без жгутика), промастиготы (лептомонадные формы, жгутик располагается на переднем конце клетки), эпимастиготы (критидиальные формы, жгутик отходит от середины клетки), трипомастиготы (трипаносомные формы, жгутик отходит от заднего конца клетки). Трипаносомы вызывают различные болезни, в т. ч. сонную, паразиты передаются мухой цеце.

3.2. Альвеолятные простейшие – типы *Sporozoa, Ciliophora*

По современной классификации группу *Alveolata* составляют три таксона: *Dinoflagellata, Ciliophora, Sporozoa*. Организмы, относящиеся к данной группе, объединяются на основании следующих признаков: в состав пелликулы входят альвеолы (располагаются под мембраной); имеют сходные последовательности рибосомной ДНК. Альвеолы представляют собой сильно уплощенные мембранные цистерны. Две расположенные параллельно мембраны альвеол составляют внутренний мембранный комплекс пелликулы.

Тип *Sporozoa* включает 2 класса: Грегарины (*Gregarini*) и Кокцидиобразные (*Coccidiomorpha*).

Все споровики исключительно паразитические формы, развивающиеся с чередованием поколений, которое может сочетаться со сменой хозяев. Ведут паразитический образ жизни. Болезни, которыми человек или животное заражается при помощи животных – переносчиков, называются трансмиссивными. Выделяют три группы трансмиссивных заболеваний: антропонозы, антропозоонозы, зоонозы. В жизненном цикле выделяют эндогенную и экзогенную часть.

Грегарины (отряд: *Eugregarinida*) - паразиты беспозвоночных животных. Тело обитателей кишечника поделено на отделы (2 или 3) эпимерит, протомерит и дейтомерит с одним ядром. Тело животных, населяющих полости, – гонады, клетки сферической или червеобразной формы. Поверхностная зона клетки грегарины – *эпицит*, образована пелликулярными гребнями. Снаружи гребни одеты трехмембранной пелликулой (плазмалемма и внутренний мембранный комплекс). Вдоль вершины каждого гребня находятся микрофиламенты, они располагаются между плазмалеммой и внутренним мембранным комплексом и участвуют в ундуляции гребней эпицита. Под эпицитом располагается эктоцит (эктоплазма) и далее эндоцит (эндоплазма). Питание сапрофитное. В эндоплазме имеются гранулы резервного углевода амилопектина, который раньше назывался парагликогеном.

Размножение – чередование гаметогонии и спорогонии, у некоторых отмечено и бесполое размножение (шизогония, по другим данным, мерогония – тип почкования). Половой процесс – копуляция изогамная или анизогамная. Образование гамет происходит следующим образом: две грегарины соединяются, образуя сизигий, округляются, покрываются общей оболочкой. Внутри цисты ядро, а затем цитоплазма каждого животного многократно делятся, образуются гаметы, происходит копуляция гамет. Зигота покрывается оболочкой и выводится из организма в окружающую среду. Экзогенная часть цикла включает образование спорозоитов: в каждой цисте происходит редукционное деление (редукция зиготическая), образуется 8 спорозоитов. Спорозоиты являются инвазионной стадией.

Кокцидиобразные (отряды: *Coccidiida*, *Haemosporidia*, *Piroplasmida*) - внутриклеточные паразиты. Резко выражена анизогамия в форме оогамии. Макрогамета (яйца) образуется непосредственно в результате роста гамонта без

деления. Микрогаметы образуются путем многочисленных делений гаметоцита.

Инфекционные стадии *кокцидий и кровяных спорозоитов* – зоиты (мерозоиты и спорозоиты) в передней части клетки несут апикальный комплекс.

Апикальный комплекс зоита включает полярные кольца (1 или 2), коноид (построен из микрофибрилл) и роптрии – мешковидные образования (от 2 до 20), микронемы – узкие, сильно вытянутые тела. Эти образования позволяют зоитам проникнуть в клетку хозяина. Имеется микропора – впячивание пелликулы. Пелликула состоит из трех мембран. Две внутренние мембраны – стенки уплощенной альвеолы.

Для размножения кокцидиообразных характерно чередование шизогонии (мерогонии), гаметогонии и спорогонии.

Размножение *кокцидии (род Eimeria)*. В жизненном цикле присутствует эндогенная и экзогенная часть. Инвазионная стадия – спорозоит. В клетке хозяина происходит потеря апикального комплекса, вокруг паразита формируется паразитофорная вакуоль. Ядро паразита делится, формируется многоядерная стадия (шизонт) и далее происходит образование мерозоитов.

После нескольких бесполок поколений идет подготовка к половому процессу: мерозоиты дают начало гамонтам, которые располагаются в паразитофорных вакуолях. Развивающиеся макрогаметы остаются одноядерными, увеличиваются в размерах, появляются гранулы, постепенно гранулы смещаются к периферии клетки. Микрогамонты вначале одноядерные, затем становятся многоядерными, ядра занимают периферическое положение в клетке, сформировавшиеся микрогаметы отпочковываются от микрогамонта, сохраняется остаточное тело – часть цитоплазмы микрогамонта, не использованная при формировании мик-

рогамет. Копуляции оогамная. Ооциста выходит во внешнюю среду, формируются споробласты, споры и затем спорозоиты.

Размножение *токсоплазмы (Toxoplasma gondii)*. Жизненный цикл со сменой хозяев и с двумя формами бесполого размножения. В основном хозяине (кошке) проходят шизогония (мерогония) и гаметогония. Спорогония происходит во внешней среде, споры не образуются. В промежуточном хозяине проходит бесполое размножение (эндоциогония или эндополигония).

Малярийный плазмодий (Plasmodium vivax). Жизненный цикл без выхода во внешнюю среду (рис.4). Основным хозяином комар, промежуточный – человек. Шизогония (мерогония) бывает тканевая (клетки печени) и эритроцитарная. В клетках печени стадии трофозоида, мерозоида. В эритроцитах паразитов проходят стадии трофозоида, шизонта (меронта), гаметоцита. Дальнейшее развитие гаметоцитов протекает в кишечнике комара. Образуются гаметы, происходит оогамная копуляция. Зигота подвижная – *оокинета*. На внешней поверхности кишечника оокинета инцистируется, в ооцисте проходит спорогония плазмодия, образуется множество спорозоитов. Стенки цисты разрываются, спорозоиты с током гемолимфы комара проникают в слюнные железы.

Тип Инфузории, или Ресничные (*Ciliophora*).

Инфузории считаются самыми высокоорганизованными и обладающими самым большим количеством цитоплазматических дифференцировок простейшими. Существуют и иные классификации инфузорий, согласно одной из них инфузории делятся на два подтипа. В основу деления положено строение корешкового аппарата. Большинство – свободнживущие, немногие являются паразитами человека и животных. Форма тела разнообразная. Одиночные и колониальные. Большинство «голые», некоторые живут в доми-

Кортекс (корковый слой, кортикальная плазма) определяет хорошо выраженное постоянство формы видов. При общей толщине 1-4 мкм он состоит из двух основных компонентов: пелликулы и корешковых структур ресничек, которые в своей совокупности образуют так называемую инфрацилиатуру. В ней могут быть и другие элементы

Реснички образуют соматическую и ротовую цилиатуру. Ресничный аппарат представлен кинетами, циррами, мембранеллами и мембранами. *Кинеты* – продольные ряды ресничек. Кинеты образованы кинетидами. Кинетида включает ресничку, кинетосому и фибриллы. От кинетосом отходят обычно 3 корешка: *постцилиарный* – отходят на-

зад, *трансверсальный* – направо, *кинтодесмальный* – вперед. Постцилиарный и трансверсальный корешки построены из микротрубочек, кинтодесмальный представляет фибриллу. Они имеют опорное значение (рис.5).

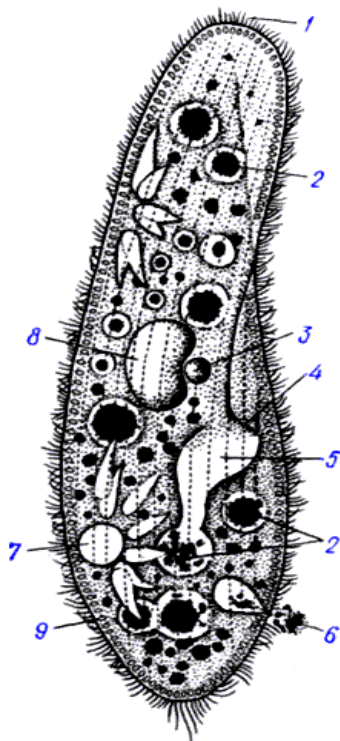


Рис.5. Инфузория тифелька *Paramecium caudatum*: 1 - реснички, 2 – пищеварительные вакуоли, 3 – микронуклеус, 4 - ротовое отверстие, 5 – глотка, 6 - порошица в момент выбрасывания непереваренных остатков пищи, 7 - сократительная вакуоль (центральный резервуар и радиально расположенные приводящие каналы), 8 - макронуклеус, 9 - трихоцисты

Многие инфузории имеют неподвижные осязательные реснички. У взрослых сосущих инфузорий отсутствуют реснички. Для них характерны щупальца как неветвящиеся, так и ветвящиеся. Под пелликулой располагаются альвеолы (опорная функция). Инфузории имеют разнообразные экструсомы, т.е. органы прикрепления и защиты (трихоцисты, мукоцисты, токсичисты).

Для всех инфузорий характерен ядерный дуализм (ядерный гетероморфизм). У всех ресничных инфузорий имеется ротовое отверстие (клеточный рот). Строение ротового аппарата связано с характером пищи. Пищеварительные вакуоли перемещаются в теле животного (циклоз вакуоли). Дефекация совершается через цитопрокт (цитопиг). Щупальца сосущих инфузорий служат для ловли добычи: к щупальцу прилипает добыча, пелликула жертвы растворяется, и по каналу, расположенному в щупальце, содержимое жертвы перетекает внутрь. Строение сократительной вакуоли и их количество варьируется, открываются вакуоли порой.

Размножение бесполое – поперечное деление животного (монотомия) или палинтомия в цисте. Бесполое размножение сосущих инфузорий – почкование (формируются бродяжки с ресничками). Половое размножение инфузорий – конъюгация. Происходит временное соединение двух особей, резорбция макронуклеусов в каждом животном, микронуклеусы делятся дважды (мейоз), три ядра разрушаются, четвертое делится (митоз). Вновь образовавшиеся ядра – пронуклеусы (стационарный и мигрирующий). Происходит обмен мигрирующими ядрами. Пронуклеусы сливаются, образуется *синкарион*. Особи отделяются друг от друга. Конъюганты реконструируют ядерный аппарат.

Для инфузорий характерна и автогамия – процесс, при котором конъюгация происходит в одной особи. У не-

которых инфузорий конъюганты меньше неконъюгирующих особей.

3.3. Обособленные группы простейших – типы *Cnidosporidia*, *Microsporidia*

Микроспоридии являются внутриклеточными паразитами насекомых и некоторых других беспозвоночных, реже позвоночных животных. При развитии образуется спора – одноклеточный амебоидный зародыш с одним ядром и свернутой полярной нитью. Микроспоридии (тип *Cnidosporidia*) – полостные паразиты рыб и беспозвоночных животных. Характерна смена двух половых процессов, протекающих в разных хозяевах. Плазмодий многоядерный. Ядра подразделяются на вегетативные и генеративные. Внутри плазмодия вокруг генеративных ядер образуются генеративные клетки. Каждая клетка дает начало *панспоробласту*, внутри которого формируются две многоклеточные споры. Споры с различным числом створок и с 1–2 амебоидными зародышами с свернутыми полярными нитями.

По мнению многих исследователей, Мухозоа – упростившиеся многоклеточные животные, утратившие морфологические и эмбриональные признаки Metazoa. В пользу такой гипотезы говорит и присутствие спор со стрекательными (полярными) нитями, сближающими микроспоридии с типом кишечнополостных (*Coelenterata*).

Темы для самостоятельного изучения

1. Патогенные одноклеточные организмы.
2. Адаптивные признаки в строении простейших к средам обитания.

Контрольные вопросы

1. Видовое разнообразие, классификация.
2. Внешнее и внутреннее строение эвглены, трипаносомы.
3. Размножение эвглены.
4. Жизненный цикл трипаносомы, смена форм строения животного. Основной и промежуточный хозяева.
5. Строение, размножение и развитие вольвокс.
6. Классификация простейших с организацией корневожек.
7. Размножение амёб.
8. Строение, размножение фораминифер. Метагенез.
9. Общие признаки актинопод (лучевики и солнечники). Классификация.
10. Строение, размножение радиолярий.
11. Строение, размножение солнечников.
12. Альвеолятные простейшие. Общая характеристика. Классификация.
13. Внешнее строение инфузорий (форма тела, кортекс, цилиатура, щупальца). Классификация типа.
14. Внутреннее строение ресничных и сосущих инфузорий (органеллы пищеварения, сократительные вакуоли, функции ядер, трихоцистов).
15. Способы бесполого размножения ресничных и сосущих инфузорий.
16. Конъюгация и автогамия.
17. Споровики. Классификация.

ЛЕКЦИЯ 4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ(METAZOA)

4.1. Характеристика многоклеточных животных

В настоящее время известно около 1,2 млн. видов многоклеточных животных; по некоторым оценкам фактическое общее число видов должно составить 10-20 млн. Распределение видов между различными таксонами крайне неравномерно. В частности, 80% видов приходится на членистоногих (*Arthropoda*), из которых почти половину составляют жуки и бабочки. Членистоногие и моллюски вместе составляют почти 90% всех описанных видов, в то время как позвоночные — не более 5%. Различные планы строения также представлены в современной фауне очень поразному; так, группа *Placozoa* включает только один точно установленный вид. Палеонтологические данные не оставляют сомнений в том, что видовое разнообразие отдельных групп животных менялось с течением времени.

Многоклеточные животные (царство *Animalia*) характеризуются следующими чертами:

- 1) тело состоит из множества клеток и их производных;
- 2) клетки дифференцированы как по строению, так и по функциям. Это части сложного организма;
- 3) целостность организма поддерживается путем межклеточного взаимодействия;
- 4) тело многоклеточных состоит из 2–3 слоев;
- 5) жизненный цикл - с преобладанием диплоидной фазы. Характерно сложное индивидуальное развитие. Онтогенез многоклеточных включает дробление яйца, образование бластомеров и последующую их дифференциацию;
- 6) кинетосома с поперечно-исчерченными корешками;

7) митохондрии с пластинчатыми кристами.

Для решения проблемы происхождения *Metazoa* необходимо ответить на два главных вопроса:

1. От какой группы одноклеточных эукариотных организмов происходят *Metazoa*? Наиболее вероятно, что предковой формой *Metazoa* был жгутиконосец.

2. Каким способом возникли первые многоклеточные формы? При всем разнообразии гипотез о ранних этапах эволюции *Metazoa* они могут быть сведены к трем принципиальным вариантам:

а) Клональные колонии: многоклеточный «организм» образуется из потомков одной клетки, которые не расходятся после деления, а соединяются внеклеточным матриксом (*Volvocida*, *Choanoflagellata*).

б) Агрегированные колонии: исходно отдельные клетки собираются вместе и образуют многоклеточный агрегат. Гипотезы о происхождении *Metazoa* путём агрегации имеют мало сторонников. Однако способность клеток разных видов к агрегации, вероятно, имела особое значение для становления симбиотических отношений между одноклеточными организмами и примитивными *Metazoa* (например, у губок и кишечнополостных).

в) Целлюляризация: разделение исходно многоядерного одноклеточного организма на отдельные клетки. Онтогенетической моделью этого процесса служит поверхностное дробление яиц некоторых членистоногих. Этот теоретически возможный путь происхождения *Metazoa* не подтверждается современными ультраструктурными данными.

В настоящее время преобладает точка зрения, согласно которой *Metazoa* произошли от колоний, образованных потомками одной клетки (т.е., клональных колоний). Подтверждение этой гипотезы получено относительно недавно, когда было показано, что внеклеточный матрикс всех

Metazoa имеет единую молекулярную структуру. Уже на ранних этапах становления многоклеточности происходит разделение на соматические клетки, которые формируют многоклеточный организм и неизбежно гибнут вместе с ним, и генеративные клетки, служащие для размножения. Эти клетки, которые Вейсманн (1891, 1904) назвал клетками **зародышевого пути**, потенциально бессмертны (теория зародышевого пути).

У многих примитивных *Metazoa*, наряду с женскими и мужскими половыми клетками, есть также особые стволовые клетки, за счёт которых может происходить вегетативное размножение делением или почкованием; образующиеся таким образом организмы представляют собой клоны.

4.2. Происхождение многоклеточных животных

Относительно происхождения многоклеточных животных существует несколько гипотез. Гипотезы подразделяются на две группы: *колониальные* и *полиэнергидные*. Колониальные гипотезы базируются на признании предками многоклеточных колониальных простейших:

1. Гипотеза «гастреи» Э. Геккеля (1874 г.). В процессе эволюции происходит впячивание стенки однослойного бластулоподобного предка. Такой двухслойный организм плавал, питался и стал предком кишечнополостных животных.

2. Гипотеза «фагоцителлы» И. И. Мечникова (1882 г.). Многоклеточные организмы возникли из колоний жгутиконосцев, образование внутреннего пласта происходит вследствие вползания отдельных клеток стенки колонии в ее внутреннюю полость. Этот процесс связан с внутриклеточным пищеварением. Такой организм напоминает паренхимулу губок.

3. Гипотеза «плакулы» О. Бючли (1884 г.). Согласно его представлениям предком была пластинчатая колония одноклеточных животных. Путем расщепления пластинки на два слоя возникает плакула, а гастрей образуется путем прогибания двухслойной пластинки.

4. Гипотеза «синзооспоры» А. А. Захваткина (1949 г.). Многоклеточные возникли из колониальных простейших с голозойным типом питания и имели гаметиическую редукцию хромосом. Фагоцителла И. И. Мечникова является личинкой многоклеточного – синзооспорой. Взрослые являлись сидячими колониальными животными, подобными губкам.

5. А. В. Иванов (1967 г.) за основу принимает гипотезу фагоцителлы. Предком многоклеточных является колония воротничковых жгутиконосцев с голозойным способом питания. Моделью фагоцителлы является трихоплакс. Фагоцителла дала начало двум типам: губкам и пластинчатым животным.

Полиэнергидные гипотезы.

6. Гипотеза «целлюляризации» И. Хаджи (1963 г.). Впервые высказана Иорингом. Многоклеточные животные возникли из одноклеточных полиэнергидных животных (типа инфузорий) путем образования клеточных границ вокруг ядер и прилегающих к ним участков цитоплазмы.

4.3. Размножение и развитие многоклеточных животных

Половые клетки животных дифференцированы на крупные (обычно неподвижные) женские клетки – яйца и мелкие (чаще подвижные) мужские клетки сперматозоиды. Различают четыре типа строения яиц: алецитальные, гомолецитальные, телолецитальные и центролецитальные яйца.

Алецитальные яйца почти лишены желтка или содержат его мало. Они свойственны некоторым плоским червям и млекопитающим.

Гомолецитальные или изолецитальные яйца содержат сравнительно мало желтка, он распределен более или менее равномерно в цитоплазме яйца. Ядро занимает почти центральное положение. Это яйца части моллюсков, иглокожих.

Телолецитальные яйца содержат много желтка, он распределен в цитоплазме яйца неравномерно. Большая часть желтка сосредоточена на вегетативном полюсе, ядро смещено к анимальному полюсу. Такой тип яиц характерен в основном хордовым.

Центролецитальные яйца также богаты желтком, но он распределен равномерно. Ядро располагается в центре яйца, оно окружено участком цитоплазмы. Тонкий слой цитоплазмы размещается и у поверхности яйца. Этот слой цитоплазмы сообщается с цитоплазмой около ядра с помощью цитоплазматических нитей. Центролецитальные яйца свойственны многим членистоногим.

Яйца покрыты плазмалеммой, почти все яйца окружены первичной (желточной) оболочкой. Яйца могут быть одеты вторичными (хорион) и третичными оболочками.

Эмбриональное развитие начинается с митотического деления яйцевой клетки последовательно на 2, 4, 8, 16, 32 и т. д. клеток (бластомеров). Для митоза многоклеточных животных характерна полная фрагментация ядерной мембраны и наличие биполярного веретена (*открытый ортомитоз*).

Процесс дробления происходит неодинаково у различных животных. Он зависит от наличия желтка и его распределения в яйце. Различают следующие типы дробления яиц:

полное равномерное. Яйцо делится на одинаковые бластомеры. Оно характерно для животных, имеющих гомолецитальные и алецитальные яйца;

полное неравномерное. Бластомеры различаются размерами (хордовые);

дискоидальное дробление. Деление ядра и прилегающей цитоплазмы ограничивается участком на анимальном полюсе яйца (головоногие моллюски);

поверхностное дробление характерно для централецитальных яиц.

При полном равномерном и полном неравномерном дроблении расположение образующихся бластомеров может быть различным. В этом отношении различают два типа дробления:

1. Радиальное дробление. В этом случае после третьего деления каждый из четырех анимальных бластомеров располагается над вегетативными бластомерами. Этот тип дробления характерен для иглокожих, хордовых.

2. Спиральное дробление характеризуется тем, что анимальные бластомеры смещаются и располагаются не над вегетативными, а между ними. Подобный тип дробления присущ кольчатым червям, многим моллюскам.

В результате дробления яйца образуется бластула – однослойный пузырек, стенка которого состоит из одного слоя клеток – бластодермы, а внутри имеется полость – бластоцель. Гастроула состоит из двух слоев: эктодермы и энтодермы. Известны следующие способы гастроуляции:

Инвагинация – вворачивание (впячивание) в бластоцель. Образовавшаяся полость называется *гастральной*, она сообщается с внешней средой при помощи отверстия – бластопора или первичного рта.

Иммиграция. Происходит миграция клеток бластодермы в бластоцель. Различают *униполярную* и *мультиполярную*

рную иммиграции. Бластопор при иммиграции не возникает.

Деляминация или расслоение. Происходит при расслоении наружного слоя клеток морулы на эктодерму и энтодерму.

Эпиболия или обрастание. Происходит обрастание более крупных клеток, медленно делящихся макромеров более мелкими и быстро делящимися микромерами. Бластопор образуется намного позже.

Развитие мезодермы у низших беспозвоночных животных эмбриональное развитие не идет далее образования двух зародышевых листков – эктодермы и энтодермы. У прочих многоклеточных животных происходит закладка и развитие третьего зародышевого листка – мезодермы. Существует два способа образования мезодермы:

1. *Телобластический.* На 64-клеточной стадии одна клетка представляет собой зачаток мезодермы. Данный способ образования мезодермы характерен для животных со спиральным типом дробления.

2. *Энтероцельный способ.* Образование мезодермы происходит за счет выпячивания бластоцеля. Данный способ свойственен животным с радиальным типом дробления яиц.

Зачатки различных тканей и органов зародышей закладываются из клеток одного из трех зародышевых листков (эктодермы, мезодермы, энтодермы).

Из эктодермы развиваются покровы (эпидермис) с их производными: кожные железы, наружный скелет беспозвоночных, эпителий передней и задней кишки, органы чувств, нервная система, некоторые типы выделительной системы.

Энтодерма становится гастродермисом и выстилает среднюю кишку, из нее развиваются некоторые железы кишечника.

Мезодерма становится мезотелием. Из мезотелия образуется мускулатура, септы и мезентерии, скелет позвоночных и иглокожих, выделительные органы, он входит в состав полового аппарата. Мезотелий дает начало кровяным тельцам, целомоцитам и клеткам соединительной ткани

4.4. Классификация многоклеточных животных

Многоклеточные животные подразделяют на подцарства *Parazoa*, *Mesozoa*, *Eumetazoa* (Systema Nature, 2000) либо на подцарства *Prometazoa* (включает *Porifera*, *Placozoa*) и *Eumetazoa* (Система современных таксонов..., 2003).

По Догелю все животные делятся на подцарства Одноклеточных (*Protozoa*) и Многоклеточных (*Metazoa*). Многоклеточные разделены на 3 надраздела: *Phagocytellazoa*, *Parazoa*, *Eumetazoa*.

К *Parazoa* относят тип губок (*Porifera* = *Spongia*), к *Mesozoa* тип пластинчатых (*Placozoa*). На этом уровне организации отсутствуют дифференцированные ткани, клеточный состав животных непостоянен.

Eumetazoa – настоящие многоклеточные – обладают дифференцированными тканями, резко выраженной индивидуальностью отдельных особей.

Подразделяются настоящие многоклеточные на 2 раздела (отдела по В. В. Малахову, 2003): радиально симметричных, или двухслойных (*Radiata*, *Diploblastica*), и билатеральных, или трехслойных (*Bilateria*, *Triploblastica*).

Радиально симметричные включают два типа: стрекающие животные (*Cnidaria*, или *Coelenterata*) и гребневики (*Stenophora*). Некоторые исследователи относят к кишечнополостным также и животных типа *Muxozoa* (тип *Cnidospordia*) имеющих сходные по структуре и функциям стрекательные капсулы.

Все остальные типы животных относятся к билатериям. У низших билатерально симметричных животных (плоские черви и немуртины) полость тела отсутствует. У первичнополостных (нематоды и скребни) она заполнена жидкостью, омывающая внутренние органы и играющая важную физиологическую роль (распределение кислорода). У высших билатерий (начиная с кольчатых червей) имеется вторичная полость – целом. По этому признаку билатерия подразделяют на 2 подраздела: 1) нецеломические животные (*Acoelomata*); 2) целомические (*Coelomata*).

Целомические билатеральные животные распадаются на две большие группы первичноротые (*Protostomia*) и вторичноротые (*Deuterostomia*).

В настоящее время группа вторичноротых представляется как цельная, таксономическая структура которой устоялась. В отношении первичноротых исследователи имеют альтернативные взгляды. Установление иерархии и степени родства, составляющих эту группу таксонов предполагает дальнейшее изучение.

Контрольные вопросы

1. Теории происхождения многоклеточных животных.
2. Типы яиц и типы дробления яиц.
3. Гастрюляция и способы гастрюляции.
4. Зародышевые пласты и их формирование.
5. Классификация животных.

ЛЕКЦИЯ 5. МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ: ПЛАСТИНЧАТЫЕ ЖИВОТНЫЕ И ГУБКИ. СТРОЕНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ. КЛАССИФИКАЦИЯ

5.1. Тип Пластинчатые (*Placozoa*)

Надраздел *Phagocytellozoa* включает самых примитивных многоклеточных животных, к которым относится только один тип Пластинчатые. У них только два типа клеток, нет рта, пищеварительной полости, отсутствуют сформированные ткани, органы. По своей организации они сходны с гипотетическим предком – фагоцителлой, что дало основание для названия надраздела.

Характерная черта этой группы, к которым принадлежат *Trichoplax* - существо в виде тонкой пластинки и 2-х слоев жгутиковых клеток, между которыми залегают отропчатые клетки. Рот, кишечник, нервная система и мускулатура отсутствует. Все внутреннее пространство заполнено массой разнообразных амебоидных клеток, способных перемещаться посредством псевдоподий.

В 1883 г. Ф. Шульце впервые описал многоклеточных животных, назвал их *Trichoplax adhaerens*. Т. Крумбах в 1907 г. предположил, что это животное – личинка медузы. В 1971 г. К. Грелль обнаружил женские половые клетки у этого животного, что позволило отнести животных к взрослым организмам. В 1973 г. А. В. Иванов отнес тип пластинчатых в надраздел *Phagocetellozoa* подцарства *Metazoa*. В настоящее время можно уверенно говорить об их обособленном от собственно многоклеточных животных положении, но нет единого мнения по поводу близости с губками.

По классификации В. В. Малахова (2003) вместе с типом *Porifera* (Губки) пластинчатые составляют подцарство

Prometazoa. Согласно проекту «Systema Naturae, 2000», пластинчатых животных относят к подцарству *Mesozoa*.

К типу пластинчатых (*Placozoa*) (в составе класса *Placozoa*) относятся два вида одного рода (*Trichoplax*) животных. Трихоплакс – морские обитатели размером не более 4 мм. Тело не имеет определенной симметрии (анаксонная симметрия), постоянно меняет форму, напоминает большую амёбу.

Выделяют «брюшную» и «спинную» сторону. Клетки брюшной стороны высокие, со жгутиком. Спинной клеточный слой обладает признаками погруженного эпителия. Для клеток этого слоя характерно: цитоплазматическая пластинка со жгутиком и погруженное клеточное тело с ядром. Границы между соседними клетками отсутствуют. Базальная мембрана под покровными клетками отсутствует. Внутреннее пространство заполнено отростчатыми (волокнистыми) клетками. Отростки контактируют друг с другом и клетками спинного и брюшного слоя. В отростках этих клеток найдены актиновые филаменты, ответственные за клеточную подвижность. Волокнистые клетки содержат крупные вакуоли, внутри которых находятся бурые тела – пищеварительные вакуоли. Волокнистые клетки – наиболее специализированные клеточные элементы трихоплакса. Они содержат митохондриальные комплексы (скопления митохондрий). Ядра волокнистых клеток тетраплоидные, клетки спинного и брюшного слоя имеют диплоидный набор хромосом (Малахов, 2001).

Питание животных происходит двумя способами: внешнее пищеварение. Клетки «брюшной» стороны выделяют ферменты. Во время питания организм изгибается, приподнимает центральную часть тела, образуется «карман», в котором переваривается пища; фагоцитоз. Пищу захватывают отростки волокнистых клеток через проме-

жутки между клетками спинного слоя. Пищевые частицы оказываются в пищеварительных вакуолях.

Размножаются животные бесполом и половым способом. Бесполое размножение: деление надвое и почкование. Мелкие «бродяжки» формируются по краю пластинки трихоплакса, в месте соединения брюшного и спинного слоя. Они плавают, используя жгутики.

Половое размножение. Мужские половые клетки были найдены только в 1981 г. Однако половое размножение открыто раньше. Оно установлено по первичной оболочке, появляющейся вокруг каждого яйца. Женские половые клетки, предполагается, образуются из клеток вентральной стороны животного, которые дифференцируются и погружаются вглубь тела. Дробление оплодотворенной яйцеклетки полное равномерное.

5.2. Тип Губки (*Porifera*)

Долгое время губок считали промежуточными формами (*Zoophyta*) между растениями и животными.

Впервые в 1765 г. Р. Эллис обнаружил голозойный тип питания. Р. Грант (1836 г.) выделил губок в самостоятельный тип. А в 1874–1879 гг. И. И. Мечников, Ф. Шульц, О. Шмидт исследовали строение и развитие губок.

Известно около 5 тысяч видов губок. Это водные, главным образом морские, животные. Они ведут прикрепленный образ жизни. Большая часть колониальные животные, редко – одиночные. Для существования губок необходимы следующие условия: субстрат для прикрепления. Предпочитают каменистый грунт; нормальная соленость воды; теплые водоемы; интенсивная смена окружающей воды

Губки имеют форму мешка или бокала, основанием прикрепляются к субстрату, устьем (оскулюмом) обраще-

ны кверху (рис. 6). Стенки пронизаны многочисленными порами (остиями).

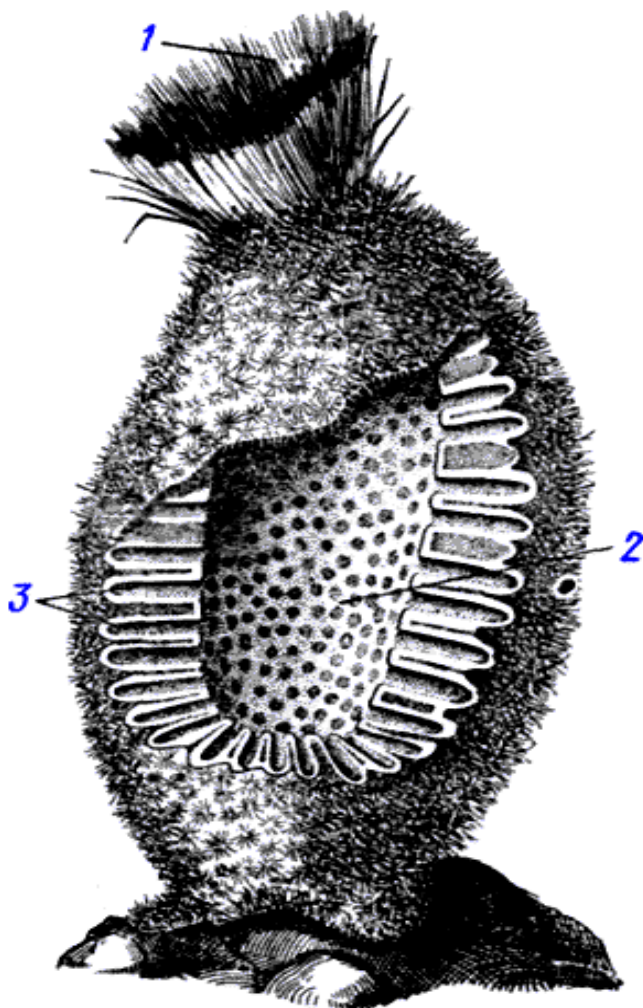


Рис.6. Губка *Sycon raphanus*: 1- устье «оскулюм», 2- полость тела – атриум, 3- каналы

Тело губок состоит из двух слоев клеток: *пинакодермы* (формируется из покровных клеток пинакоцитов) и

хоанодермы (этот внутренний гастральный слой образуется из воротничковых клеток хоаноцитов), между которыми располагается мезохил (мезоглея) – это совокупность межклеточного матрикса (студенистое вещество) и разнообразных клеток. У большинства губок мезохил (мезоглея) сильно утолщенный, и здесь расположены отдельные клеточные элементы. К ним относятся: *пинакоциты* – образуют наружный слой тела – пинакодерму; *пороциты* – клетки с каналами, входят в состав наружного слоя; *хоаноциты* – воротничковые клетки внутреннего слоя – хоанодермы; *колленциты* – клетки (как и нижеследующие) расположены в мезохиле, опорная функция; *археоциты* – амeboидные клетки с многочисленными лизосомами. Они способны к фагоцитозу, участвуют в пищеварении, обеспечивают транспорт в организме. Эти клетки могут превращаться в любые клетки; *лофоциты* – похожи на археоциты, они синтезируют коллаген, перемещаясь по мезохилу, пополняют коллагеновые волокна; *миоциты* – мускульные клетки, содержат актин и миозин; *ооциты и сперматоциты* – предшественники половых клеток; *склеробласты* (склероциты) и спонгиобласты (*спонгоциты*) – участвуют в образовании скелета.

Скелет роговой, известковый, кремневый, либо сочетание органического и минерального скелетов. Минеральный скелет образуют иглы (*спикулы*); кремневый формируется внутриклеточно, известковые иглы образуются внеклеточно. Спикулы различной формы подразделяются на мегасклеры и микросклеры. Органический скелет образуется между спонгоцитами. Скелет объединяет отдельные клетки в организм.

Наиболее деятельными клетками являются хоаноциты. Они выполняют три функции: движение воды, отлов добычи, внутриклеточное переваривание пищи. Большинство типов клеток способны менять строение и функции.

Губки в большинстве своем сидячие животные, некоторые способны к ограниченному передвижению. Это достигается благодаря амебоидному движению пинакоцитов и других клеток (скорость 1–4 мм в день), губки могут сокращаться и изменять диаметр оскулюма (функция клеток миоцитов).

Внутренняя полость губки – атриум (спонгоцель). В ней пищеварение не происходит. Пищеварение – функция клеток. Губки – фильтраторы. Фильтры – это приводящие каналы. Система, по которой циркулирует вода в организме губок, называется водоносной системой. Ток воды создается биением ресничек хоаноцитов. Пища с током воды поступает через пороциты. Мелкие частицы поглощают хоаноциты путем фагоцитоза или пиноцитоза.

Частицы среднего размера поглощают путем фагоцитоза эндопинакоциты (выстилают приводящие и отводящие каналы) и археоциты. Крупные частицы, которые не проходят через пороциты, фагоцитируют клетки экзопинакодермы. Непереваренные остатки пищи и неорганические остатки, попавшие с током воды, выводятся через оскулюм. Застрявшую в приводящем канале минеральную частицу фагоцитирует археоцит, переносит ближе к выходу водоносной системы и путем экзоцитоза выводит в отводящий канал.

Различают три типа морфологического строения губок: *аскон*, *сикон* и *лейкон*. Они отличаются объемом мезохила и местом расположения хоаноцитов. Хоаноциты в асконе выстилают атриальную полость; в сиконе расположены в карманах – углублениях в мезохиле, а в лейконе – в камерах. Камеры каналами связаны с наружным слоем губки и полостью. В разных классах губок имеются представители с разным морфологическим строением.

У стеклянных губок отсутствует пинакодерма и хоанодерма, покровы образованы многочисленными тяжами,

которые называются *трабекулярным синцитием* и хоаносинцитием соответственно. Над поверхностью хоаносинцития располагаются воротничковые тела. Группа воротничковых тел занимает отдельный карман, окруженный трабекулярной сетью, и напоминает жгутиковый канал сиконоидных губок. Внутри каждого тяжа трабекулярного синцития тянется мезохил.

Губки размножаются бесполом и половым способом.

Формами бесполого размножения являются:

- Наружное почкование. Оно может осуществляться разными способами: участвуют в построении почки все слои животного и атриальная полость; образование почки из скопления археоцитов на поверхности животного; образование почки из археоцитов вне животного (характерно для губки геодии).

- Внутреннее почкование. Существует у пресноводных губок и некоторых морских. Этот тип почкования происходит ближе к осени. В мезохиле образуются геммулы – шаровидные скопления археоцитов, окруженные оболочкой. Губка погибает. Оболочку формируют спонгоциты. Оболочка может включать спикулы. На одном полюсе остается микропиле.

- Соматический эмбриогенез – образование животного из скопления любых клеток.

Половое размножение губок. Губки раздельнополые и гермафродиты. Оплодотворение происходит в организме. Переносят половые клетки хоаноциты. Дробление яйца происходит в материнском организме. У немногих зигота выносятся из организма.

Развитие сопровождается инверсией (сменой положения) клеток. Явление смены впервые было описано И. Деляжем в 1892 г. Половое размножение губок варьируется.

У губок выделяют несколько типов личинок: *целобластула* (у некоторых известковых губок, напр., у *Clathrina*), *амфибластула*, *паренхимула*, *трихимелла*.

У части известковых губок формируется *целобластула*, клетки которой имеют жгутики. Целобластула покидает материнский организм, отдельные клетки стенки бластулы вползают в ее полость, теряя жгутики (напоминает иммиграцию). Полая целобластула превращается в лишенную полости *стерробластулу*.

Личинка *паренхимула* характерна для большинства обыкновенных губок. Продукт дробления – *стерробластула*: на поверхности жгутиковые клетки, внутри клетки многих типов.

Личинка *трихимелла* характерна для стеклянных губок. Представляет собой стерробластулу со жгутиковыми клетками по экватору. Внутри клетки различных типов. Личинка оседает на дно, происходит процесс иммиграции клеток: жгутиковые клетки погружаются внутрь, клетки внутреннего слоя выходят на поверхность.

У большинства известковых губок личинка – *амфибластула*. Для нее характерны клетки двух типов: жгутиковые на переднем полюсе (жгутики погружены в бластоцель) и безжгутиковые на заднем. Происходит *экскурвация* (выворачивание через отверстие клеток со жгутиками), отверстие зарастает. Амфибластула покидает материнский организм.

Личинки плавают, оседают на дно водоема, и происходит процесс перегруппировки клеток.

Обоснование инверсии дано в гипотезе В. Н. Беклемишева. Согласно этой гипотезе жгутиковые клетки (кинобласт) свободноплавающих бластул выполняют двигательную функцию, у личинки после прикрепления к субстрату двигательная функция переносится внутрь тела. По мере погружения внутрь другие клеточные элементы, входящие

в состав плавающей личинки, образуют наружный слой животного.

Классификация губок. Согласно современной классификации, губок подразделяют на два подтипа и три класса по особенностям строения (Рупперт, 2008):

1) **подтип *Symplesma*** (класс *Hyalospongiae* - Стекланные губки). Морские, преимущественно глубоководные. Преобладают одиночные сиконоидного морфотипа. Скелет - кремневый;

2) **подтип *Cellularia*** (класс *Calcarea* - Известковые губки). Морские, преимущественно населяют мелководье. Одиночные и колониальные. Встречаются все морфотипы. Иглы известковые одноосные, трехосные и четырехосные. Класс *Demospongiae*. Обыкновенные губки. Морские и пресноводные. Форма и размер варьируются. Скелет кремневый, спонгиновый или сочетание того и другого. Характерные представители класса геодии, пробковые губки, сверлящие губки, туалетные губки, бадяги, байкальские губки семейства *Lubomirskiidae*, являющиеся эндемиками.

Существуют и другие классификации, где губки, имеющие в составе скелетных образований кремневые элементы (*Demospongia*, *Hyalospongiae* и др.), объединяются в один подкласс, а имеющие известковый скелет – в другой (Малахов, 2003). По некоторым представлениям, губки – сборная группа, представленная несколькими типами.

По В.А. Догелю (1981) тип Губки (*Spongia*) подразделяется на 3 класса – Известковые губки (*Calcarea*), Стекланные губки (*Hyalospongia*) и Обыкновенные губки (*Demospongia*).

Контрольные вопросы

1. Внешнее строение пластинчатых животных (симметрия, строение клеток спинной и брюшной стороны).

2. Внутреннее строение пластинчатых животных.
3. Питание пластинчатых животных.
4. Размножение трихоплакса.
5. Систематическое положение губок. Классификация.
6. История изучения губок. Места обитания и видовое разнообразие.
7. Внешнее строение губок.
8. Клеточные слои. Мезохил (Мезоглея).
9. Внутреннее строение губок, клетки и их функции.
10. Покровы стеклянных губок.
11. Морфотипы губок.
12. Бесполое размножение губок (почкование, соматический эмбриогенез).
13. Половое размножение губок.
14. Типы личинок и их строение. Инверсия.
15. Значение губок в жизни природы и человека.
16. Классификации животных.

ЛЕКЦИЯ 6. КЛАССИФИКАЦИЯ РАДИАЛЬНО СИММЕТРИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ КНИДАРИЙ

6.1. Общая характеристика *Radiata*

Книдарии, т.е. стрекающие животные относятся к подцарству настоящих многоклеточных животных (*Eumetazoa*), разделу *Radiata* (*Diploblastica*, т.е. двуслойные лучистые животные).

Радиально симметричные животные характеризуются следующими чертами организации:

1) лучевая симметрия тела. Тело обладает гетероплярной осью, которая проходит через два полюса тела животного. Различают оральный и аборальный полюсы. Через ось симметрии можно провести несколько плоскостей симметрии;

2) двухслойные животные. В процессе онтогенеза тело животных формируется из двух листков: эктодермы и энтодермы. Двухслойные животные включают типы стрекающих животных (кишечнополостные *Coelenterata* по другим классификациям) (*Cnidaria*) и гребневиков (*Ctenophora*).

Стрекающие и гребневики близки по организации. Их долгое время объединяли в один тип. Однако первые обладают стрекательными клетками, а у гребневиков таковые отсутствуют, поэтому их называли нестрекающими (*Acnidaria*). Различия выявляются и в онтогенезе.

История изучения этих животных связана с именами многих исследователей. А именно, Аристотель сделал первые описания, он объединил их в группу стрекающих животных, отмечал, что в этих организмах смешивается природа животных и растений.

Гай Плиний говорил о двойственности природы животных. Пейсоннель (1723 г.) – при описании рифов отметил, что их образуют колониальные животные, обладающие массивным скелетом.

А. Трамбле (1744 г.) опубликовал мемуары о пресноводном полипе, где рассматривает строение, питание, размножение, регенерацию гидры.

В середине 19 века Р. Лейкарт выделяет самостоятельный тип – кишечнополостных животных (*Coelenterata*) из типа *Zoophyta*.

Труды В.Н. Беклемишева положили основу современным знаниям анатомии и эмбриологии многих групп беспозвоночных, в т. ч. и радиально симметричных животных.

К. В. Беклемишев исследовал колониальных кишечнополостных, разработал классификацию колоний.

Д. В. Наумов изучал строение и развитие кишечнополостных, многие его работы посвящены исследованию медуз.

И. И. Гительзон исследовал свечение медуз, коралловых полипов и других животных.

Я. Д. Киршенблат изучал телергоны кишечнополостных животных.

Стрекающие – преимущественно морские животные, ведут прикрепленный или плавающий образ жизни. Известно более 10 тысяч видов.

6.3. Общая характеристика типа Кишечнополостные (*Coelenterata*)

Кишечнополостные, главным образом морские животные, реже пресноводные, ведущие сидячий или плавающий образ жизни (более 10 тыс. видов). Они имеют 2 поколения: полипы(одиночные и колониальные) и медузы. У тех и других имеется центральная гастральная полость, выстланная энтодермой. По теории "гастреи" предковый

"полип" выводится из прикрепленной к субстрату гастрюлы.

Кишечнополостные:

- Двухслойные животные. Между эпидермисом и гастродермисом располагается мезоглея либо в виде базальной пластинки, либо в виде студенистого вещества. Мезоглея напоминает по строению мезохил губок. Мезоглея – студенистый внеклеточный матрикс – залегает между двумя эпителиальными слоями. Главная функция – опорная; важную роль играет в локомоции (плавание медуз), обеспечивает стабильность условий и поступление питательных веществ к мышцам, нервам, половым клеткам.

- Симметрия радиальная, у некоторых представителей имеются элементы билатеральной симметрии.

- Известны две формы существования: полип и медуза. Обе жизненные формы могут чередоваться в жизненном цикле одного и того же вида. Возможно подавление одной из них. Это явление носит название гипоморфоз.

- Характерно присутствие книдоцитов (или книдобластов). Книдоцит является сенсорной и эффекторной клеткой, играет роль в захвате добычи и защите. Внутри располагается книда (стрекательная капсула со стрекательной нитью). По новым сведениям, различают следующие типы книд: *нематоцисты*, *спироцисты* и *птихоцисты*. Нематоцисты (пеллетранты) толстостенные, встречаются у всех книдарий (известно 30 типов, все обжигающие и ядовитые относятся к ним, нить часто вооружена шипами). Спироцисты (вольвенты) тонкостенные, нить свернута в спираль, несет клейкие волоски. Птихоциста (глютинанты) с липкой нитью без клейких волосков, нить не скручена в спираль, имеет многочисленные петли. В последнее время нематоцисты подразделяют на *стомокниды* и *астомокниды* (имеющие и не имеющие терминальное отверстие на отростке, соответственно). Примерами астомокнид служат ропало-

немы с булавовидным отростком и десмонемы со спирально завитым отростком. Десмонемы (бывшие вольвенты) закручиваются вокруг щетинок жертвы. Располагаются книдоциты в основном эпидермисе. На отдельных участках тела книдоциты образуют скопления.

- Пищеварительная система – гастральная или гастроваскулярная полость. Пищеварение полостное и внутриклеточное. Непереваренные остатки пищи выводятся через ротовое отверстие. Функции гастральной полости: пищеварительная, циркуляторная, адсорбционная, иногда служит гидроскелетом и выводковой камерой для развивающихся зародышей.

- Имеются настоящие, хотя и малодифференцированные, ткани.

- Нервная система диффузного типа. Состоит из чувствительных нейронов, расположенных поверхностно, двигательных нейронов (мотонейроны), вставочных нейронов. Нейроны связаны друг с другом отростками, которые проходят через мезоглею и образуют две сети. Одна сеть залегает в основании эпидермиса, а другая в основании гастродермиса. Органы чувств (глаза,статоцисты) развиты у медуз.

- Органы выделения отсутствуют.

- Дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

- Животные раздельнополые и гермафродиты.

- Размножение половое и бесполое. Личинка – планула.

Многие представители образуют колонии, которые могут состоять из полипов, медуз либо особей обоих типов. Различают следующие типы колоний: постоянные и временные. *Постоянные колонии* состоят из одинаковых особей (мономорфные) или особей, различающихся строением и функциями (полиморфные колонии). В колонии выделяют отдельных полипов (зооиды), столоны (выросты

стенки тела полипов, в них заходит гастральная полость), гидроризу (совокупность столонов). По форме колонии делятся на следующие типы: *столонциальные* (стелящиеся), колонии с ценосарком – корковые (тканевая структура в виде мембраны или мясистой массы, от которой отходят зооиды) и *древовидные*.

Колонии кораллов иногда обладают большими размерами. Различают следующие типы коралловых построек: береговые рифы, барьерные рифы, атоллы и банки. Первая научная теория происхождения коралловых построек была предложена Ч. Дарвиным в 1836 г. Ч. Дарвин считал, что барьерные рифы и атоллы образуются из береговых рифов.

6.4. Классификация Кишечнополостных

По современной классификации тип Кишечнополостных, т.е. тип Стрекающих подразделяется на два подтипа *Anthozoa* и *Medusozoa*.

- Подтип *Anthozoa* представлен классом того же названия (Рупперт и др., 2008). *Anthozoa* делится на подклассы *Hexacorallia (Zoantharia)* и *Octocorallia (=Acyonaria)*. Число щупалец у представителей шестилучевых полипов варьируется, у восьмилучевых их 8. В состав подкласса *Hexacorallia* входят 6 отрядов. Наиболее представительными являются следующие группы.

Отряд *Actiniaria* – одиночные полипы, несут 6 или более 8 щупалец, у некоторых щупальца ветвятся, иногда редуцированы. Число септ не меньше 12, сифоноглифов обычно два. Опорную функцию выполняет гастральная полость.

Отряд *Madreporaria (Scleractinia)* – одиночные и колониальные животные, развит экзоскелет.

Подкласс *Octocorallia* представлен преимущественно колониальными животными. В колониях некоторых выра-

жен диморфизм полипов (аутозоиды – питание, сифонозоиды – ток воды, расправление колонии, иногда половое размножение). Известно 6 отрядов, в том числе *Gorgonacea* (горгонии), *Pennatularia* (морские перья).

• Подтип *Medusozoa* включает представителей следующих классов:

Класс *Hydrozoa* – Гидроидные.

Э. Рупперт и др. (2008) выделяют 5 отрядов. Наиболее представительные из них:

отряд *Anthoathecatae* (*Athecata*) – представитель гидра;

отряд *Leptothecatae* (*Thecata*) – представитель обелия;

отряд *Siphonophora* – сифонофоры. Некоторые исследователи выделяют сифонофор в самостоятельный класс (Малахов, 2003).

Класс *Scyphozoa* – Сцифоидные

Класс *Cubozoa* – Кубоидные

Выделение *Cubozoa* из *Scyphozoa* основывается на форме зонтика медузы, способе формирования медузы из сцифистомы, различиях в эмбриональном развитии (гастрюляция, деляминация).

По классификации В.А. Догеля (1981) тип Кишечнополостные распадается на классы: *Hydrozoa* (Гидрозои); *Scyphozoa* (Сцифоидные медузы), *Anthozoa* (Коралловые полипы).

Класс Гидрозои (*Hydrozoa*) включает 2 подкласса: Гидроидные (*Hydroidea*) и Сифонофоры (*Siphonophora*). К гидроидным относятся отряды: *Leptolida*, *Chondrophora*, *Trachylida*, *Hydrida*.

Класс Сцифоидные медузы (*Scyphozoa*) представлены отрядами *Stauromedusae*, *Cubomedusae*, *Coronata*, *Saemaeostomeae*, *Rhizostomida*.

К классу Коралловые полипы (*Anthozoa*) относится 2 современных и 3 вымерших подклассов.

Подкласс 1. Восьмилучевые кораллы(*Octocorallia*)
Отряды: Альционарии (*Alcyonaria*), Горгонарии, или роговые кораллы(*Gorgonaria*), морские перья(*Pennatularia*).

Подкласс 2. Шестилучевые кораллы(*Hexacorallia*).
Делятся на 5 отряда, из которых наиболее многочисленны отряды актиний (*Aktiniaria*) и мадрепоровые (*Madreporaria*).

Подкласс 3. Четырехлучевые кораллы (*Tetracorallia*, s. *Rugosa*)

Подкласс 4. Табуляты (*Tabulata*). Вымершие колониальные, реже одиночные кораллы.

Подкласс 5. Гелиолитиды(*Heliolitidae*). Вымерли в полеозое, исключительно колониальные виды.

6.5. Строение и размножение полипов

Хотя структуры тела *Cnidaria* (*Coelenterata*) могут быть билатерально симметричными, для них характерна четырёх- или n-лучевая радиальная симметрия вокруг главной оси (монаксонно-гетерополярной оси тела). Эта ось проходит от проксимального полюса (подошва, анимальный полюс, личиночная теменная пластинка) к дистальному полюсу (ротовое поле, вегетативный полюс, регион эмбрионального первичного рта). Нагляднее всего основной план строения книдарий выражен у полипа: это трубко- или мешковидный организм. Обычно полипы прикрепляются к субстрату своими подошвами. Единственное отверстие тела, окружённое щупальцами, свободно расправленными в воде, действует одновременно как рот и как анус. Полип соответствует типу жизненных форм сидячих ловцов, снабжённых щупальцами (глотателей), которые выводят непереваренные остатки пищи через рот. От поли-

пов выводят исходно пелагических медуз, колоколовидная форма которых делает возможным их плавание толчками.

У книдарий (*Cubozoa*, *Scyphozoa*, *Hydrozoa*) медузы несут зародышевые клетки и служат для распространения вида. Как правило, медуза образуется от полипа: прямым превращением (метаморфоз) у *Cubozoa*, при образовании особых поперечных перетяжек и терминальном отделении (стробилиция) у *Scyphozoa* или посредством бокового почкования у *Hydrozoa*. Полип образуется в результате полового размножения медузы через стадию личинки (планулы).

Ткани книдарий — это, прежде всего, эпителии. Эпидермис образует покров тела, а *гастродермис* выстилает кишечный мешок (гастральную полость, гастроваскулярную систему); мезодерма отсутствует.

В теле полипа различают три главных отдела: 1) проксимальный (аборальный) конечный отдел, обычно образующий подошву, — **прикрепительный (ножной) диск**, 2) цилиндрическое туловище и 3) дистальное ротовое поле (перистом) с единственным отверстием тела (**ротанус**) в центре и **ловчими щупальцами** по периферии.

Полипы четырёх групп книдарий различаются между собой характерными признаками. Полипы *Anthozoa* имеют выстланную эктодермой глотку (*pharynx*) с одним или двумя глоточными желобками (*сифоноглифами*), густо покрытыми ресничками. Их гастральная полость разделена септами (неполными продольными перегородками) на гастральные карманы или компартменты. Число септ (и, соответственно, карманов) может быть восемь, шесть или кратным шести (иногда много сотен). Септы несут продольную мускулатуру (саркосепты), половые клетки, а на свободном конце — гастральные филаменты, снабжённые стрекательными клетками, железами и ресничками.

Сцифоидные полипы, напротив, постоянно имеют только четыре септы (тениолы) и четыре гастральных кармана. Внутри этих септ проходят септальные воронки — впячивания ротового диска, выстланные эпидермисом и мускулатурой.

Сравнительно просто устроены мешковидные полипы Cubozoa и Hydrozoa, у которых отсутствуют септы и гастральные карманы.

Класс Гидрозои

Известно около 3 тыс. видов. Большинство – колониальные животные. В жизненном цикле представлены либо полипы, либо медузы, но часто поколения медуз и полипов чередуются. Нематоциты залегают только в эпидермисе, известно 23 разновидности, среди них глютинанты и пенетранты. Мезоглея не содержит клеток.

Строение, размножение гидры

Гидра – одиночный пресноводный полип (рис.7). Основные признаки строения:

- Тело удлинённое, прикрепляется к субстрату подошвой, которая заканчивает стебелек. На противоположном конце – ротовом или оральном полюсе – располагается ротовой конус (гипостом), окруженный щупальцами. Число щупалец варьируется. Эпидермис и гастродермис разделены базальной мембраной. Гастральная полость продолжается в щупальца.

- Эпидермис состоит из нескольких типов клеток: эпителиально-мускульных, интерстициальных (промежуточные и резервные), книд.

- Интерстициальные клетки (обнаружены только у гидроидных) формируются в энтодерме зародыша, позже мигрируют во все ткани взрослого животного. Из резервных клеток развиваются железистые клетки, гаметы и книдоциты.

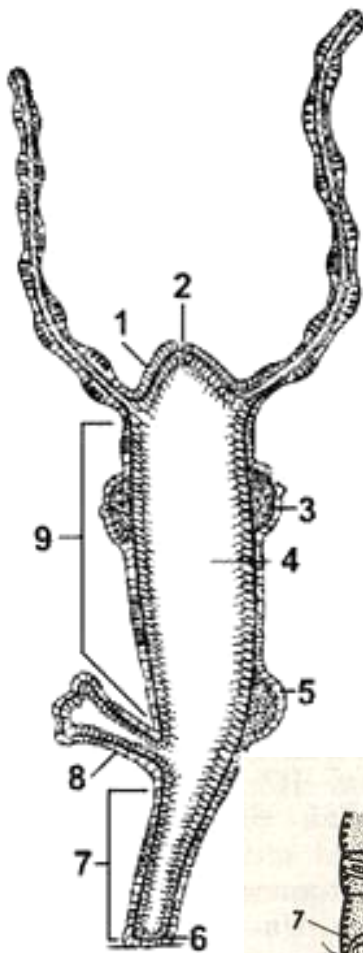
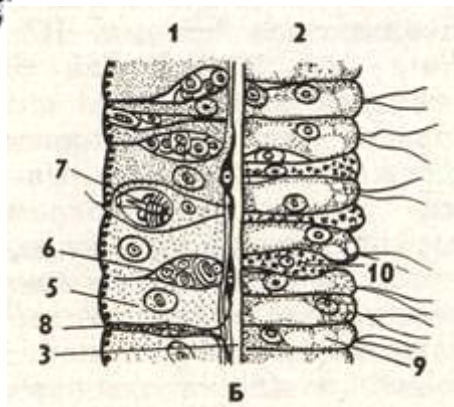


Рис.7. Продольный разрез стебельчатой гидры (А): 1- ротовой конус(гипостом), 2- ротовое отверстие, 3- мужские гонады, 4-гастральная полость, 5- яйцеклетка, 6- подошва, 7- стебелек, 8- почка, 9 – желудочный отдел;

(Б): 1. Эктодерма. 2. Энтодерма. 3.Базальная мембрана. 5.Эпителиально-мышечная клетка. 6.Интерстициальные клетки. 7.Стрекательные клетки. 8.Чувствующая клетка. 9. Пищеварительная клетка. 10. Железистая клетка.



- Гастродермис состоит из эпителиально-мышечных клеток и железистых клеток. Эпителиально-мышечные клетки со жгутиками, они способны образовывать псевдоподии, с помощью которых гидра захватывает пищу. Железистые клетки выделяют пищеварительные ферменты в гастральную полость.

- Гидры раздельнополые или гермафродиты. Оплодотворение происходит в организме. Женские половые клетки располагаются ближе к подошве животного, мужские формируются ближе ко рту. Половое размножение гидр наступает с приближением холодов. Оплодотворенные яйца окружены оболочкой, остаются в покоящемся состоянии до весны. Гидра погибает. Бесполое размножение гидр осуществляется путем почкования.

Строение, размножение обелии

Обелия – колониальный морской гидроидный полип. Для строения характерно:

- Колония имеет вид деревца или кустика и состоит из особей двух типов: гидрантов и гонангиев. Снаружи тело колонии одето оболочкой – перидермой, образующей перетяжки. Функция перидермы защитная и опорная.

- Гидранты по строению напоминают гидр, окружены *текой* (чашечка), образованной перидермой. В отличие от гидр гидранты не имеют пищеварительной полости в щупальцах, гастральные полости гидрантов сообщаются друг с другом.

- Гонангии представляют собой измененный полип – *бластостиль* в форме стебелька, не имеет рта и щупалец. Окружен бластостиль текой – *гонотекой*. На бластостиле образуются и отпочковываются медузы – носители половых клеток.

- Бесполое размножение происходит путем почкования. Образуются колонии.

Строение, размножение сифонофор

Siphonophora – колониальные животные. Выделяют несколько типов зооидов: *зооиды–полипы* представлены *гастрозооидами*, дактилозооидами и гонозооидами. Гастрозооиды имеют щупальца с нематоцитами. Дактилозооиды (*пальпаны* или чувствительные зооиды). *Гонозооиды* несут либо почки медузоидные, либо гонофоры, у некоторых видов гонофоры в виде медуз.

Зооиды-медузы представлены *нектофорами* (плавающие колокола), *гонофорами*, *брактами* (желеобразные толстые кроющие пластинки, которые нависают над другими зооидами). Сифонофоры – гермафродиты. Размножение половое.

Класс Anthozoa – коралловые полипы, наиболее крупный таксон. Объединяет более 6 тыс. одиночных и колониальных видов. Мезоглея содержит клетки нескольких типов, называется *цененхимой*. Книды всех типов. Исключительно морские животные. Большинство полипов колониальные, актинии одиночные. Размеры тела варьируются. Строение полипа характеризуется следующими чертами:

- Оральный конец тела уплощенный, образует ротовой диск, посередине которого расположен *манубриум* (гипостом) – возвышение, несущее рот. Ротовой диск окружен щупальцами, щупальца полые. На аборальном полюсе одиночных полипов тело образует подошву.

- Мышцы. Эпидермальный мышечный слой образован продольно ориентированными волокнами, гастродермальный – кольцевыми в стенках тела, глотке, продольными и радиальными мышцами в септах. Продольные мышцы в септах актиний – ретракторы.

- Нервная система состоит из двух эпителиальных сетей – эпидермальной и гастродермальной. Они объединяются в районе глотки, местах присоединения септ к ор-

альному диску, подошве и других местах тяжами, проходящими через мезоглею.

- Гастральная полость устроена сложно. Рот ведет в глотку, она выстлана эпидермисом. В глотке располагаются желобки – *сифоноглифы* (восьмилучевые кораллы имеют 1, шестилучевые, как правило, 2 сифоноглифа). Гастральная полость поделена перегородками (септами) на камеры. Септы подразделяются на полные и неполные. На перегородках размещены мышечные валики. Гастродерма каждой перегородки образует мезентериальные нити с железистыми клетками. У некоторых актиний от септ отходят *аконциии* – скрученные нити с многочисленными книдами, используются для защиты, захвата добычи.

- Коралловые полипы имеют скелет. Скелет шестилучевых полипов наружный (экзоскелет), восьмилучевых полипов внутренний (эндоскелет) и внешний. Актинии и некоторые восьмилучевые кораллы лишены скелета.

- Газообмен осуществляется путем диффузии. Газообмену способствуют токи жидкости над гастродермой и эпидермисом, обусловленные биением ресничек.

- Животные раздельнополые и гермафродиты. Половые железы развиваются под гастродермой перегородок и представляют собой скопления половых клеток. Выводные протоки отсутствуют. Оплодотворение внешнее.

Дробление яиц коралловых полипов полное, равномерное. У восьмилучевых кораллов образуется морула, гастрюляция осуществляется путем *деляминации*. У шестилучевых полипов образуется бластула, гастрюляция осуществляется путем инвагинации. Личинка – планула.

- Широко распространено бесполое размножение путем деления, фрагментации и почкования полипов.

6.6. Строение и размножение медуз

Медузы характерны для представителей классов *Hydrozoa* и *Scyphozoa*. Это подвижные одиночные животные. Они обладают рядом общих признаков в строении:

- Медуза имеет вид колокола или зонтика; наружная выпуклая сторона называется эксумбреллой, внутренняя вогнутая – субумбреллой. От центральной поверхности зонтика отходит манубриум (ротовой стебелек) со ртом на свободном конце.

- Мезоглея хорошо развита.

- По краю зонтика располагается кольцевая мускулатура. Под поверхностью субумбреллы располагается кольцевая корональная поперечнополосатая мышца. Ее антагонистом является мезоглея.

- В центре колокола располагается свисающий ротовой стебелек, на конце рот. Гастровакулярная система включает желудок, радиальные каналы, объединенные кольцевым каналом.

- Нервная система диффузного типа, имеется два нервных кольца из скопления нервных клеток. Наружное нервное кольцо чувствительное, внутреннее двигательное.

- Развита органы чувств. Они представлены органами зрения и равновесия. Глаза четырех типов: пятно, ямка, бокал, пузырек. Органы равновесия представляют собой замкнутый пузырек –статоцист. Пузырек выстлан эктодермальным эпителием с чувствительным волоском – жгутиком, заполнен жидкостью. Одна из клеток пузырька впячивается внутрь, в ней имеются конкреции углекислой извести. Это статолиты – слуховые камушки.

- Животные раздельнополые, протоки половых желез отсутствуют.

Кроме общих признаков, гидроидные и сцифоидные медузы имеют и отличительные признаки.

Для *гидроидных медуз* характерно следующее (рис.8):

- парус (велум) – кольцевой выступ с внутренней стороны зонтика;
- щупалец четыре, множество, либо отсутствуют;
- ротовой стебелек гладкий либо с лопастями или щупальцами;
- желудок гастроваскулярной системы размещается в ротовом стебельке. Радиальных каналов 4 или число, кратное 4. Каналы имеют железистые стенки;
- органы чувств размещены по краю зонтика;
- половые железы располагаются на ротовом стебельке в эпидермисе или под радиальными каналами пищеварительной системы (гастродермисе).

Для *сцифоидных медуз* характерно следующее (рис.9):

- парус отсутствует;
- ротовой стебелек с лопастями;
- щупальца по краю зонтика могут отсутствовать;
- мезоглея содержит амебоциты;
- в стебельке размещается глотка;
- желудок с четырьмя карманами, в них располагаются гастральные нити с железистыми клетками и нематоцитами;
- радиальные каналы многих видов медуз ветвятся: по неветвящимся каналам жидкость направляется к периферии зонтика, а по ветвящимся возвращается в желудок. Каналы первого порядка начинаются в виде простой трубки на дне впячиваний, разделяющие карманы желудка. На уровне наружной границы карманов каналы дают две боковые веточки, которые разделяются еще несколько раз. Чем больше диаметр зонтика, тем больше образуется ветвлений. Каналы второго порядка отходят тремя ветвями от середины наружного края карманов желудка, две боковые ветви дают вторичные веточки. Каналы третьего порядка

не ветвятся, располагаются между каналами первого и второго порядка;

- на кольце нервной системы имеются ганглии – скопления нервных клеток. Место их положения соответствует размещению органов чувств;

- органы чувств размещены на *ропалиях*, они образованы производными гастродермы, мезоглеи и эпидермы. Сенсорные структуры включаютстатоцист, механорецептор и фоторецептор;

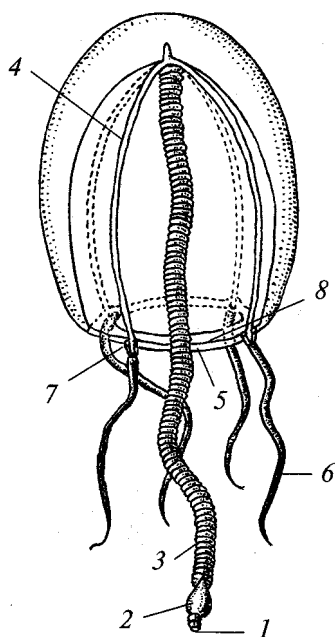


Рис.8. Гидроидная медуза *Sarta*:

1 — рот; 2 — ротовой стебелек с расположенной на нем гонадой (3); 4 — радиальные каналы; 5 — кольцевой канал; 6 — щупальца; 7 — глазки; 8 — парус

- большинство медуз раздельнополые. Гонады гастродермального происхождения. Оплодотворение наружное, встречается внутреннее. Некоторые вынашивают яйца на поверхности тела.

Оплодотворение медуз внешнее и внутреннее. Дробление яиц полное, равномерное. Образуется бластула.

У гидроидных медуз далее идет образование паренхимы путем иммиграции клеток бластулы в бластоцель, в дальнейшем формируется планула с гастральной полостью.

Планула плавает, оседает на дно, формируется полип. У некоторых гидроидных медузоидное поколение подавлено, и половые клетки формируются в медузоидах: гоно-

форах или споросарках на колонии полипов. У части видов подавлено полипоидное поколение. Гастрюляция сцифоидных медуз осуществляется путем инвагинации.

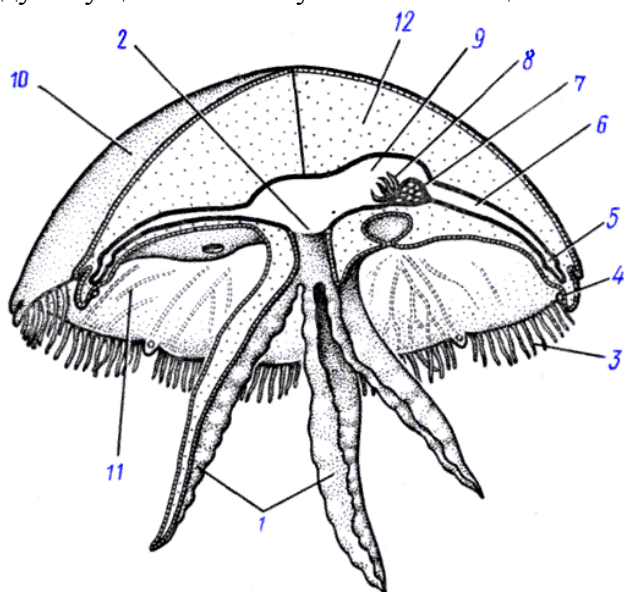


Рис.9. Схема строения сцифоидной медузы (из Байера); 1 – ротовые лопасти, 2 - ротовое отверстие, 3 - щупальца, 4 - ропалий, 5 – кольцевой канал, 6 - радиальный канал, 7 - гонада, 8 - гастральные нити, 9 - желудок, 10 - эксумбрелла, 11 - субумбрелла, 12 - мезоглея. Эктодерма показана штриховкой, энтодерма - черным

Личинка – планула. Прикрепившись ко дну, она превращается в полип – *сцифистому*, для нее характерны щупальца, глотка, перегородки в гастральной полости. У некоторых видов сцифистома образует колонии. Далее происходит поперечное почкование сцифистомы – стробилиция, образуется стробила. Стробила образована молодыми медузами, внешне напоминающими диски с вырезанными краями. Они отделяются от сцифистомы и превращаются в эфир – ювенильную стадию развития медуз.

Эфиры небольшого размера (1–4 мм в диаметре), имеют желудок, гастральные нити и восемь радиальных каналов. Это зачатки каналов 1-го и 2-го порядка, у некоторых видов и 3-го порядка. Кольцевой канал гастроваскулярной системы отсутствует. Свободные эфиры растут, претерпевают сложные перестройки: сглаживаются контуры тела, формируются ветви каналов пищеварительной системы, отрастают ротовые лопасти. Эфиры становятся медузами.

Таким образом, на примере развития сцифоидной медузы наглядно просматривается чередование полового и бесполого размножения, явления, которое было охарактеризовано нами ранее как метагенез. У некоторых видов медуз отсутствует стадия планулы, из яйца выходит медуза.

Темы для самостоятельного изучения

1. Филогения радиально симметричных животных.
2. Строение гребневиков (*Stenophora*).

Контрольные вопросы

1. История изучения стрекающих животных.
2. Видовое разнообразие кишечнополостных. Среды обитания.
3. Общая характеристика типа (особенности внешнего и внутреннего строения).
4. Классификация стрекающих животных.
5. Строение коралловых полипов (строение мышечной, пищеварительной, половой систем). Размножение.
6. Строение гидроидных полипов на примере гидры, обелии.
7. Бесполое размножение полипов.
8. Типы колоний стрекающих животных.

9. Коралловые рифы. Гипотезы происхождения барьерных и атолловых рифов.

10. Внешнее строение гидроидных и сцифоидных медуз. Органы чувств и их строение.

11. Внутреннее строение гидроидных и сцифоидных медуз.

12. Размножение медуз. Гипоморфоз.

13. Чередование поколений при размножении гидроидных и сцифоидных медуз.

14. Значение кишечнополостных в жизни природы и человека.

15. Филогения кишечнополостных.

ЛЕКЦИЯ 7. КЛАССИФИКАЦИЯ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ. ПАРЕНХИМАТОЗНЫЕ ЖИВОТНЫЕ. ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ(*PLATHELMINTHES*)

7.1. Общая характеристика *Bilateria*

Билатеральные животные (*раздел Bilateria*) обладают двусторонней симметрией тела, т.е. в связи с направленным движением вперед в теле почти всех высших многоклеточных прослеживается продольная ось, совпадающая с направлением перемещения. При этом органы чувств и центры нервной интеграции находятся у переднего конца оси, а левая и правая половина тела становятся билатерально симметричными. Это трехслойные животные, т. е. в процессе онтогенеза все ткани и органы развиваются из трех зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы.

Полость тела (пространство между стенкой тела и покровами внутренних органов) билатерий имеет различное строение. Полость тела может отсутствовать. В этом случае пространство между стенкой тела и кишечником заполнено паренхимой. У других животных полость тела заполнена жидкостью, но не имеет собственных клеточных стенок. Такая полость называется первичной (схизоцель, шизоцель). У высших червей и других более организованных животных имеется вторичная полость тела – целом. Целом - имеет собственные клеточные стенки, т.е. свой эпителий – *целотелий* (перитонеум). Вторичная полость тела выполняет функцию гидроскелета (придает форму), участвует в выделении, репродукции, циркуляции.

7.2. Классификация билатеральных животных

Билатеральные животные распадаются на две большие группы: первичноротые (*Protostomia*) и вторичноротые (*Deuterostomia*).

Морфологи и исследователи, опирающиеся на данные, полученные с помощью методов молекулярной биологии, единодушны относительно вторичноротых животных. Интересно, что в развитии *Bilateria* ротовое отверстие возникает различными способами. Уже в начале XX века было обнаружено (*Grobben*, 1908), что бластопор (первичный рот) гастрюлы в одних случаях превращается в дефинитивный рот (протостомия), а в других случаях в анальное отверстие (дейтеростомия).

Вторичноротыми являются представители типов: иглокожие (*Echinodermata*), полухордовые (*Hemichordata*), хордовые (*Chordata*).

Вторичноротые характеризуются следующими признаками в развитии: дробление яиц обычно радиальное; кожа вторичноротых двухслойная и состоит из эктодермального эпителия и соединительнотканного слоя (*кутиса*) мезодермального происхождения; скелет у них известковый – мезодермального происхождения и образуется в соединительнотканном слое кожи; бластопор превращается в анус; рот образуется за счет впячивания участка эктодермы; целом образуется энтероцельно, в частности, мезодерма образуется путём выпячивания «карманов» первичной кишки (*энтероцелия*), при этом образуются эпителиальные мешки, полость которых и представляет собой вторичную полость тела.

Первичноротые животные характеризуются следующими признаками в развитии: дробление яиц, как правило, спирального типа; бластопор эмбриона превращается в ротовое отверстие взрослого животного; кожа представлена лишь одним эктодермальным слоем клеток; скелет производное эктодермы; целом, если есть, имеет схизоцельное происхождение; мезодерма формируется из телобластов (телобластическая закладка мезодермы) или из смешанного зачатка – энтомезодермы.

Относительно классификации первичноротых существуют значительные разногласия. Морфологи признают наличие 1) подраздела *Spiralia*, в состав которого входят плоские черви, моллюски, кольчатые черви, погонофоры, эхиуриды, сипункулиды, немертины, коловратки, скребни, щетинкочелюстные, членистоногие и др. и 2) подраздела *Cycloneuralia* (брюхоресничные черви, нематоды, волосатиковые, головохоботные черви).

Lophophorata (плеченогие, форониды, мшанки) считаются промежуточным звеном между первично- и вторичноротыми, но более тесно связаны со вторыми.

Систематики, использующие данные молекулярной биологии, делят первичноротых на две группы (таксона): *Ecdysozoa* и *Lophotrochozoa*. Таксон *Ecdysozoa* объединяет животных, которые периодически линяют, сбрасывая экзоскелет. Он включает членистоногих и близких к ним тихоходок и онихофор, щетинкочелюстных и циклоневралий. Таксон *Lophotrochozoa* охватывает всех остальных первичноротых и лофофорат.

Существуют и иные классификации. Наибольшие расхождения касаются положения брюхоресничных червей, щетинкочелюстных, членистоногих, кольчатых червей.

Согласно одному из вариантов системы, отражающей оба подхода (Малахов, 2003), в отделе трехслойных выделяют 5 подотделов: *Spiralia* (*Protostomia* часть) – спиральные (первичноротые) (включает брюхоресничных червей, а также считавшиеся ранее примитивными типы *Orthonectida* и *Dicyemida* из подцарства *Mesozoa*), *Ecdysozoa* – экзувиальные (линяющие), *Lophophorata* (*Tentaculata*) – лофофоровые (щупальцевые), *Chaetognatha* – щетинкочелюстные, *Deuterostomia* – вторичноротые.

7.3. Общая характеристика плоских червей

Положение плоских червей среди двустороннесимметричных животных остается дискуссионным. Некоторые исследователи выделяют их в подраздел *Platyzoa* (Systema Nature, 2000).

Известно около 15 тыс. видов свободноживущих и паразитических червей. По современным классификациям Тип Плоские черви (*Plathelminthes*) подразделяется на два подтипа 1) *Archidermata* (= *Turbellaria*) – древнекожные (ресничные); 2) *Neodermata* – новокожные (тегументные).

Archidermata подразделяют на два надкласса *Archophora* – архофорные и *Neophora* – неофорные. Признаками выделения надклассов явились строение яичника (гомоцеллюлярный и гетероцеллюлярный) и тип яиц (эндолецитальные и экзолецитальные).

Подтип *Neodermata* включает два надкласса *Acercomera* – нецеркомерные и *Cercomeromorpha* – церкомерные. Надкласс *Acercomera* представлен классом *Trematoda* с подклассами *Digenea* – дигенетические сосальщики и *Aspidogastrea* – аспидогастры.

Представители надкласса *Cercomeromorpha* имеют изогнутые крючья на церкоче – придатке заднего конца тела. Он включает два класса: *Monogenea*, *Cestoda*. Многие исследователи в состав подтипа включают классы *Amphilinida* (= *Cestodaria*) и *Gyrocotylida* (выделен из цестодарий).

Выделение неодермат связано с новым типом покровов – неодермисом (тегументом, синцитием), отдельные участки которого погружены в паренхиму.

Общая характеристика типа включает:

- Хорошо выражен кожно-мускульный мешок. Он состоит из покрова (однослойный реснично-эпидермис или неодермис), базальной мембраны и мускулатуры (кольцевой, продольной, у некоторых червей имеются диагональные мышцы).

- Все органы погружены в паренхиму соединительную ткань мезодермального происхождения.

- Пищеварительная система представлена двумя отделами: эктодермальной передней и энтодермальной средней кишкой. Непереваренные остатки выводятся через ротовое отверстие. У некоторых червей кишечник отсутствует.

- Выделительная система нефридиального типа. Характерны *протонефридии*, в их состав входят терминальные клетки и выводящие каналы различного диаметра. Протонефридии эктодермального происхождения. У примитивных червей функцию выделения выполняют клетки паренхимы – *атроциты*.

- Кровеносная система отсутствует.

- Дыхание свободноживущих червей осуществляется через покровы, паразитических – за счет анаэробного расщепления гликогена.

- Нервная система типа *ортогон*, в состав которого входят парные мозговые ганглии и нервные стволы, соединенные комиссурами.

- Органы чувств развиты у свободноживущих червей. Они представлены глазами, органами равновесия и сенсиллами.

- Плоские черви гермафродиты. Оплодотворение внутреннее. Для большинства животных характерно сложное индивидуальное развитие.

- Яйца сложные.

Из более 15 тыс. ныне живущих видов *Plathelminthes* (в англоязычной литературе принято написание *Plathelminthes*), свободноживущие формы составляют всего около четверти; это ресничные черви, или «Turbellaria». Последние обитают, преимущественно, на дне моря и в пресных водах (песок, ил, водоросли); некоторые из турбеллярий проникают и в наземные биотопы в виде микроскопических или — особенно в тропиках и субтропиках — макро-

скопических почвенных форм. Группа, прежде всего, известна большим числом паразитических представителей. В частности, человек и домашние животные являются окончательными или промежуточными хозяевами трематод (к примеру, печёночной двуустки *Fasciola hepatica* или шистосомы *Schistosoma mansoni*) и ленточных червей (цестод, например эхинококка, альвеококка, свиного цепня). Окончательными хозяевами плоских червей являются, преимущественно, позвоночные животные, а промежуточными — в большинстве случаев беспозвоночные, особенно моллюски и членистоногие.

Классификация групп по В.А. Догелю (1981):

Класс *Turbellaria* – ресничные черви. Известно около 3,5 тыс. видов. Преимущественно свободноживущие черви. Населяют пресные и солёные водоёмы, встречаются во влажных местообитаниях на суше, в почве.

Класс *Trematoda* – трематоды (сосальщики). К этому классу относится около 4 тыс. червей. Паразиты внутренних органов человека и животных. Органами фиксации являются присоски ротовая и брюшная.

Класс *Monogenea* – моногенетические сосальщики. Известно около 2,5 тыс. видов. Эктопаразиты рыб, амфибий, рептилий. Органами прикрепления являются присоски и крючья или только крючья, или двустворчатые клапаны, расположенные на заднем обособленном конце тела, а также лопасти и мелкие присоски около рта.

Класс *Cestoda* – ленточные черви. Известно более 3 тыс. видов. Эндопаразиты человека и животных. Тело животных состоит из головки (сколекса) с органами прикрепления, шейки и члеников (проглоттид), образующих стробилу. Органами прикрепления являются присоски, крючья, ботрии.

Класс *Amphilinida* и класс *Gyrocotylida* – «цестообразные» (*Cestodaria*). Преимущественно являются паразита-

ми рыб. Для прикрепления в теле хозяина имеется прикрепительный диск на заднем конце тела и присоска на переднем. Нерасчлененные животные.

7.4. Внешнее и внутреннее строение

Покровы тела. Покровы тела турбеллярий – ресничный эпителий клеточного строения. С покровами связаны кожные железы (белковые, слизистые, рабдитные).

Они залегают либо в эпидермисе, либо погружены вглубь тела. У многих турбеллярий имеется фронтальная железа (функция не ясна), у видов комменсалов железы формируют прикрепительную пластинку. Многие морские ресничные черви для прикрепления к песчинкам имеют дуогландулярные органы, которые состоят из клейких и «освобождающих желез». У большинства животных эпителий содержит пигмент, обеспечивающий окраску животных. Покровы трематод, моногеней, ленточных и цестообразных представлены псевдокутикулой и тегументом. Тегумент соответствует погруженному эпителию. На поверхности тела ленточных червей располагаются многочисленные микротрихии и пальцевидные выросты. Они увеличивают поверхность всасывания питательных веществ.

Мускулатура. У большинства червей представлена кольцевыми и продольными мышечными волокнами. У ресничных червей между ними располагаются два слоя диагональных (косых) мышц. Помимо кольцевых и продольных мышц, входящих в состав кожно-мышечного мешка, у ленточных червей в паренхиме находятся дополнительные слои. Для всех червей характерны дорзовентральные мышцы. Все мышечные слои состоят из гладких мышечных волокон.

Паренхима. Рыхлое скопление соединительнотканых клеток. Между клетками имеются небольшие пространства с водянистой жидкостью, которая выполняет функции переноса питательных веществ и продуктов обмена к органам выделения. В паренхиме эктопаразитов содержится гликоген, расходуемый на анаэробное дыхание, в паренхиме ленточных червей располагаются известковые тельца.

Пищеварительная система. Представлена двумя отделами: передней (представлена глоткой, пищеводом) и средней кишкой, замкнутой слепо. Кишечник у ленточных и цестодообразных червей отсутствует. Строение системы варьируется в зависимости от размеров животных (средний отдел кишечника мелких животных не ветвится). Пищеварение внутриполостное и внутриклеточное. Пищеварительные ферменты выделяют железистые клетки средней кишки.

Ресничные черви (рис.10). Рот располагается на брюшной стороне тела. Бескишечные турбеллярии не имеют средней кишки, пищеварительные клетки расположены в паренхиме, глотка либо развита, либо она отсутствует. У всех прочих ресничных червей глотка хорошо развита, ее форма изменчива, она может быть простая, складчатая, бульбовидная. Складчатая глотка присуща хищникам, бульбовидная – хищникам и паразитическим сосальщикам. Средняя кишка представителей других отрядов имеет разное строение, что отражает классификация ресничных червей.

Трематоды и моногенеи (рис.11). Ротовое отверстие располагается на переднем конце тела. Глотка окружена мышцами, которые участвуют во втягивании и проталкивании пищи. Далее следует пищевод и средняя кишка. Кишечник крупных животных ветвится.

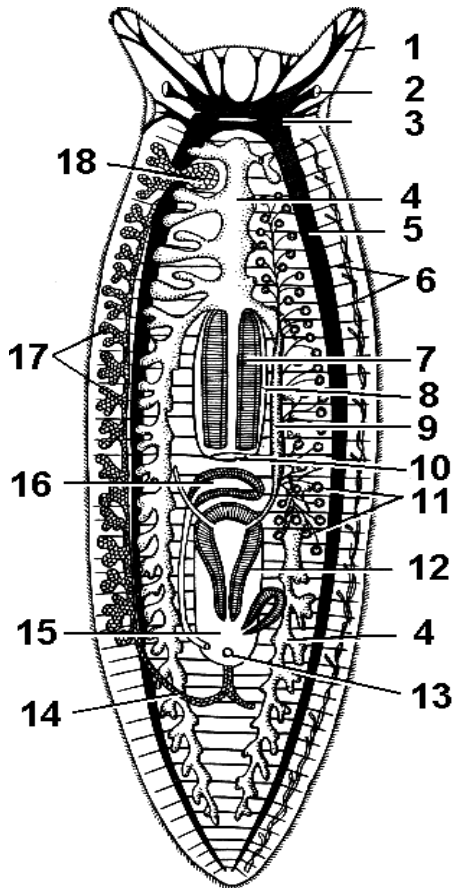


Рис.10.Строение планарии: 1 — щупальцевидные выросты; 2 — глаза; 3 — мозговой ганглий; 4 — ветви кишечника; 5 — продольный нервный ствол; 6 — поперечные нервные перемычки; 7 — глотка; 8 — глоточный карман; 9 — семяпровод; 10 — ротовое отверстие; 11 — семенники; 12 — сокоупительный орган; 13 — половое отверстие; 14 — яйцевод; 15 — половая клоака; 16 — копулятивная сумка; 17 — желточники; 18 — яичник

Выделительная система. У плоских червей эта система представлена двумя или несколькими главными кана-

лами, которые связаны с внешней средой; многочисленными побочными ветвями, последние дают начало более тонким протокам. Концевые участки – тонкие каналцы (капилляры) замыкаются клетками (терминальными) с пучком ресничек (жгутиков).

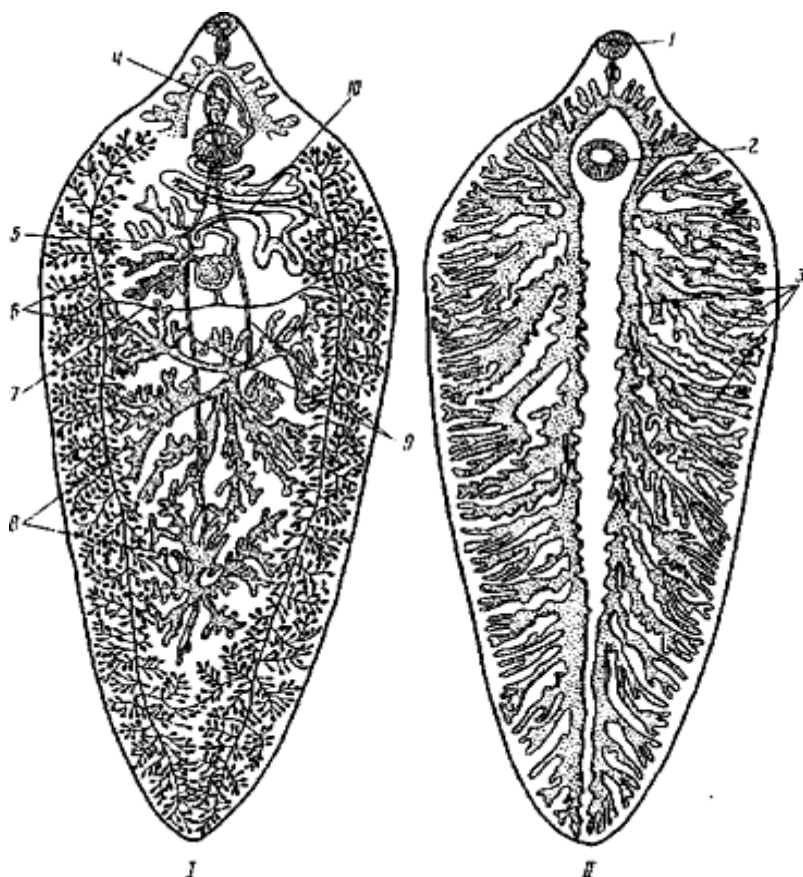


Рис.11. Строение половой (I) и пищеварительной (II) систем печеночного сосальщика *Fasciola hepatica*: 1- ротовая присоска, 2- брюшная присоска, 3- разветвленный кишечник, 4- совокупительный орган. 5- яичник, 6- желточники, 7- желточные протоки, 8- семенники, 9- семяпровод, 10- матка

Пучок жгутиков направлен в выделительный канал и обеспечивает отток жидкости из паренхимы. Функция системы – выведение продуктов обмена и регуляция осмотического давления. Этим объясняется сильное развитие протонефридиальной системы у пресноводных турбеллярий. Примитивные ресничные черви из отряда бескишечных специальных органов выделения не имеют, удаление экскретов осуществляют амебоциты, которые выходят через покровы. Трематоды и ленточные черви имеют мочевой пузырь. Мочевой пузырь ленточных червей – временное образование. Главные стволы нефридиев ленточных червей имеют восходящее и нисходящее колено, каналы соединяются перемычками.

Нервная система. Тип нервной системы – ортогон. Он представлен мозговым ганглием и продольными стволами, связанными кольцевыми перемычками (комиссурами). Нервная система имеет вид решетки. Наиболее разнообразно строение системы у турбеллярий. Как правило, нервная система состоит из субэпидермального кольца, от которого отходят один или несколько нервных тяжей. Продольные тяжи соединяются с нервной сетью, залегающей под мышечными слоями стенки тела. Эта нервная сеть связана с двумя другими, одна из которых залегает в эпидермисе, а вторая между эпидермисом и мускулатурой. Такая нервная система сохраняет диффузный характер и напоминает систему книдарий и гребневиков. Данный тип нервной системы характерен бескишечным турбелляриям. Мозг эндонный, представляет собой скопление нервных клеток вокруг статоциста.

Эволюция нервной системы ресничных червей идет в следующих направлениях:

- обособляются нервные стволы и комиссуры;
- увеличиваются размеры и усиливается роль мозгового ганглия. Он становится координирующим цен-

тром всего тела. Мозг ортогонный, он возникает за счет одного из колец ортогона;

- нервная система погружается в толщу паренхимы;
- уменьшается число продольных стволов – олигомеризация гомологичных органов.

Местоположение мозгового ганглия варьируется: у многоветвистых турбеллярий он расположен ближе к середине тела, у трехветвистых и прямокишечных приближен к переднему концу тела.

Нервная система трематод, цестод, моногеней и цестодообразных построена по единому плану: ортогонный мозг и нервные стволы, из которых наибольшего развития достигают два.

Органы чувств Наибольшее разнообразие характерно для свободноживущих ресничных червей:

- органы осязания – осязательные клетки, расположены на переднем конце и по бокам тела, парные щупальца переднего конца тела;
- механорецепторы – длинные неподвижные реснички, рассеянные по всему телу. Они связаны с нервными клетками, отростки которых подходят к мозговому ганглию. Органы чувств такого строения называются сенсиллами;
- орган равновесия –статоцист в виде замкнутого пузырька со статолитом;
- органы зрения – глаза от одной пары до нескольких десятков. Глаза инвертированные (обращенные). Они расположены под покровами и состоят из пигментного бокала и зрительных (ретиальных) клеток;

Сосальщико (трематоды). Органы чувств развиты слабо, что определяется паразитизмом. Сенсиллы и инвертированные глаза (1–2 пары) имеются у свободноживущих личинок.

Органы чувств моногеней развиты слабо, у некоторых видов на переднем конце тела располагаются 1–2 пары инвертированных глаз и многочисленные сенсиллы.

Органы чувств ленточных червей представлены чувствительными клетками, наибольшее их количество находится на сколексе.

Контрольные вопросы

1. Классификация билатерально симметричных животных.

2. Видовое разнообразие. Среды обитания и классификация плоских червей.

3. Общая характеристика плоских червей.

4. Внешнее строение ресничных червей, трематод, моногеней, ленточных. Строение погруженного эпителия. Приспособительные черты в строении червей к свободно-подвижному и паразитическому образу жизни.

5. Сравнительная характеристика строения мышечной, пищеварительной, выделительной систем плоских червей.

6. Нервная система и ее эволюция. Эндонный и ортогонный мозг.

7. Органы чувств и их строение.

ЛЕКЦИЯ 8.РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ

8.1. Строение половой системы плоских червей

Большинство *Plathelminthes* - гермафродиты. Половая система обнаруживает удивительное разнообразие в анатомическом и гистологическом отношении.

Она может быть крайне сложно устроена как у паразитических, так и у свободноживущих форм. Оплодотворение во всех случаях внутреннее. Всегда имеется орган, служащий для переноса сперматозоидов (редко сперматофоров). В простейшем случае он представляет собой эпидермальную пору, окружённую специальной мышцей

Половые отверстия либо отдельные, либо впадают в общий карман (атриум). Половые клетки лежат либо свободно в паренхиме или на базальной пластинке кишки, либо в мешковидных гонадах, образованных особыми клетками. Гонады часто подразделяются на доли, т.е. имеют фолликулярное строение; последнее особенно характерно для крупных форм и паразитов

Таким обр., половая система представлена половыми железами, половыми протоками и дополнительными железами, обеспечивающими яйца питательным материалом, а также участвующими в образовании яйцевых оболочек. Появляются органы, создающие возможность внутреннего оплодотворения.

Ресничные черви (*Turbellaria*). Гермафродиты. Половые органы устроены сложно и разнообразно в разных группах. Они отличаются по числу гонад, их структуре, присутствию дополнительных образований. Так, семенники могут быть крупными одиночными или парными либо мелкими многочисленными. Яичники – одиночными, многочисленными, чаще парными. В яичниках более при-

митивных турбеллярий формируются энтолецитальные яйца, которые содержат желток и скорлуповое вещество. У более высокоорганизованных червей яйца эктолецитальные. Подобные яйца лишены желтка. Желточные клетки образуются в желточниках и после оплодотворения яйцеклетки окружают яйцо, а затем вокруг них формируется общая оболочка.

Яйца, состоящие из разнородных клеточных элементов, называются сложными. Они характерны и для других плоских червей.

Протоки мужских половых желез: семявыносящие каналы, парные семяпроводы, непарный семяизвергательный канал, залегающий внутри совокупительного органа. У некоторых представителей семяизвергательный канал образует семенной пузырек. Протоки женской половой системы: от яичников отходят яйцеводы, принимающие протоки желточников, влагалище. Мужские и женские протоки у большинства червей открываются в половую клоаку. У некоторых червей в половую клоаку открывается копулятивная сумка с семяприемником.

У бескишечных турбеллярий половые клетки лежат в паренхиме, не образуя оформленной железы, отсутствуют половые протоки, желточники. При спаривании сперма вводится в паренхиму.

Дигенетические сосальщики (*Digenea*). В большинстве своем гермафродиты. Кровяные сосальщики раздельнополые. Женская половая система представлена непарным яичником, от него отходит яйцевод, образующий расширение – *оотип* (отсутствует у печеночного сосальщика), от оотипа начинается матка, открывающаяся в половую клоаку. В оотип (или участок яйцевода) открываются протоки желточников (парные образования), семяприемника (отсутствует у печеночного сосальщика), от него отходит лауреров канал, окружен оотип скорлуповыми железами,

образующими тельца Мелиса. Яйцевая скорлупа формируется за счет гранул, содержащихся в желточных клетках. Функция тельца Мелиса не выяснена, предполагается, что железки выделяют водянистую жидкость, которой заполнена матка, возможно, секретирует компоненты яйцевой капсулы.

Мужская половая система включает: два семенника (иногда один), семяпроводы, семяизвергательный канал в циррусе, который открывается в половую клоаку. Оплодотворение в оотипе. Оболочка зрелого сложного яйца заключает в себе, помимо ооцита, также некоторое число желточных клеток, которые служат запасом пищи для развивающегося эмбриона. Такие яйца называются *экзолецитальными*

Моногенетические черви (*Monogenoidea*).

Гермафродиты. Семенник один или множество, яичник обычно один. Желточники хорошо развиты. Лауреров канал отсутствует. Сперма вводится в оотип по влагалищу. Матка и семяизвергательный канал, связаны с половой клоакой. Оплодотворение в оотипе.

Ленточные черви (*Cestoda*). Половая система по своему строению напоминает половую систему трематод. Отличаются следующими чертами: семенников множество, яичник непарный, желточник непарный (цепни) или парный, с половой клоакой связано влагалище, матка либо слепо замкнута (цепни), либо имеет собственное выводящее отверстие (лентец, ремнец), лауреров канал отсутствует, для большинства характерна повторяемость половых органов в каждой проглоттиде.

Членики подразделяются на гермафродитные и зрелые. По строению матки в зрелых члениках можно определить видовую принадлежность червя.

Половая система цестодообразных (*Cestodaria*) гермафродитная. Семенники многочисленные, яичник од-

ин. Желточники развиты, матка открывается наружу самостоятельным отверстием. Имеется влагалище.

Паразитические черви характеризуются высокой плодовитостью – закон большого числа, и, как правило, смелой хозяев, что обеспечивает распространение паразита.

8.2. Развитие плоских червей

У турбеллярий (*Turbellaria*) с энтолецитальными яйцами (т.е. имеется желток и необходимое вещество для скорлупы) происходит полное неравномерное дробление по спиральному типу. Развитие прямое, у некоторых (морские турбеллярии) метаморфоз. Из яйца выходит мюллеровская личинка с чертами радиальной симметрии, имеются 8 лопастей и предротовой венчик, покрытые ресничками. Она ведет планктонный образ жизни и постепенно превращается во взрослое животное, приобретает билатеральную симметрию.

Развитие эктолецитальных (без желтка) яиц иное: бластомеры разобщены и погружены в массу желтка (формирующийся за счет желточников), они образуют три группы клеток. Две обеспечивают поглощение желтка зародышем, а из третьей формируется зародыш. Развитие прямое.

Некоторые черви, в первую очередь пресноводные, способны размножаться бесполом способом посредством поперечного деления.

У представителей некоторых родов тело родительской особи за счет повторяющихся делений превращается в цепочку новых животных, которые потом становятся самостоятельными организмами. Этот процесс называется *партотомия* и напоминает стробилиацию сцифоидных медуз. Если дифференцировка (или регенерация) происходит после деления, то процесс называется *архитомия* (встречается

у некоторых наземных и пресноводных видов). Почкование характерно для бескишечных турбеллярий (дочерние особи отпочковываются от любой лопасти заднего конца тела).

У трематод (*Trematoda*) дробление яйца происходит либо в матке, либо после выхода во внешнюю среду. Жизненный цикл типа гетерогонии с чередованием полового и партеногенетического размножения, со сменой поколений и хозяев. Животное, в котором паразитирует и размножается половым путем гермафродитное поколение сосальщиков, называется окончательным (основным) хозяином.

Животные, в которых паразитируют прочие поколения и стадии развития, называются промежуточными хозяевами. Промежуточных хозяев при развитии трематод один или два, первым всегда является какой-либо вид моллюсков. Роль второго промежуточного хозяина выполняют разные животные, но всегда такие, которыми питается основной хозяин. Жизненный цикл трематод включает следующие стадии:

- Марита – взрослое животное, которое размножается половым способом и продуцирует яйца.

- Яйцо.

- Мирацидий – личинка, вышедшая из яйца. Мирацидий выходит из яиц в воде или моллюске. Размеры крупные у активно плавающих мирацидий и мелкие у вылупляющихся в кишечнике хозяина. Личинка покрыта ресничками, имеет глаза, хоботок, комплекс желез, секрет которых помогает проникать в хозяина. У мелких личинок железы отсутствуют. Во внутреннем строении можно обнаружить головной ганглий, протонефридии, заднюю половину тела занимает генеративный зачаток мирацидия. Он представлен группой крупных клеток с пузырьковидными ядрами. Мирацидий не питается.

- Спороциста. Различают материнские и дочерние спороцисты. Размеры и форма спороцист варьируются. Ча-

ще встречаются спороцисты мешковидной формы. Питание – выделение ферментов, всасывание через покровы (*эндоцитоз*). Зародышевые клетки материнской спороцисты завершают свое развитие, превращаясь в новое поколение (дочернее поколение) – в *редии*. А из рений отрождаются *церкарии*.

- Рений (у некоторых видов стадия может отсутствовать). Форма тела изменчивая, есть ротовая присоска. Внутреннее строение: кишечник (развит неодинаково у разных видов), протонефридии, зачатки ортогональной нервной системы, большую часть объема тела занимает зародышевая полость, обычно она заполнена эмбрионами следующего поколения, находящимися на разных этапах развития. В хвостовом отделе располагается скопление генеративных клеток – герминальная масса. Развиваются либо рении следующего поколения, либо церкарии.

- Спороциста и рения – партениды (Галактионов, Добровольский, 1998).

- Церкарий имеет две группы признаков:

- 1) признаки, присущие гермафродитным особям (присоски, форма тела, строение пищеварительной, выделительной, нервной систем), и 2) адаптивные (глаза, хвост, стилет, железы проникновения). Он покидает моллюска. Окончательное развитие происходит в основном хозяине и носит название *маритогонии*. Попадает церкарий в definitivoного хозяина на стадии цисты. Циста – покоящаяся стадия. Церкарий инцистируется либо во внешней среде и образуется *адолескарий*, либо проникает во второго промежуточного хозяина, где образуется *метацеркарий*.

- Циста адолескария многослойная, непроницаемая для воды и химических веществ. Циста метацеркария одноили многослойная, у некоторых червей она отсутствует, формируется капсула из тканей хозяина.

Печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*)

Развитие протекает с одним промежуточным хозяином (моллюск малый прудовик), кошачьей двуустки (*Opisthorchis felineus*) и ланцетовидной двуустки (*Dicrocoelium dendriticum*) – с двумя. Промежуточными хозяевами при развитии кошачьей двуустки являются моллюск битиния, рыбы язь, плотва и др. Развитие ланцетовидной двуустки не связано с водой. Их яйца с мирацидием проглатывают сухопутные моллюски, второй промежуточный хозяин – муравьи. Основной хозяин – овцы.

Моногенетические черви - жизненный цикл проходит без смены хозяев и без чередования поколений. Развитие сопровождается метаморфозом. Свободноплавающая личинка с поясами ресничек, двумя парами глаз и *церкоммером* на заднем конце тела. К моногенам относятся паразиты карпов *Dactylogyrus vastator*, *Diplozoon paradoxum*, лягушек *Polystoma integerrimum*.

Ленточные черви. Оплодотворение перекрестное или самооплодотворение. Развитие происходит, за редким исключением, со сменой одного или двух промежуточных хозяев. Развитие лентецов связано с водой. Личиночные стадии лентецов: *корацидий* (плавает в воде), *процеркоид* (развивается в циклопе), *плероцеркоид* (развивается в рыбе). Окончательный хозяин – рыбацкие птицы (*Ligula intestinalis*) или человек, собака, кошка (*Diphyllobotrium latum*).

Личиночные стадии цепней: *онкосфера* и пузырчатая (встречаются четырех типов: цистицерк, ценур, эхинококк, цистицеркоид). Основной хозяин – человек (при развитии *Taenia solium* – свиной солитер, вооруженный цепень, *Taeniarhynchus saginatus* – бычий, невооруженный цепень) или собаки, волки, лисицы (*Echinococcus granulosus*). Промежуточным хозяином при развитии свиного цепня является свинья (иногда человек), невооруженного – крупный рогатый скот, эхинококка – крупный рогатый скот, овцы,

свиньи, реже лошади, кролики и человек. Развитие карликового цепня (*Hymenolepis nana*) происходит без смены хозяев, все стадии проходят в тонкой кишке человека. В ворсинках кишки личинка онкосфера превращается в пузырчатую стадию – цистицеркоид с коротким хвостовидным придатком, ленточная стадия развивается в просвете кишки.

Развитие *цестодообразных* с метаморфозом. Личинка – *ликофора*, в отличие от онкосферы имеет не 6, а 10 крючочков. Характерный представитель *Amphilina foliacea* – паразит осетровых рыб. Промежуточный хозяин – бокоплав. В рыбах – стадия процеркоид.

Темы для самостоятельного изучения

1. Происхождение турбеллярий (гипотезы Ланга, Граффа, А. В. Иванова).
2. Классификация классов плоских червей.
3. Приспособительные черты во внешнем и внутреннем строении плоских червей к паразитическому образу жизни.
4. Филогения и значение плоских червей.

Контрольные вопросы

1. Сравнительная характеристика строения половой системы плоских червей.
2. Размножение и развитие турбеллярий.
3. Размножение трематод на примере печеночного сосальщика, ланцетовидной и кошачьей двуусток. Гетерогония. Партениды и их функция.
4. Типы личинок ленточных червей и их строение.
5. Жизненные циклы лентеца широкого и ремнеца.

6. Жизненные циклы цепней на примере свиного, бычьего солитеров, эхинококка и карликового цепня.
7. Развитие моногенетических червей.
8. Жизненный цикл цестодообразных червей.
9. Значение плоских червей в жизни человека и природы.

ЛЕКЦИЯ 9. ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ ЧЕРВИ (*NEMATHELMINTHES*): СТРОЕНИЕ, РАЗВИТИЕ. ТИП НЕМЕРТИНЫ: ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

9.1. Классификация первичнополостные червей

В классификации первичнополостных червей произошли глубокие изменения. Месторасположение типа также изменено (Зоология беспозвоночных, под ред. В. Вестхайде, Р.Ригера, 2008). Ранее Первичнополостные и немертин объединяли в группу типов, у которых отсутствует вторичная полость тела – целом. Это низшие черви (*Scolecida*), или бесполостные, у них промежутки между органами заняты паренхимой (некоторые первичнополостные черви), а у более продвинутых групп круглых червей образуется первичная полость тела – схизоцель за счет разрушения паренхимы.

Кроме того, ранее *Gastrothricha*, *Rotifera* (класс *Rotatoria*), *Acanthocephala* наряду с *Nematoda*, *Nematomorpha* относили к одному типу *Nemathelminthes*. Открытие лорцифер в 1983 г. стимулировало разделение первичнополостных червей на несколько типов (Малахов, 1986), отличающихся строением полости, эмбриональным развитием и другими признаками. Типы цефалоринх (головохоботные), нематод и волосатиков (относятся к подразделу *Ectysozoa*).

Nemathelminthes чётко отличаются от *Plathelminthes* по следующим признакам:

1. Кишка, если она есть, исходно снабжена **анальным отверстием**, которое вторично исчезает только в отдельных случаях. Подобно плоским червям, многие эндопаразитические группы *Nemathelminthes* полностью ут-

рачивают кишечник: таковы *Mermithoidea* среди *Nematoda*, *Nematomorpha* и *Acanthocephala*.

2. У *Plathelminthes* имеются **омнипотентные клетки**, которые размножаются в течение всей жизни животного и способны дифференцироваться в различные вегетативные, а также половые клетки. Такие клетки неизвестны у *Nemathelminthes*. Это различие имеет очень важные следствия (пункты 3-5):

3. Ни для свободноживущих, ни для паразитических видов *Nemathelminthes* не известно, ни одного случая **бесполого (вегетативного) размножения**. Представители этой группы размножаются половым путём, а в особых случаях также партеногенетически. У многих коловраток и некоторых зоопаразитических нематод имеет место смена поколений, при которой оба способа размножения чередуются (гетерогония).

4. Для микроскопически мелких представителей *Nemathelminthes* характерна тенденция к эвтелии (постоянству клеточного состава), при которой не только число клеток, но и их взаимное расположение остаются неизменными в течение всей жизни животного.

5. Насколько известно, способности к регенерации у *Nemathelminthes* выражены крайне слабо. В случае эвтелии может происходить только закрытие раны за счёт изменения формы сохранившихся клеток, а образование настоящей бластемы невозможно.

6. Полость тела лишь в редких случаях содержит сильно развитую паренхимную ткань (например, у *Gordiacea* среди волосатиков). Чаще всего паренхима отсутствует, и полость тела ограничена снаружи мышцами кожно-мускульного мешка (продольные), а изнутри — мышцами, прилежащими к кишке. В тех случаях, когда мускулатура не образует сплошного слоя, а дифференцируется в виде отдельных тяжей или сети, полость тела может быть огра-

ничена базальной ламиной эпидермиса и кишечного эпителия. Полость тела *Nemathelminthes* обычно обозначают как псевдоцель (схизоцель), независимо от степени развития мускулатуры в составе стенки тела и вокруг кишки. У гастротрих, киноринх и мелких нематод внутренние органы занимают практически всю полость тела.

7. Из-за отсутствия паренхимы кишечник обладает подвижностью относительно стенки тела. Благодаря этому становится возможным развитие **интроверта** — переднего отдела тела, несущего ротовое отверстие и способного выпячиваться вперёд и втягиваться внутрь тела. Из ныне живущих *Nemathelminthes* интроверт имеется у *Priapulida*, *Kinorhyncha*, *Loricifera* и личинок *Nematomorpha* (*Gordiaceae*), а в менее явной форме также у *Rotatoria* (втяжной коловращательный аппарат с центральным расположением рта). Есть свидетельства того, что даже *Nematoda* и *Gastrotricha* происходят от предков, имевших интроверт.

9.2. Класс Брюхоресничные черви (*Gastrotricha*)

Долгое время среди брюхоресничных червей были известны только пресноводные виды, достаточно однообразные в морфологическом отношении. Предполагали, что они размножаются исключительно партеногенетически, подобно коловраткам из группы *Bdelloida*. Только в двадцатые годы прошлого века, немецкий зоолог А. Ремане обнаружил в морской интерстициали (грунтовые скважины) богатую фауну гастротрих, отличающуюся большим разнообразием вариантов строения. Оказалось, что морские виды имеют гермафродитную половую систему и размножаются половым путём. Сейчас известно примерно 430 видов брюхоресничных червей.

Личиночные стадии у гастротрих отсутствуют. Питаются они в основном бактериями и другими мелкими организмами, однако морские виды могут заглатывать диатомовые водоросли и другие, более крупные пищевые частицы.

При длине тела 0,1-1 мм гастротрихи относятся к самым мелким представителям Metazoa. Тело уплощено в дорсовентральном направлении и несёт реснички на брюшной поверхности, с помощью которых животные скользят по субстрату. Частично локомоция осуществляется при помощи мускулатуры. Гастротрихи способны очень быстро прикрепляться к субстрату с помощью особых железистых трубочек. Наличие брюшных ресничек отражено в названии группы.

На спинной стороне кутикула образует чешуйчатый покров. Кутикула в большинстве случаев довольно сильно развита и покрывает все тело, включая локомоторные и сенсорные реснички; последнее уникально для *Gastrotricha*. Как и у нематод, кутикула гастротрих не содержит хитина и способна растягиваться, не препятствуя изменению формы тела, а также росту. Однако, в отличие от нематод, гастротрихи не линяют.

Несмотря на большое внешнее морфологическое разнообразие, в ультраструктурном отношении кутикула гастротрих достаточно однообразна. Она подразделяется на очень тонкую экзокутикулу и более толстую эндокутикулу (В. Вейстхайде, Р. Ригер, 2008). В состав эпидермиса входят специализированные слизистые и прикрепительные железы. Прикрепительные железы в большинстве случаев состоят из двух клеток

Под покровами располагаются пучки продольной мускулатуры, клетки кольцевой мускулатуры. Первичная полость частично заполнена паренхимой. Органы выделения – протонефридии. Нервная система: окологлоточ-

ное кольцо и два боковых нервных тяжа. Органами чувств являются осязательные сенсиллы и обонятельные ямки. Животные раздельнополые и гермафродиты. Оплодотворение внутреннее. Развитие прямое.

9.3. Класс Нематоды (*Nematoda*)

Известны десятки тысяч видов. Традиционно систематики подразделяют тип на два подкласса (Догель, 1981): *Adenophorea* – аденофореи и *Secernentea (Rhabditia)* – сецерненты (рабдитии). В некоторых системах аденофореев разбивают на два самостоятельных класса *Chromadoria* и *Enoplia* (Малахов, 2003).

Аденофореи более мелкие животные. Они населяют моря, океаны, пресные водоемы, почву, есть паразиты. Для их строения характерно: хорошо проницаемая кутикула, прогрессивное развитие органов чувств, наличие терминальной железы у свободноживущих нематод, короткий выводной канал выделительной системы. Характерные представители: нематоды рода *Mononchus* – хищники, *Trichinella spiralis* – паразит человека и животных, представители семейства *Longidoridae* – фитонематоды (эктопаразиты).

Сецерненты населяют почву, встречаются обитатели пресных водоемов, многие паразитируют в человеке, животных, растениях. Особенности строения: кутикула плохо проницаема, слабо развиты органы чувств, каналы выделительной системы длинные. Наиболее известны следующие представители: *Enterobius vermicularis* – детская острица, *Ascaris lumbricoides* – человеческая аскарида, *A. megalocephala* – лошадиная аскарида, *Dracunculus medinensis* – ришта, *Wuchereria bancrofti* – нитчатка Банкрофта, нематоды рода *Ditylenchus* – фитонематоды, повреждают картофель, лук, чеснок.

Покровы, мышечная система. Тело нематод покрыто кутикулой, которая представляет собой многослойное образование. Верхний слой тонкий, называется эпикутикулой. Под ним залегает толстый слой – экзокутикула. Лежащий еще глубже самый толстый слой – мезокутикула – состоит из нескольких субслоев. Кутикула выделяется гиподермой (В.Вейстхайде, Р.Ригер, 2008). Гиподерма образует четыре валика: два боковых более крупных, спинной и брюшной. В боковых валиках гиподермы проходят каналы выделительной системы, спинном и брюшном – нервные стволы.

Мышцы нематод продольные, поделены валиками на 4 ленты. Мышечная клетка состоит из мышечного волокна, саркоплазматического мешка и его отростков. Для нематод характерно постоянство клеточного состава. Например, центральная нервная система аскариды состоит из 162 клеток.

Полость тела. Первичная полость (схизоцель, или шизоцель) тела хорошо развита. Она заполнена жидкостью, у паразитических нематод содержит продукты распада: валерьяновую и масляную кислоту.

Пищеварительная система. Ротовое отверстие нематод окружено губами, чаще их 3 (рис.12). Ротовая полость (стома) имеет различное строение. У некоторых хищных и зоопаразитических нематод в стоме располагаются кутикулярные зубы, стома фитонематод превращена в колюще-сосущий стилет, снабженный мускулатурой. Железистая функция принадлежит пищеводу – части передней кишки.

Выделительная система. Органы выделения – шейная (кожная, гиподермальная) железа (1–2 клетки гиподермы), от которой отходят продольные выделительные каналы. Имеются «почки накопления» – фагоцитарные клетки.

Органы дыхания. Дыхательная система отсутствует. Дыхание паразитических червей происходит в процессе анаэробного расщепления гликогена, свободноживущих – диффузия кислорода через покровы тела.

Нервная система. Нервная система построена по типу ортогон, состоит из окологлоточного ганглиозного кольца и стволов. Органы чувств: органы осязания в виде папилл (осязательных бугорков) или щетинок. По бокам головного конца располагаются *амфиды* – органы химического чувства (более развиты у самцов), у некоторых морских нематод имеются глаза (пигментные пятна). Чувствительную функцию у некоторых представителей подкласса сецерентов выполняют *фазмиды* – парные органы, расположенные в конце тела.

Половая система, развитие. Нематоды – раздельнополые, часто выражен половой диморфизм. Гонады самок парные, открываются самостоятельным отверстием. От яичников отходят яйцеводы, продолжающиеся в парные матки, которые переходят в непарное влагалище. У самцов, как правило, непарный семенник, переходящий в семяпровод, далее следует семенной пузырь, он сужается и превращается в семяизвергательный канал, который впадает в заднюю кишку. Сюда же открывается парная совокупительная сумка, в которой помещаются спикулы. Спикулы служат в качестве вспомогательных органов при спаривании животных. Оплодотворение внутреннее. Мужские половые клетки нематод не имеют жгутиков, перемещаются с помощью псевдоподий. Самки откладывают яйца или рожают личинок.

Жизненные циклы. Характеризуются разнообразием. Развитие паразитических нематод происходит со сменой хозяев и без таковой. Рассмотрим развитие трихинеллы и аскариды человеческой.

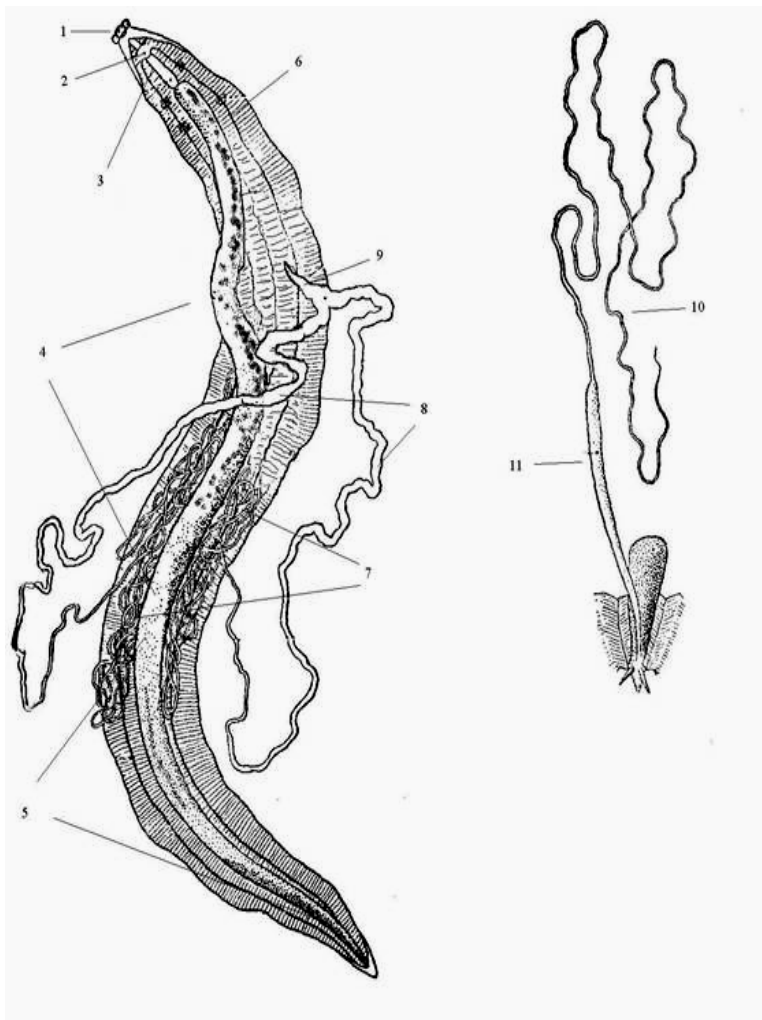


Рис.12. Внутреннее строение аскариды (справа половая система самца): 1 – ротовое отверстие; 2 – нервное кольцо; 3 – передняя кишка; 4 – средняя кишка; 5 – задняя кишка; 6 – выделительный канал; 7 – яичники; 8 – ветви матки; 9 – влагалище; 10 – семенник и семяпровод; 11 – семяизвергательный канал

Трихинелла. Хозяевами трихинеллы служат различные млекопитающие, в т. ч. и человек. Заражение людей происходит при употреблении мяса свиней, режее мяса диких животных (медведь, барсук), содержащего личинки.

Личинка червя находится в мышцах в известковой капсуле. В желудке основного хозяина капсула растворяется, личинки мигрируют в тонкую кишку, через 2–4 дня достигают половой зрелости, спариваются, самка рождает личинок (до 2 тыс.). Личинки мигрируют в мышцы различных частей тела, питаются, затем окружаются соединительнотканной капсулой, которая приблизительно через год известкуется.

Аскарида человеческая. Заражение происходит главным образом при употреблении в пищу немытых овощей. Яйца могут быть перенесены тараканами, мухами. Яйца развиваются только в среде, богатой кислородом. Благоприятной средой является влажная почва. Скорость развития личинки зависит от температуры окружающей среды. После попадания инвазионного яйца в кишечник человека оболочка яйца растворяется под воздействием пищеварительных соков, и выходит личинка. Она внедряется в кровеносные сосуды стенок кишечника, проникает в сосуды малого круга кровообращения, заносится в легкие. Затем личинки проникают в бронхи, трахеи, ротовую полость. Вместе со слюной или мокротой вторично заглатываются человеком, в кишечнике они становятся половозрелыми. «Заблудившиеся аскариды» из капилляров легких попадают в большой круг кровообращения.

9.4. Класс Киноринхи (*Kinorhyncha*)

По современной классификации киноринхи относятся к типу Головохоботные (*Cephalorhyncha*). Характерные особенности этих животных включает:

- Тело подразделяется на хоботной (интроверт) и туловищный отделы.

- Интроверт дифференцирован на ротовой конус, среднюю часть с крючьями – скалидами, и шейную область.

- Тело покрыто кутикулой, под которой располагаются мышечные пучки (поперечнополосатая мускулатура).

- Полость тела первичная, выражена в различной степени.

- Пищеварительная система состоит из трех отделов.

- Выделительная система протонефридального типа или отсутствует.

- Нервная система представлена кольцом в хоботном отделе и вентральным стволом.

- Животные раздельнополые. Дробление яиц недетерминированное, не спиральное. Развитие с метаморфозом.

Тип включает классы: *Priapulida*, *Kinorhyncha*, *Loricifera*. В некоторых классификациях (Systema Nature, 2000) классы рассматриваются как отдельные типы. По В.А. Догелю (1981) киноринхи класс, относящийся к типу Первичнополостные.

Киноринхи — характерные представители морской мейофауны (между микро- и макрофауной). Тело этих животных внешне выглядит сегментированным, подобно телу членистоногих. Однако конечностей киноринхи не имеют и по характеру локомоции скорее напоминают приапулид: их движение осуществляется благодаря втягиванию интроверта. Наличие интроверта обусловило и название группы (от *греч.* *kineo*, *rhynchos* = двигаю, хобот). Эти мелкие организмы, длиной всего 0,2-0,8 мм, встречаются на различных глубинах в илистом и песчаном грунте, а также в фитали. Пресноводные и наземные формы среди киноринхов отсутствуют.

Первые представители группы были описаны в 1841 г. В настоящее время известно более 150 видов. Большинство киноринхов — микрофаги, некоторые питаются диатомовыми водорослями. Хищные формы неизвестны. Питание киноринхов возможно только при выдвинутом интроверте.

Тело внешне подразделяется на тринадцать «сегментов» — зонитов, к которым относят также головной и шейный отделы. Сегментация охватывает только кутикулу, эпидермис, продольные нервные стволы и дорсовентральную мускулатуру, но — в отличие от истинной сегментации *Articulata* — не распространяется на полость тела, гонады и выделительные органы.

Головной сегмент (первый зонит) может втягиваться внутрь тела и поэтому обозначается как *интроверт*. Он покрыт мягкой кутикулой и несёт тонкие шиловидные выросты — *скалды*, расположенные пятью-семью кольцами.

Следующий за интровертом отдел (второй зонит) называется шейным; его кутикула разделена на пластинки (до 16), которые при втягивании интроверта смыкаются, прикрывая передний конец тела. Следующие (III–XIII) зониты образуют туловище; они несут подвижные шипы, лишённые собственной мускулатуры.

Тело покрыто панцирем из хитиновых пластинок. Пластинки покрывают тело в виде венчиков, создавая ложную членистость. Зониты несут шипы. Покровы кутикула и гиподерма. Мышцы не образуют мешка, поперечнополосатые. Схизоцель развит. Органы выделения — 2 протонефридия. Нервная система подобна приапулидам. Органы чувств 1–2 пары инвертированных глаз на хоботке. Раздельнополые. Развитие с метаморфозом, тело личинок не расчленено на зониты, несёт реснички.

9.5. Класс Волосатики (*Nematomorpha*)

Известно около 320 видов. Несмотря на значительные размеры волосатиков, встретить их в природе достаточно трудно, поскольку они развиваются как **эндопаразиты** в полости тела водных и наземных членистоногих (**ювенильный паразитизм**) и покидают своих хозяев только для размножения, после чего погибают. Из отложенных яиц выходят миллионы крошечных личинок (0,1-0,2 мм), которые активно или пассивно попадают в новых хозяев и вбуравливаются в полость тела, где питаются, всасывая растворённые органические вещества через стенку тела. Смена поколений отсутствует; закономерной смены хозяев не происходит, хотя возможно включение в цикл резервуарного хозяина.

К ним относится свыше 200 видов. Паразиты беспозвоночных животных. Размеры тела 100–150 мм, отдельных видов до 1 м и более. Покровы образованы кутикулой, эпителием, мышечный мешок – продольной мускулатурой. Схизоцель с паренхимой. Кишечник из трех отделов, частично или полностью редуцирован. Органы выделения отсутствуют. Нервная система подобна приапулидам и киноринхам. Раздельнополые животные. Развитие с метаморфозом и со сменой хозяев. Личинки похожи на киноринх, имеют хоботок.

9.6.. Класс Коловратки (*Rotifera*)

Коловратки насчитывают примерно 2 тыс. видов, а их морфологическое разнообразие очень велико. Это микроскопически мелкие формы, в большинстве случаев менее 1 мм в длину, что примерно соответствует размерам крупных инфузорий.

Тело подразделяется на головной отдел, туловище и ногу. На голове расположен коловращательный аппарат, строение его варьируется. Нога заканчивается отростками, в основании располагаются цементные железы.

Покровы: кутикула, гиподерма. Кутикула ложная. Мышечный мешок не развит, мускулатура представлена мышечными пучками. Мышцы поперечнополосатые. Специализированная мускулатура в головном и ножном отделах. Первичная полость развита.

Пищеварительная система состоит из трех отделов. Коловратки обладают жевательным аппаратом. Он помещается в расширенной части глотки (мастаксе) и представлен зазубренными хитиновыми пластинками: молоточками и наковальной. С глоткой связаны слюнные железы, со средним отделом кишечника – пищеварительные.

Органы выделения протонефридального типа, каналы впадают в мочевой пузырь, открывающийся в заднюю кишку.

Нервная система представлена надглоточным ганглием и многочисленными нервами, более развиты два, расположенные по бокам кишечника. Органы чувств: щупальца (их чаще три), инвертированные глаза.

Для коловраток характерно постоянство клеточного состава (эвтемия). Например, все тело коловратки *Epihranes senta* состоит из 959 клеток, из которых 301 образует покров, 122 мускулатуру, 165 глотку, 76 среднюю кишку, 19 половой аппарат, 247 нервную систему, 24 органы выделения. Коловратка *Asplanchna priodonta* состоит из 900 клеток.

Коловратки раздельнополые и отличаются половым диморфизмом. Половые железы непарные, протоки открываются в заднюю кишку. Оплодотворение внутреннее.

Развитие прямое. Для жизненного цикла многих видов коловраток характерно чередование двух способов

полового размножения (обоеполого и партеногенетического) – гетерогония. Самки коловраток делятся на амиктических и миктических. Амиктические самки размножаются партеногенетически. Из яиц развиваются только самки. Они имеют диплоидный набор хромосом. После нескольких поколений амиктических самок появляются самки миктические.

При образовании яиц происходит редукция хромосом. Самки откладывают неоплодотворенные яйца, из которых развиваются самцы. Происходит спаривание, оплодотворенные яйца (покоящиеся) дают поколение амиктических самок.

Количество жизненных циклов варьируется у разных представителей: различают моноциклические, дициклические, полициклические виды. Для многих коловраток характерен цикломорфоз – периодические сезонные изменения в строении отдельных поколений (например, длинношипная форма *Anuraea cochlearis* превращается в формы со слабо-развитыми шипами, а затем лишается заднего шипа).

9.7. Тип Скребни (*Acanthocephales*)

Все скребни являются кишечными паразитами с обязательной сменой хозяев. Их окончательными хозяевами служат водные или наземные позвоночные, а промежуточными хозяевами — ракообразные и насекомые. Часто присутствует резервуарный хозяин, в котором развитие паразита не происходит. Смена хозяина не сопровождается сменой поколений паразита.

Группа насчитывает примерно 1 100 видов. Размеры скребней варьируют от 2 мм до 70 см и у большинства видов не превышают нескольких сантиметров; самки всегда крупнее самцов. Мелкие виды паразитируют в основном в рыбах, а более крупные — в птицах или млекопитающих.

В последнее время представители *Acanthocephala* стали использоваться как биоиндикаторы для определения содержания свинца в воде: скребни, паразитирующие в рыбах, накапливают свинец в тканях гораздо интенсивнее, чем их хозяева.

Тело подразделено на хобот, шейку (или просто *пресому*, т.е. хоботок с крючьями и шейку) и собственно туловище (*метасому*). Хобот способен втягиваться в тело и выдвигаться вперед; он гомологичен хоботку коловраток из группы *Bdelloida*, но не гомологичен интроверту других представителей *Nemathelminthes*.

Эпидермис представляет собой синцитиальный эпителий. У молодых особей этот синцитий содержит 6-20 ядер, число и расположение которых видоспецифично. Гиподерма (т.е. эпидермис) пронизана системой каналов, или лакун. В толще гиподермы имеются немногочисленные, но довольно крупные ядра. Здесь же откладываются и запасы гликогена, который является для скребней, как и для других эндопаразитов, основным источником энергии.

В области шейки эпидермис образует два (редко шесть) мешковидных выпячивания (**лемниска**), которые вдаются назад во внутреннюю полость туловища. Лемниски окружены мышцами-ретракторами и играют важную роль в работе гидравлической системы хобота, а также в его закреплении в стенке кишки хозяина.

Под эпидермисом располагается мускулатура, состоящая из наружного слоя **кольцевых** мышц и внутреннего слоя **продольных** мышц. Оба слоя довольно тонкие и образованы трубчатыми синцитиальными мышцами. В стенке **влагалища хобота** проходят перекрещивающиеся мышечные волокна.

Схизоцель развит. Пищеварительная система отсутствует, в эмбриогенезе не закладывается. Органы выделения – протонефридии. Кровеносная и дыхательная системы

отсутствуют. Нервная система – ортогон, органы чувств не развиты. Скребни раздельнополые. Развитие с метаморфозом (личинки похожи на приапулид) и сменой хозяев.

9.8. Тип немертины (*Nemertini*). Особенности строения

Известно около 1150 видов. Морские свободноживущие черви, немногие виды (около 20 видов) пресноводных, 15 – наземные.

По В.А. Догелю (1981) этот тип в классификации отмечен после типа *Plathelminthes*, т.к. они паренхиматозные черви и у них отсутствует полость тела. Но по признакам формирования впервые кровеносной системы и наличие в полости влагалища целомического эпителия дало основание современным исследователям классифицировать этот тип между низшими (первичнополостные, скребни) и высшими (кольчатые) червями.

На переднем конце тела располагается хоботок – орган защиты и нападения. Хоботок располагается на спинной стороне тела над кишечником в целомической полости – *ринхоцеле*. В состоянии покоя хоботок втягивается во влагалище, или ринхоцель. Ринхоцель представляет собой заполненную жидкостью полость, лежащую дорсально от кишки. Эта полость ограничена плоским эпителием мезодермального происхождения, под которым имеется базальная пластинка. Так как ринхоцель анатомически сходен с целомом и в ходе развития формируется сходным образом (путем расслоения мезодермальной клеточной массы), его можно считать модифицированным гомологом целома. Для втягивания хоботка служит мускул ретрактор.

Покров - представлен ресничным эпителием с железистыми клетками. Строение мускулатуры у разных представителей разнообразное. Общее количество мышечных

слоев 5–6. Под базальной пластинкой эпидермиса располагается соединительная ткань (часто называют «кутис»). В кутисе многих видов немертин формируются слои кольцевых и продольных мышц. Под соединительной тканью располагаются кольцевые, спиральные и продольные мышцы. Есть и дорзовентральные мышцы. Промежутки между мышцами и органами заполнены соединительной тканью, степень развития которой неодинаковая у разных видов и в разных участках тела одного вида.

Пищеварительная система - немертины – хищники. Имеют три отдела кишечника. Пищеварение на первом этапе полостное, на втором – внутриклеточное.

Кровеносная система – У немертин развита своеобразная **кровеносная** впервые формируется у немертин. Они обладают циркуляторной системой (по некоторым представлениям, целомического происхождения), состоящей из ринхоцеля и периферических сосудов. Главных сосудов чаще 2 (латеральные), они соединены на передних и задних концах тела. У некоторых видов, кроме основного сосудистого кольца, имеется дорзальный продольный ствол. Латеральные стволы связаны между собой. Движение жидкости в них происходит за счет сокращения стенок сосудов и мышц тела. Жидкость сосудов транспортирует вещества по телу, она бесцветная, бывает и окрашенная (может присутствовать в клетках гемоглобин). Дыхание осуществляется всей поверхностью тела.

Выделительная система - протонефридиального типа; протонефридии располагаются в области передней кишки, открываются двумя либо несколькими порами. Терминальные клетки вдаются в стенки латеральных каналов, что обеспечивает диффузию продуктов обмена.

Нервная система - Включает мозг (кольцо, образованное четырьмя ганглиями) и два продольных нервных ствола. Нервные стволы и мозг содержат дыхательный пиг-

мент нейроглобин. Органы чувств: глазки, сенсорные ямки, органы хеморецепции (ресничные щели, бороздки и церебральные, фронтальные органы).

Немертины раздельнополые животные. Оплодотворение наружное. Развитие с метаморфозом, личинка – *пюльдий*.

Связи немертин с другими таксонами *Bilateria* неясны. Традиционно их рассматривали как группу, близкую к *Plathelminthes*; эта гипотеза была основана на нескольких общих признаках, таких как мультицилиарный эпидермис (он состоит из цилиндрических или кубических мультицилиарных клеток, чувствительных клеток, различных железистых клеток, пигментных клеток и гранулоцитов, или «базальных клеток»), рабдиты, фронтальные органы и протонефридии, а также ацеломатная «паренхиматозная» организация.

Однако протонефридии и мультицилиарный эпидермис встречаются и в других таксонах и потому должны рассматриваться как симплезиоморфии. Гомология фронтальных органов сомнительна, а палочковидный секрет в эпидермальных клетках и хоботных железах немертин, по всей видимости, не гомологичен рабдитам турбеллярий. Пространство между кишкой и эпидермисом организовано по-разному у немертин и плоских червей. Особое значение для систематики имеют анатомические и эмбриологические свидетельства того, что ринхоцель и кровеносная система немертин представляют собой производные целома. Эти факты заставляют считать немертин не сестринской группой *Plathelminthes*, а скорее родственниками моллюсков и кольчатых червей.

Темы для самостоятельного изучения

1. Размножение ришты, нитчатки Банкрофта, власоглава, свайника.

Контрольные вопросы

1. Классификация.
2. Внешнее и внутреннее строение брюхохоресничных червей.
3. Тип Нематоды. Классификация.
4. Строение мышечной системы. Строение мышечной клетки на примере аскариды.
5. Строение пищеварительной системы.
6. Строение выделительной системы. Фагоцитарные клетки.
7. Строение нервной системы.
8. Строение органов чувств у круглых червей.
9. Строение половой системы круглых червей.
10. Свободноживущие и паразитические нематоды.
11. Жизненный цикл аскариды. Личинка и ее миграция в организме.
12. Развитие трихинеллы. Живорождение. Промежуточные хозяева и их роль в распространении трихинеллеза.
13. Значение круглых червей в жизни природы и человека.
14. Внешнее и внутреннее строение колероваток. Эвтемия.
15. Размножение колероваток. Цикломорфоз.
16. Внешнее и внутреннее строение киноринх.
17. Внешнее и внутреннее строение скребней.
18. Особенности строения немертин. Плезиморфные и апоморфные черты в строении немертин.

ЛЕКЦИЯ 10. ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ. КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ: ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ

10.1. Общая характеристика типа

Среди билатеральных животных (раздел *Bilateria*) целомические обладают более высоким уровнем организации, чем нецеломические, 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 типов животных относятся к целомическим. Ранее (также и по Догелю, 1981) их подразделяли на первичноротых и вторичноротых. Но в настоящее время (современная систематика по А.В.Иванову) на основе новых данных по индивидуальному развитию, позволили предложить новую классификацию, по которой целомические животные выделены в пять надтипов – Трохофор-

ные, Погонофоры, Щупальцевые, Щетинкочелюстные и Вторичноротые.

Большое число видов кольчатых червей — порядка 18 тыс. — и зачастую высокая плотность поселения (например, более ста тысяч *Enchytraeida* на 1 м² в лесной подстилке) делает также эту группу одной из наиболее значимых.

Характерный план строения послужил отправной точкой для многочисленных адаптивных радиации аннелид. Аннелиды имеют древних предков: известны кембрийские ископаемые из сланцев Берджес (*Burgess Shale*), идентифицируемые как типичные полихеты (например, *Canadia spinosa*).

Большинство аннелид имеют небольшие размеры, не более нескольких сантиметров в длину. Самым длинным представителем типа является полихета, длина которой достигает 3 м, а число сегментов — 1 000 (*Eunice aphroditois*). Очень большими являются и некоторые живущие в почве олигохеты (*Lumbricida*), их длина достигает более 1 м (возможно до 3 м).

Характерными признаками типа являются нижеследующие:

- Тело состоит из головной лопасти (простомиума), сегментированного туловища и анальной лопасти (пигидия). Характерна метамерность внешнего и внутреннего строения.
- Полость тела вторичная, у большинства животных хорошо развита. Лопасты лишены целома.
- Кожно-мускульный мешок развит, представлен эпителием и мышцами кольцевыми и продольными.
- Кишечник состоит из трех отделов, развиты слюнные железы.
- Выделительная система нефридиального типа.

- Кровеносная система замкнутого типа, у некоторых групп отсутствует.
- Дыхательная система: у некоторых представителей имеются жабры, либо животные дышат всей поверхностью тела.
- Нервная система состоит из парного головного мозга и брюшной нервной цепочки, или лестницы.
- Кольчатые черви раздельнополые или гермафродиты.
- Дробление яиц по спиральному типу, детерминированное.
- Развитие с метаморфозом или прямое.

10.2. Классификация типа

По классификации, представленной В.А. Догелю (1981) тип Кольчатые черви подразделяется на 2 подтипа: Беспоясковые (*Aclitellata*) и Поясковые (*Clitellata*). Кольчатых червей подразделяют на 3 класса:

Класс многощетинковые черви (представители подтипа Беспоясковые) – *Polychaeta* подразделяется на 2 группы (клады): *Scolecida* (придатки на простомииуме отсутствуют) и *Palpata* (простомииум с пальпами). Клада *Scolecida* представлена подклассом *Scolecida* (включает семейство пескожилов *Arenicolidae*).

Palpata подразделяется на подклассы 1) *Aciculata* (подвижные черви, или по В.А. Догелю их называют «бродячие», подкласс *Errantia*) и 2) подкласс *Canalipalpata* (обитатели трубок, норок, или подкласс «сидячих») (*Sedentaria*) полихет. Известно около 8 тыс. видов.

Класс малощетинковые черви – *Oligochaeta*. Он представлен 5 тыс. видов.

Класс пиявки – *Hirudinae*. Пиявок подразделяют на 2 подкласса и отряды: подкласс *Archihirudinae* – древние пиявки (отряд *Acanthobdellida* – щетинконосные пиявки, известен один вид), подкласс настоящие пиявки *Euhirudinae* (отряды *Rhynchobdellida* – хоботные пиявки, *Gnathobdellida* = *Arhynchobdellida* – челюстные пиявки). К классу пиявок относится около 400 видов.

Малощетинковых червей и пиявок рассматривают как подтип Поясковых (*Clitellata*).

Ранее систематики в типе кольчатых червей выделяли 6 классов, кроме перечисленных, классы первичных кольцецов – *Archiannelida*, эхиурид *Echiurida* и сипункулид, звездчатых червей *Sipunculida*. Первичных кольцецов, считавшихся примитивными из-за упрощенного строения, сейчас рассматривают как высокоспециализированных к жизни в донных осадках, не выделяют из класса полихет. Другие группы в настоящее время имеют статус самостоятельных типов *Echiura* и *Sipuncula*. Особое место среди многощетинковых кольцецов занимают мизостомиды, которые паразитируют на морских иглокожих. Некоторые зоологи выделяют их в отдельный класс *Myzostomida* (Малахов, 2003).

Многощетинковые – преимущественно морские свободноживущие животные, немногие виды населяют пресные водоемы или ведут паразитический образ жизни. Малощетинковые черви – обитатели пресных водоемов, почвы, некоторые виды встречаются в морях. Пиявки живут в пресных водоемах, часть ведет земноводный образ жизни, немногие виды встречаются в морях. Пиявки временные или постоянные эктопаразиты, имеются хищные виды.

10.3. Внешнее строение

Тело полихет состоит из головного отдела и сегментированного туловища. Голова образована головной лопа-

тью – *простомиумом*, и ротовыми сегментами (*перистомиум*). На простомиуме располагаются: глаза, антенны (щупальца, тентакулы) и пальпы (щупики), и обонятельные ямки (нухальные органы). Перистомиум образован 1–3 сегментами, отошедшими от туловища (цефализация), на нем размещаются: вентрально ротовое отверстие, по бокам – *цирры* – усики.

Обыкновенно тело аннелид формируется телобластически (из группы клеток, расположенных по бокам первичной кишки во время эмбриогенеза). Вначале образуются участки тела (сегменты, метамеры) одинаковой формы, располагающиеся между передним отделом тела, простомиумом, и задним отделом тела, пигидиумом. Сегменты формируются друг за другом в зоне роста, располагающейся перед пигидиумом (предпигидиальная). Число сегментов различно в разных таксонах, оно может быть постоянным.

У некоторых полихет головные придатки редуцированы. Туловище состоит из сегментов, сегментация гомономная или гетерономная, животные чаще полимерные. На туловищных сегментах располагаются параподии – примитивные конечности. Параподии развиты у бродячих полихет, а у сидячих полихет в большей или меньшей степени они редуцированы.(рис.13).

Параподии состоят из следующих частей: основания (базальная часть) и двух ветвей – нотоподия и невроподия, внутри которых располагаются пучки щетинок и ацикула. Каждая щетинка формируется в эпидермальной фолликуле. Стенка фолликула состоит из фолликулярных клеток, в основании располагается клетка – хетобласт. Внутри сформировавшейся щетинки имеются полые каналы. Основание щетинки располагается в фолликуле, большая часть выходит на поверхность эпидермиса. Формы щетинок разнообразные.

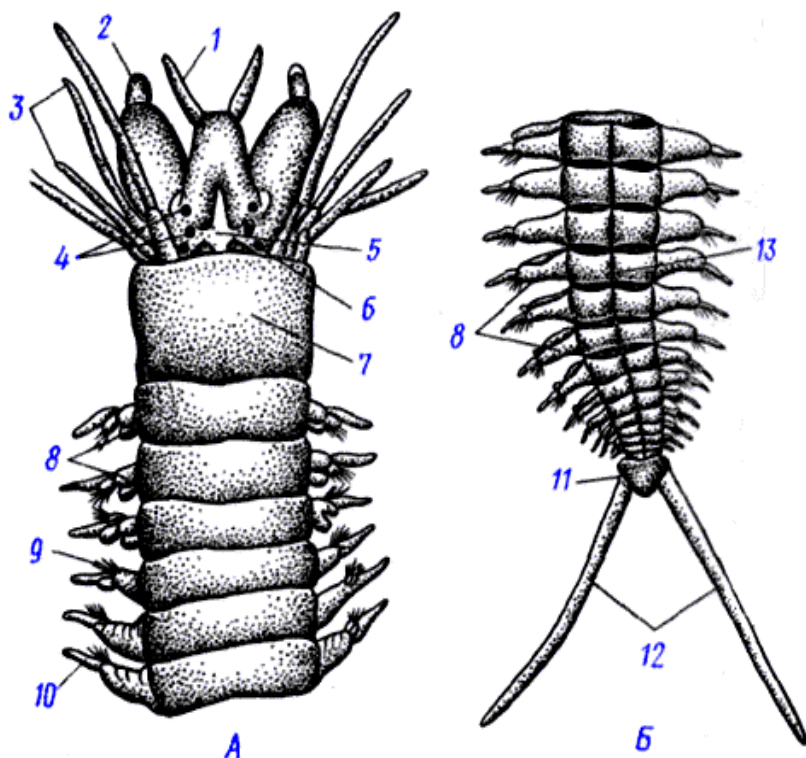


Рис.13. Концы тела *Nereis pelagica*: 1- щупальце (антенна), 2- пальп, 3- перистомиальные усики, 4- глаза, 5- простомииум, 6- обонятельная ямка, 7- перистомииум, 8- параподии, 9- щетинки, 10- спинной усик, 11- пигидий, 12- анальные усики, 13- просвечивающий спинной кровеносный сосуд

Способы движения: загребание, плавание, пяденицеобразное, перистальтическое.

В основании параподий на спинной и на брюшной стороне находятся усики – чувствительные органы. Спинной усик у некоторых видов полихет превращается в орган дыхания – жабру. Заканчивается тело анальной лопастью – пигидием.

Олигохеты олигомерные и полимерные, сегментация чаще гомономная. Простомииум большинства животных не имеет придатков. На перистомииуме расположено вентрально ротовое отверстие. Параподии не развиты, сохранились пучки щетинок. На теле животных имеется поясок (*clitellum*) с множеством железистых клеток. Число сегментов, образующих поясок, варьируется (у водных форм чаще 2, у *Lumbricus* 6–7, у некоторых достигает 60). Заканчивается тело анальной лопастью с порошицей.

Тело пиявок сплюснуто в дорсовентральном направлении. Имеются две присоски: на переднем и заднем концах тела (передняя присоска у древних пиявок отсутствует, фиксируется пиявка на теле хозяина с помощью крючковидных щетинок). Простомииум и пигидий не выражены. Придатки на теле отсутствуют. Истинных сегментов 33 (у щетинконосных – 30). Четыре сегмента образуют переднюю присоску, семь – заднюю. Внешняя кольчатость пиявок ложная. Каждому настоящему сегменту соответствует от 3 до 14 ложных сегментов. Поясок образован тремя сегментами.

Покровы кольчатых червей: кутикула, однослойный эпидермис. Некоторые полихеты, обитающие в трубках, лишены кутикулы. Эпителий содержит железистые, пигментные клетки. В покровах олигохет присутствуют рабдитные клетки.

10.4. Внутреннее строение

Под эпителием располагается мускульный мешок. Он состоит из наружных кольцевых и внутренних продольных мышц. Продольная мускулатура в виде сплошного слоя либо поделена на ленты. Пиявки имеют слой диагональных мышц, которые располагаются между кольцевыми и про-

дольными мышцами. Спинно-брюшные мышцы хорошо развиты у пиявок. У бродячих полихет развиты сгибатели и разгибатели параподий – производные кольцевой мускулатуры, у олигохет мышцы-протракторы и мышцы-ретракторы щетинок. Кольцевая мускулатура олигохет более развита в передних восьми сегментах, что связано с образом жизни.

Полость тела выстлана мезотелием, который отделяет полостную жидкость от тканей и органов. Каждый сегмент тела полихет и олигохет имеет два целомических мешка. Стенки мешков с одной стороны примыкают к мышцам, образуя соматоплевру, с другой стороны к кишечнику и друг к другу, образуется спланхноплевра (кишечный листок). Спланхноплевра правого и левого мешочка образует мезентерий (брыжейку) – двухслойную продольную перегородку. Развиты либо 2, либо 1 перегородки.

Стенки целомических мешочков, обращенные к соседним сегментам, образуют *диссепименты*. Диссепименты у некоторых полихет исчезают. Вторичная полость, т.е. целом отсутствует в простомииуме и пигидии.

Почти у всех пиявок (за исключением щетинконосных) между органами паренхима целом сохраняется в виде лакун. Утрата пиявками перегородок целомических полостей функционально связана с новыми способами локомоции (плавание, движение с использованием только присосок).

Целомическая жидкость содержит *целоциты*. Их функция – защита, иногда газообмен.

Функции целома: опорная, распределительная, выделительная, а у полихет еще и половая.

Происхождение целома. Известны 4 гипотезы: *миоцельная, гоноцельная, энтероцельная и схизоцельная*.

В частности, целом, как оказалось, свойствен не всем кольчатым червям и возникает в разных группах по-раз-

ному: не только телобластически из мезодермальных зачатков, возникающих из клеток-телобластов, но и энтероцельно из первичной кишки, а также из схизоцеля, или из мускульного зачатка – миоцеля, или из половых желез (гоноцеля) (В.Н.Беклемишев). Это подтверждается ниже следующими теориями о возникновении целома.

Теории о происхождении вторичной полости: Схизоцельная (Готте, 1884) (целом гомологичен первичной полости тела Первичнополостных и результат ее усовершенствования); Нефроцельная – (Зиглер, 1898) (целомические мешки образуются из нефридий); Миоцельная – (Ливанов, 1955)(образование в результате мускульного зачатка животного, заполнилось жидкостью); Гоноцельная – (Берг, 1855; Хатшек, 1878)(возникновение из половых желез низших червей); Энтероцельная – (Мечников, 1874) (целом берет начало от гастроваскулярной системы кишечнополостных и гребневикиков).

Пищеварительная система представлена тремя отделами. Пищеварение полостное. Глотка хищных полихет вооружена хитиновыми челюстями. По типу питания полихеты детритофаги, зоофаги, фитофаги, некрофаги, сестонофаги. Олигохеты – сапро- и детритофаги, пиявки – зоофаги и гематофаги.

В глотку кольчатых червей открываются протоки слюнных желез. Железы пиявок содержат антикоагулянт гирудин. У дождевых червей стенка пищевода несет известковые (мореновые) железы, они выделяют карбонат кальция в виде кальцита, который транспортируется по кишке. Известковые железы не участвуют в пищеварении, их роль не ясна. В состав передней кишки дождевых червей входят, помимо глотки и пищевода, зоб и мускулистый желудок. Поверхность всасывания средней кишки увеличивается за счет выростов – дивертикул (пиявки, часть полихет) либо *тифлостоля* (олигохеты) (рис.14).

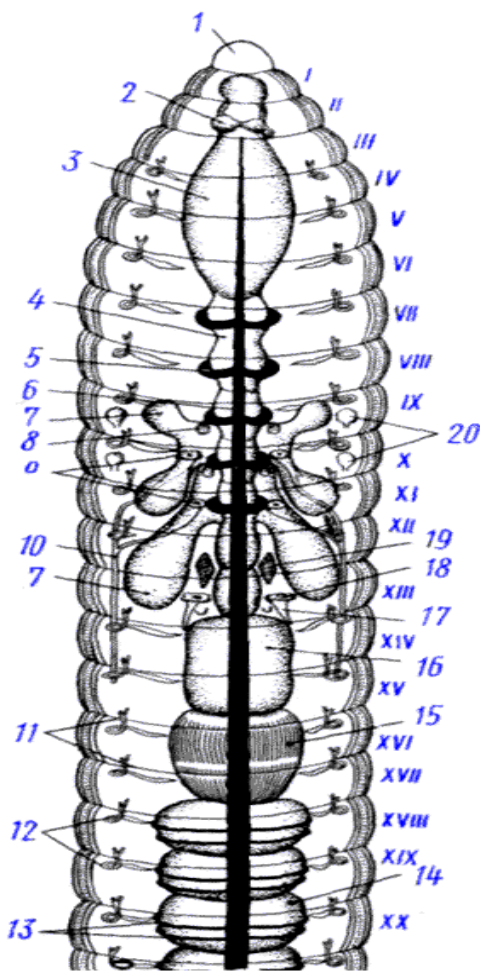


Рис.14.Анатомия дождевого червя *Lumbriciis*:

1- простомииум, 2- церебральные ганглии, 3- глотка, 4- пищевод, 5- боковые сердца, 6 - спинной кровеносный сосуд, 7- семенные мешки, 8- семенники, 9 - семенные воронки, 10 -семяпровод, 11- диссепименты, 12- метанефридии, 13- дорсо-субневральные сосуды, 14- средняя кишка, 15- мускулистый желудок, 16 - зуб, 17- яйцевод, 18- яйцевые воронки, 19 - яичник, 20-семяприемник. Римскими цифрами обозначены сегменты тела

Переваривание пищи у пиявок происходит медленно (медицинская пиявка переваривает до 200 дней порцию крови). В кишечнике пиявок не образуются основные пищеварительные ферменты (амилазы, липазы, эндопептидазы). Присутствуют только экзопептидазы, в кишечнике много симбиотических бактерий, которые обеспечивают пищеварение.

Выделительная система. Нефридиального типа. Как правило, каждый сегмент имеет 2 выделительных канала, которые начинаются в одном сегменте, а открываются выделительной порой в следующем сегменте тела.

Наиболее разнообразны органы выделения полихет. Многощетинковые черви имеют следующие типы выделительной системы: протонефридии, метанефридии, нефромиксии и *миксонефридии*.

Протонефридии развиты у личинок и животных, не имеющих кровеносной системы. Они начинаются терминальными клетками булавовидной формы со жгутиком (соленоциты), далее канал нефридия.

Метанефридии начинаются воронкой с *нефростомом*, внутри воронки расположены реснички, далее следует проток и *нефропора*. Протонефридии и метанефридии по происхождению эктодермальные. Нефромиксии и миксонефридии представляют собой слияние протоков протонефридия либо метанефридия с целомодуктом – половой воронкой.

Целомодукты мезодермального происхождения. Органы выделения олигохет и пиявок – метанефридии. У пиявок их число значительно меньше, чем сегментов тела (10–17 пар, у медицинской пиявки 17), характерно отделение воронки от канала. В выделительных каналах нефридиев аммиак превращается в высокомолекулярные соединения, а вода всасывается в целом. (рис.15).

Кольчатые черви имеют также «почки» накопления: *хлорагогенная ткань* (полихеты, олигохеты) и *ботриоидная ткань* (пиявки). Функции хлорагогенной ткани разнообразны и сравнимы с функциями печени позвоночных – в ней синтезируются и запасаются гликоген и жир. Кроме того, синтезируется гемоглобин, образуется аммиак, синтез мочевины. В них накапливаются гуанин, соли мочевой кислоты, которые выносятся из целома через нефридии.

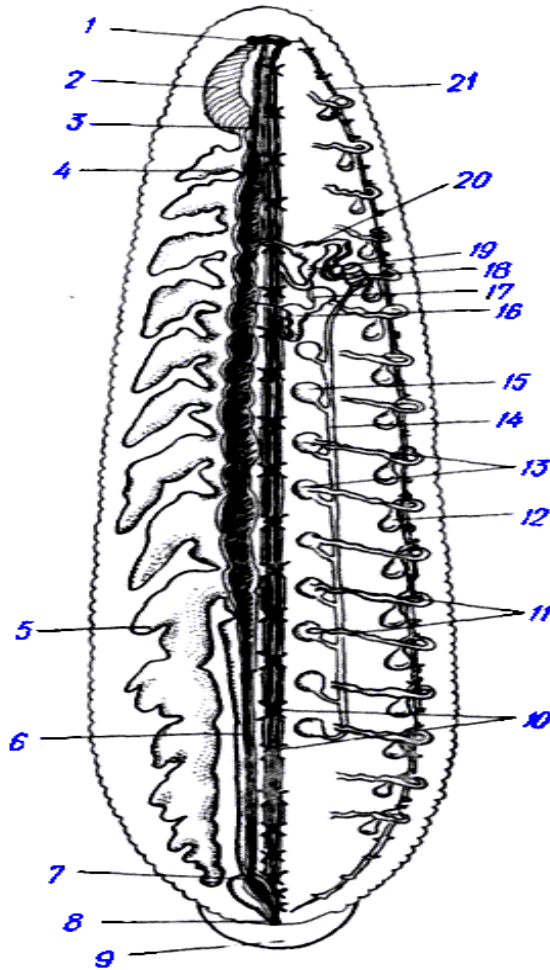


Рис.15. Анатомия медицинской пиявки *Hirudo medicinalis*: 1 - церебральные ганглии, 2 - глотка, 3 - пищевод, 4 - желудок, 5 - задний вырост желудка, 6 - средняя кишка, 7 - задняя кишка, 8 - анальное отверстие, 9 - задняя присоска, 10 - ганглии брюшной нервной цепочки, 11 - метанефридии, 12 - мочевого пузыря, 13 - семенные мешки, 14 - семяпровод, 15 - ресничная воронка метанефридия, 16 - влагалище, 17 - яйцевой мешок с яичником, 18 - придаток семенника, 19 - мужской совокупительный орган (пенис), 20 - предстательная железа, 21 - боковая лакуна

Кровеносная система. Большинство кольчатых червей имеют замкнутую кровеносную систему. Она представлена двумя главными сосудами (спинной и брюшной) и сетью капилляров. Движение крови осуществляется за счет сокращения стенок спинного сосуда, у олигохет сокращаются и «кольцевые сердца» (дорзовентральные сосуды вокруг переднего отдела кишечника). Направление движения крови по спинному сосуду сзади наперед, брюшному – в противоположном направлении. Развита кровеносная система у щетинконосных и хоботных пиявок. У челюстных пиявок сосуды отсутствуют, функцию кровеносной системы выполняет лакунарная система.

Процесс функционального замещения одного органа другим, иным по происхождению, называется *субституцией органов*.

Кровь кольчатых червей часто окрашена в красный цвет за счет присутствия гемоглобина. Гемоглобин может находиться в целомической жидкости, крови, мышцах и в нервах. В целоме он сосредоточен в целомоцитах, а в кровеносной системе растворен в плазме крови. Гемоглобин мышц и нервов связывает кислород наиболее прочно, кровеносных сосудов – наименее прочно, гемоглобин целомической жидкости по этому признаку занимает промежуточное положение. Полихеты имеют три дыхательных пигмента: гемоглобин, хлорокруорин (зеленый) и гемэритрин (розовый или фиолетовый оттенок). У примитивных полихет кровеносная система отсутствует.

Дыхательная система. Большинство дышат всей поверхностью тела, у части полихет и некоторых пиявок имеются жабры. Органы дыхания – эвагинированные. Жабры полихет по происхождению – видоизмененный спинной усик параподий, жаберная лопасть нерейд – уплощенная нотоподия, жабры пиявок – кожные выросты.

Нервная система и органы чувств. В состав нервной системы входят: парный мозговой (надглоточный) ганглий, коннективы, подглоточные ганглии и нервная система лестничного типа (два ствола, в каждом сегменте на стволах располагаются ганглии, соединенные между собой комиссурой).

Эволюция нервной системы шла в направлении преобразования нервной системы лестничного типа в цепочку, погружении системы в полость тела. Нервы, отходящие от центральной системы, составляют периферическую систему. Отмечается разная степень развития надглоточного ганглия, мозг либо монолитен, либо в нем выделяют отделы. Для пиявок характерно слияние ганглиев сегментов, входящих в состав присосок. Подглоточный ганглий олигохет – главный двигательный центр, он же контролирует основные жизненно важные рефлексy.

Органы чувств. Полихеты: эпителиальные чувствительные клетки, антенны, нухальные органы в виде ямок или щелей, усики пароподий,статоцисты, органы зрения (глаза типов бокал, пузырь). Органы чувств олигохет: светочувствительные клетки, у некоторых обитателей воды глаза (бокал), туберкулы (скопления сенсорных клеток) – хеморецепторы, осязательные клетки. Пиявки: бокаловидные органы – органы химического чувства, глаза, чувствительные папиллы.

Контрольные вопросы

1. Первичноротые и вторичноротые животные, признаки, положенные в основу классификации.
2. Среды обитания, видовое разнообразие и классификация кольчатых червей.
3. Общая характеристика типа кольчатых червей.

4. Внешнее строение полихет (сегментация и ее изменчивость, отделы тела и их строение, придатки отделов тела).
5. Строение и функции пароподий полихет.
6. Внешнее строение малощетинковых червей (сегментация, покровы и железы, редукция пароподий).
7. Внешнее строение пиявок (присоски, настоящая и ложная сегментация, щетинки, кожные жабры).
8. Мускульный мешок кольчатых червей (мышцы и их функции).
9. Вторичная полость тела и ее строение у полихет.
10. Особенности строения целома олигохет и пиявок.
11. Теории происхождения целома.
12. Строение пищеварительной системы полихет, олигохет и пиявок.
13. Пищеварительные железы и их функции.
14. Строение выделительной системы полихет, олигохет и пиявок.
15. Хлорагогенная и ботриоидная ткань.
16. Дыхательная система кольчатых червей. Кожное дыхание.
17. Строение кровеносной системы полихет.
18. Строение кровеносной системы олигохет. Кольцевые сердца и их роль.
19. Вариации в строении кровеносной системы пиявок.
20. Субституция органов.

ЛЕКЦИЯ 11. РАЗМНОЖЕНИЕ, РАЗВИТИЕ И ЗНАЧЕНИЕ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЛЕНИСТОНОГИХ

11.1. Строение половой системы полихет

Многощетинковые черви – раздельнополые животные, немногие гермафродиты. Половой диморфизм не выражен. Половые железы формируются во всех либо некоторых сегментах под перитонеальным эпителием. Половые продукты разрывают эпителий и выпадают в полость тела, где и созревают.

Яйца или сперматозоиды выводятся через целомодукты, нефромиксии, при отсутствии протоков – через разрыв стенки тела животного. Оплодотворение наружное. Некоторые виды откладывают яйца в трубки или норки или формируют студенистые кладки на поверхности трубок и других объектов. Многие полихеты вынашивают яйца.

Размножение полихет бесполое и половое. Чаще встречается почкование и поперечное деление (фрагментация). Восстановительная *регенерация* хорошо развита среди аннелид. После удаления нескольких сегментов у многих видов сразу же образуется зона роста, в которой формируются новые сегменты (иногда столько же, сколько было утеряно). Среди полихет есть виды, для которых характерно последовательное почкование – паратомия.

В период размножения для многих полихет характерна *эпитокия*. Эпитокия – это образование пелагической особи, способной к половому размножению, и атокной бентосной формы, которая не производит половые продукты. В эпитокных члениках исчезает кишечник, модифицируются щетинки и параподии, увеличиваются размеры сегментов. Эпитокные членики отрываются от атокных, атокные членики регенерируют задние сегменты. Эпитокия – адап-

тация, она позволяет синхронизировать половое созревание и гарантировать встречу партнеров.

Развитие полихет подразделяется на периоды эмбрионального и постэмбрионального развития.

11.2. Эмбриональное развитие

Кольчатых червей начинается дроблением яйца и заканчивается гастрულიцей и образованием первой личинки.

Этапы эмбрионального развития:

1) Дробление яйца полное. Двумя последовательными делениями яйцо рассекается на четыре приблизительно одинакового размера бластомера: А, В, С, Д.

2) Наклонной бороздой эти бластомеры делятся на 4 микромера и 4 макромера.

3) Дальнейшее отделение от макромеров по направлению к анимальному полюсу квартетов микромеров 2-го, 3-го и 4-го квартетов. При отделении каждого нового квартета клетки ранее образовавшихся квартетов тоже делятся. Важная особенность отделения микромеров – изменение веретена деления. Дробление спирального типа.

4) Дробление яйца детерминированное, т. е. на ранних стадиях дробления определена «судьба» каждого бластомера. Бластомер Д соответствует будущей спинной, а бластомер В – брюшной стороне зародыша. Квартеты микромеров идут на образование эктодермы и ее производных, макромеров – энтодермы, микромер 4 *d* – целомической мезодермы.

5) В результате дробления образуется бластула. Это подвижная стадия.

6) Гастрულიция протекает путем инвагинации – макромеры погружаются в бластоцель. Отмечена и *эпиболия* (перемещение клеток, происходящее на ранних стадиях развития зародыша, в то же время, когда происходит гаст-

руляция). На вегетативном полюсе формируется первичный рот – бластопор, на анимальном полюсе – теменной султан. Образуется первая личинка - *трохофора*.

11.3. Постэмбриональное развитие

Трохофора – планктонная личинка шаровидной или эллиптической формы, имеет теменной султан, представленный длинными ресничками на теменной пластинке, *прототрох* – предротовой венчик ресничек, иногда имеется и послеротовой венчик. Кишечник состоит из трех отделов, заканчивается анальным отверстием. Трохофора имеет протонефридии, нервную систему, первичную полость тела. В области анального отверстия по бокам кишечника располагаются телобласты – потомки микромера 4 *d*. Заканчивается тело анальной лопастью, перед которой расположена зона роста.

Следующими стадиями развития полихет являются *метатрохофора*, *нектохета*, *ювенильная форма*.

1) Метатрохофора формируется следующим образом: вытягивается задний конец тела трохофоры, телобласты размножаются, образуются мезодермальные полосы. Тело личинки одновременно подразделяется на 3, 7, 9–13 сегментов (сегменты туловища), на сегментах развиваются пароподии. Под влиянием наружной сегментации мезодермальные полосы расчленяются на парные группы клеток. Группы клеток вначале компактные, а затем формируется полость – зачаток целома, клеточная стенка полости становится стенкой целомического мешка.

2) Нектохета (стадия выделяется не всеми исследователями) имеет следующую организацию: формируются головной мозг за счет клеток теменной пластинки и брюшные нервные стволы из валиков эктодермы. Из эктодермы развиваются глаза, пальпы.

3) Ювенильная стадия. На этой стадии развития полихет из зоны роста последовательно формируются новые сегменты. Каждый сегмент получает зачаток целомических мешков, они срастаются над кишкой и под кишкой, формируется спинной и брюшной мезентерий. На границах соприкосновения целомических мешков образуются диссепименты. Вторичная полость – целом, вытесняет первичную полость тела. Из остатков первичной полости формируется кровеносная система (т.е. просвет кровеносных сосудов - первичная полость).

4) Взрослое животное. Тело взрослой полихеты состоит из головной лопасти, немногочисленных сегментов личинки метатрохофоры (ларвальные сегменты), многочисленных постларвальных сегментов и анальной лопасти (пигидия). Явление двойственного происхождения сегментов (метамерии) открыто П. П. Ивановым.

11.4. Размножение и развитие олигохет

Все олигохеты – гермафродиты. У них половая система связана с немногими сегментами. Расположение гонад варьируется.

Мужская половая система представлена двумя парами семенников в семенных капсулах, семенники прикрыты тремя парами семенных мешков (выпячивания диссепиментов). Половые продукты созревают в семенных мешках. Для вывода семенных продуктов существуют воронки и половые протоки, связанные с капсулами, парные протоки каждой стороны сливаются в непарный семяпровод.

Женская половая система состоит из одной пары яичников, пары воронковидных яйцеводов, двух пар семяприемников. Косвенное отношение к половой системе имеют многочисленные одноклеточные железки, образующие ут-

олщение – поясок. Он выделяет слизь и белковую жидкость. Поясок развит только у половозрелых особей.

Размножение бесполое и половое. Бесполое размножение чаще встречается у обитателей водоемов, отмечено у дождевых червей. Известны две формы бесполого размножения: архитомия (деление предшествует регенерации) и паратомия.

Оплодотворение у олигохет перекрестное. Основные этапы размножения нижеследующие:

1) Спаривающиеся черви располагаются головными отделами навстречу друг другу, прикрепляются с помощью пубертатных валиков (утолщений пояска с вентральной стороны) и половых щетинок.

2) Пояски выделяют слизь, которая обволакивает соприкасающиеся части тела животных.

3) Первоначально оба червя выделяют семенную жидкость, которая по бороздкам поступает в семяприемники другой особи.

4) После обмена мужскими половыми продуктами черви расходятся и выползают из слизистых «муфт».

5) У каждого червя образуется вокруг пояска новая слизистая «муфта». Благодаря перистальтическим движениям тела муфта сползает к переднему концу тела.

6) Из женских половых протоков в муфту попадают яйцеклетки, а затем из семяприемников выпрыскивается чужая семенная жидкость. Яйца оплодотворяются.

7) Муфточка соскальзывает с червя, смыкается на концах, уплотняется и превращается в яйцевой кокон, внутри которого происходит развитие.

8) Развитие олигохет без метаморфоза. Яйца водных олигохет содержат больше желтка. Кокон наземных червей содержит белковую жидкость, яйца бедны желтком. Зародыш при развитии активно заглатывает белок.

11.5. Размножение и развитие пиявок

Пиявки также гермафродиты. Строение половой системы у пиявок напоминает строение малощетинковых червей. У пиявок имеется поясок, он становится заметным только в период размножения.

Мужской половой аппарат у пиявок состоит из нескольких пар (4–12 и более) семенников. У *Hirudo medicinalis* их 9 пар. Семенники располагаются в семенных мешках, от семенников отходят семявыносящие каналы, открывающиеся в продольные парные семяпроводы. Семяпроводы образуют придатки семенников, в которых скапливается семенная жидкость. По выходе из клубков семяпроводы сливаются в непарный семяизвергательный канал, который располагается в совокупительном органе. У многих пиявок циррус отсутствует, и сперматозоиды находятся в сперматофорах. Сперматофоры либо вводятся в женское половое отверстие, либо втыкаются в кожу.

Женская половая система состоит из пары яичников в яйцевых мешках. От них отходят яйцеводы, далее матка и непарное влагалище. Оплодотворение внутреннее. Коконоты откладываются на дно водоема, на водоросли или на берегу в сырую почву.

Развитие пиявок протекает сходно с развитием малощетинковых червей. Хоботные пиявки по эмбриональному развитию напоминают червей обитателей воды, челюстные – наземных червей. Дробление яиц спирального типа, детерминированное. Из макромера Д формируется большая часть внутренних органов взрослого животного.

11.6. Значение кольчатых червей

Класс Многощетинковые черви (*Polychaeta*):

- Корм рыб и других животных. Наибольшую роль играют массовые виды. Следует особо отметить интродукцию полихет азовской nereidy в Каспийское море.

- Пища человека (палоло и другие виды).

- Очистка морской воды, переработка органического вещества.

- Поселение на днищах судов (серпулиды) – снижение скорости движения.

Класс Малощетинковые черви (*Oligochaeta*):

- Олигохеты – обитатели водоемов, являются кормом многих животных, участвуют в переработке органики.

- Дождевые черви – корм животных и пища человека.

- Дождевые черви – участники почвообразовательного процесса. Благодаря их деятельности:

- 1) повышается влажность почвы. Это увеличивает аэрацию, обеспечивает проникновение корней растений на глубину;

- 2) перемешиваются слои почвы;

- 3) изменяется химический состав почвы;

- 4) нейтрализуются почвенные кислоты;

- 5) структурируется почва за счет образования копролитов;

- б) изменяется комплекс микроорганизмов.

Интродукция дождевых червей на орошаемые земли, польдеры, в лесополосы, сады.

Класс Пиявки (*Hirudinea*):

- Применение в медицине.

- Птичьи и рыбы пиявки ослабляют животных.

11.7. Общая характеристика типа *Arthropoda*

Среди первичноротых выделяется филогенетическая линия, в которой опорой мышц является внешний скелет (экзоскелет). Формирование экзоскелета сопряжено с осо-

бенностями развития. Таксон *Ecdysozoa* объединяет животных, которые в процессе роста периодически линяют, сбрасывая экзоскелет. Он включает часть первичнополостных червей, членистоногих и близкие к ним формы. Основные эволюционные преобразования этой группы связаны с переходом к наземному образу жизни.

По современной классификации типы Погонофора (*Pogonophora*) и Моллюски (*Mollusca*) расположены и изучаются до типа Членистоногих. что связано уровнем развития и особенностями сегментации целома.

Членистоногие в своей эволюции далеко ушли от аннелид, своей предполагаемой сестринской группы. *Arthropoda* — самый многочисленный таксон: более одного миллиона его видов составляют около 3/4 всех видов животных. Согласно последним оценкам в состав только насекомых могут входить до 30 млн. видов! Членистоногие населяют все типы местообитаний, в том числе и воздушную среду. К артроподам относятся такие разнообразные формы. Большая группа членистоногих – паразиты, постоянные или временные, наружные и внутренние, как других видов членистоногих, так и животных, принадлежащих к другим типам. По многим признакам строения членистоногие близки кольчатым червям, особенно полихетам. Жорж Кювье объединял кольчатых червей и членистоногих в один тип Членистых животных (*Articulata*).

Членистоногие – древние животные. В самых глубоких осадочных породах кембрийского периода палеозойской эры встречаются трилобиты, имеющие признаки, свойственные представителям типа членистоногих. Из кембрийских отложений известны ракообразные, некоторые из них относятся к современным отрядам. Силурийским периодом датируются находки ископаемых родственников мечехвостов и даже скорпионов, в девонских отложениях

обнаружены останки примитивных насекомых – коллембол.

Характеристика типа:

1. Тело животных подразделяется на отделы (тагмы). *Тагм* два или три: голова, грудь и брюшко либо голова и туловище, головогрудь и брюшко. Начинается тело головной лопастью – акроном, заканчивается анальной лопастью – тельсоном.

2. Сегментация гомономная (у примитивных форм) и гетерономная. Сегменты в пределах тагм могут сливаться. Количество сегментов, составляющих тело членистоногих, варьируется, отмечается тенденция к уменьшению числа сегментов и постоянству их числа. Сегменты образованы 4 склеритами: *тергитом* (спинной склерит), *стернитом* (брюшной склерит) и *плейритами* (боковые склериты). В брюшном отделе вместо плейритов – плейральные мембраны.

3. Конечности членистые. Примитивная конечность двуветвистая, она состоит из двучленистой основной части – *протоподита* и двух членистых ветвей: внешней (*экзоподит*) и внутренней (*эндоподит*). В состав протоподита входят *коксоподит* и *базиподит*. У многих ракообразных на коксоподите имеется жаберный придаток – *этиподит*. С коксоподитом может быть связан и жевательный отросток. Часть конечностей превращается в ротовые органы – челюсти. Число пар ног, которые служат для передвижения (периоподы), неодинаковое у разных представителей.

4. Покровы – кутикула. Мерцательный эпителий отсутствует. Кутикула – продукт гиподермы. Кутикула включает липоиды, протеины и хитин – азотистое органическое вещество. Кутикула пропитана углекислой известью или инкрустирована задубленными белками. Рост членистоногих сопровождается линьками. Покров служит местом

прикрепления мышц, следовательно, является внешним (наружным) скелетом.

5. Кожно-мускульный мешок отсутствует. Мускулатура специализированная, представлена пучками. Мышцы поперечнополосатые.

6. Полость тела смешанная – миксоцель.

7. Пищеварительная система представлена 3 отделами. Пищеварительные железы: слюнные (характерны для паукообразных, многоножек, насекомых) и печень (характерна для ракообразных и паукообразных).

8. Органы дыхания разнообразные: у обитателей водоемов – жабры, наземных – легкие или трахеи. Членистоногие, имеющие тонкие покровы и небольшие размеры, дышат всей поверхностью тела.

9. Кровеносная система незамкнутого типа, имеется сердце. Сердце трубчатое, состоит из камер с парными боковыми отверстиями – остиями. Кровеносные сосуды – аорта и артерии. Степень развития кровеносной системы зависит от типа органов дыхания. Кровь – гемолимфа. Она двойственной природы, соответствует настоящей крови и целомической жидкости.

10. Выделительная система представлена либо видоизмененными целомодуктами или же особыми органами – мальпигиевыми сосудами.

11. Нервная система представлена надглоточными ганглиями (образуют головной мозг), окологлоточными коннективами и брюшной нервной цепочкой с разной степенью концентрации ганглиев. У более примитивных форм нервная система лестничного типа. Головной мозг состоит из 2 или 3 отделов. Развита симпатическая нервная система. Органы чувств разнообразные.

12. Размножение половое. Большинство членистоногих – раздельнополые животные.

13. Развитие прямое и с метаморфозом.

В более подробной форме следует отметить, что таксон *Arthropoda* характеризуется рядом чётко выделяющихся признаков (*аутапоморфий* - уникальное производное состояние признаков).

1. Важнейшим и решающим для эволюции таксона новоприобретением является **кутикула**, состоящая из **α-хитина** и **белков** и обновляемая при регулярных линьках. Хитин — это содержащий азот линейный полисахарид— N-ацетилглюкозамин с 1,4 (3-гликозидными связями), очень сходный с целлюлозой и так же трудно расщепляющийся. Хитин встречается не только у всех членистоногих в качестве внеклеточного основного вещества, но и присутствует, обычно в небольших количествах, у кишечнополостных, моллюсков, аннелид, щупальцевых, а также у грибов и некоторых водорослей.

2. Весьма вероятно, что у членистоногих нет **внешних локомоторных ресничек** из-за твёрдой кутикулы. Преобразованные реснички (лишённые обеих центральных микротрубочек) сохранились только в чувствительных клетках. Реснички редки также внутри тела членистоногих — они обычны в сперматозоидах.

3. Образование головы (**цефализация**) и проходящее при этом формирование сложного мозга (по последним сведениям это **синцеребрум**) путём слияния нескольких отделов — ещё одна важная аутапоморфия, т.е. характерный признак членистоногих. В историческом развитии членистоногих цефализация проходила в несколько этапов. Считается, что сначала к простому, лишённому целома и придатков (у членистоногих он называется **акроном**), присоединились два туловищных сегмента. Образующаяся таким образом голова (цефалон), вероятно, имела верхнюю губу (**лабрум**) и одну пару антенн. Предполагают, что губа произошла из конечностей первого сегмента. Головной мозг (**первичный синцеребрум**) состоял из архисцеребрума

(мозг аннелид), прозоцеребрума (ганглии I сегмента) и **дейтоцеребрума** (ганглии II сегмента). Архицеребрум и прозоцеребрум практически не разделены, и вместе обозначаются как **протоцеребрум**. На следующей стадии цефализации к первичной голове (по Догель, 1981 – **протоцефалон**) присоединился сначала один туловищный сегмент, а потом окончательно ещё три (вторичная голова – **гнатоцефалон**). Этот первый из следующей очереди сегментов нёс пару конечностей, которые превратились в антенны II (или в хелицеры у представителей подтипа *Chelicerata*); его ганглии образовали **тритоцеребрум**, который объединился с расположенным перед ним мозгом во **вторичный синцеребрум**. Конечности трёх последующих сегментов стали у мандибулят частями ротового аппарата, а ганглии этих сегментов слились в компактный **подглоточный ганглий**.

4. Возможно, что вследствие образования экзоскелета (у онихофор — из тонкой кутикулы и мощного базального матрикса, а у *Euarthropoda*, т.е. настоящих артропод — из склеротизированной кутикулы), мог стать излишним гидроскелет в виде парных сегментарных целомических полостей, который стабилизировал тело примитивных членистоногих. Первичная и вторичная полости тела объединились друг с другом; возникшая таким способом «третичная» полость тела названа **миксоцелем** (гемоцелем). Миксоцель — отличительный признак всех без исключения членистоногих, так же как функционально связанная с ним **незамкнутая кровеносная система**.

В процессе эмбрионального развития ещё закладываются мезодермальные полоски и целомические полости. Однако они рано резорбируются (разрушаются) при образовании туловищной и кишечной мускулатуры, кровеносных сосудов с мускулистой сердечной трубкой, жировых тел и перикардиальной перегородки; в качестве остатков

целома сохраняются только гонады с их выводными отверстиями и целомические мешочки нефридиев.

В результате разрушения целома кровь и целомическая жидкость объединяются и образуют **гемолимфу**. Она циркулирует в системе сосудов и полости тела, где протекает по лакунам. От дорсомедианного сердца, т.е. спинной сердечной трубки берёт начало **артериальная система**, которая хорошо развита у примитивных и особенно у большинства крупных форм. Она состоит из: (1) парных сегментарных боковых сосудов, которые образуются в зачатках септ между сегментами, (2) передней аорты и задней артерии и (3) часто также из брюшного сосуда, идущего вдоль брюшной нервной цепочки, дорсально или вентрально от неё. **Сердце**, которое первоначально располагалось вдоль всего тела, всё больше концентрируется в той части туловища, где находятся органы дыхания.

5. Первоначально органами выделения артропод были метанефридии. В примитивной форме и в большом числе их можно найти только у онихофор; напротив, у *Euarthropoda* они встречаются лишь в немногих сегментах: так, у *Limulus* (Xiphosura) их четыре пары, а "у пауков и ракообразных две, причём одна из двух пар часто редуцирована. У хелицеровых метанефридии называются *коккальными железами*, а у ракообразных по месту выводных пор — *антеннальными* или *максиллярными нефридиями* (или железами). Нефридии связаны с небольшим целомическим мешком (саккулюсом).

6. У наземных членистоногих (*Arachnida* и *Antennata*), которым необходимо экономить воду, в специализированных отделах кишечника образуются кристаллические экскреторные вещества. Далее эти вещества (гуанин и т.п.) выводятся наружу через анус.

У *Antennata* (артроподы, имеющие антенн) и некоторых паукообразных конвергентно образовались **мальпиги-**

евы сосуды, у первых — как выросты эктодермальной задней кишки, у вторых — из энтодермальной средней кишки.

7. В отличие от аннелид, членистоногие лишены способности регенерировать сегменты и, очевидно у артропод также **не бывает бесполого размножения**, если не считать изредка встречающейся полиэмбрионии (например, у перепончатокрылых).

Начальные этапы эволюции членистоногих проходили в воде; откуда неоднократно и независимо начиналось освоение суши. В итоге конвергентно возникал ряд структур, представляющих собой приспособления к наземной жизни и вместе с тем чётко определяющих анатомические особенности таксона. К ним относятся уже упоминавшиеся **мальпигиевые сосуды** (у паукообразных и Antennata), а также **органы воздушного дыхания**. У водных форм дыхание осуществляется всей поверхностью тела или ограничено специальными участками утончённой кутикулы (жабры, внутренняя стенка карапакса). У наземных членистоногих развились следующие органы воздушного дыхания.

Контрольные вопросы

1. Строение половой системы полихет, половые железы, выведение половых продуктов.
2. Бесполое размножение полихет. Эпитокные, атокные членики (строение, функции).
3. Строение половой системы олигохет и отличительные признаки в сравнении с полихетами.
4. Оплодотворение олигохет.
5. Строение яйца олигохет и эмбриональное развитие.
6. Бесполое размножение олигохет (паратомия и архитомия и их характеристика).

7. Строение половой системы пиявок и способы оплодотворения.
8. Развитие пиявок. Скрытая личинка.
9. Эмбриональное развитие полихет.
10. Постэмбриональное развитие полихет. Личиночные стадии, строение.
11. Учение П. П. Иванова о двойственности сегментации.
12. Значение кольчатых червей в жизни природы и человека.
13. Акклиматизация и интродукция червей.
14. Среды обитания, видовое разнообразие и классификация членистоногих животных.
15. Общая характеристика типа и особенности аутопоморфий у членистоногих животных.

ЛЕКЦИЯ 12. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ ЖИВОТНЫЕ: КЛАССИФИКАЦИЯ. СТРОЕНИЕ РАКООБРАЗНЫХ

12.1. Классификация типа *Arthropoda*

Вопрос о монофилии или полифилии членистоногих как целого таксона не имеет сейчас однозначного решения. В немецкоязычной литературе (Вестхайде, Ригер, 2008) таксон традиционно считается монофилетическим, а приведённые выше признаки — хорошо обоснованными апоморфиями, возникшими в предковой линии членистоногих только один раз. Наличие этих апоморфии указывает на высокую вероятность происхождения всех членистоногих только от одного общего предкового вида.

Полифилетическое происхождение членистоногих предполагается, прежде всего, в англосаксонской литературе (Manton, Tieg, Anderson). Согласно этой точке зрения членистоногие возникли независимо несколько раз от предков, похожих на аннелид.

По современной классификации Тип членистоногие *Arthropoda* разделяется на 3 подтипа: подтип *Trilobitomorpha* (Трилобитообразные); подтип *Mandibulata* (Мандибулярные) с двумя инфратипами *Crustacea* (= *Branchiata*) – Ракообразные, жабродышащие и *Atelocerata* (= *Antennata* = *Tracheata*) – Неполноусые, трахейные; подтип *Chelicerata* (Хелицеровые). Таким образом, по признаку наличия мандибул (верхних челюстей) жабродышащих и трахейных включили в один о тот же подтип.

По данным В.А. Догель (1981), И.Х. Шаровой (2002) все членистоногие, в частности тип Артропода подразделяется на 4 подтипа: Жабродышащие (*Branchiata*), Трахейнодышащие (*Tracheata*), Трилобитообразные (*Trilobitomorpha*) и Хелицеровые (*Chelicerata*).

12.2. Подтип *Branchiata*

У мандибулят (*Branchiata* и *Tracheata*) голова образует единую тагму, в составе которой акрон (предротовая лопасть) слит, вероятно, с шестью сегментами. Все эти сегменты несут конечности — кроме преантеннального сегмента, существование которого оспаривается. За антеннами I и II следуют мандибулы (жвалы) — они расположены впереди других частей ротового аппарата взрослых мандибулят. У личинок в удержании и обработке пищи могут принимать участие также антенны II. Позади мандибул расположены максиллы (челюсти) I и II (последние у *Antennata* - насекомых соединены в непарный орган, называемый нижней губой — лабиум /labium/).

Мандибулы, или жвалы — особенность, по которой названа эта группа членистоногих. Наиболее заметная часть мандибул — расположенная вентральнее ротового отверстия большая жевательная лопасть, к которой латерально прикрепляется щупик, или *пальпус* (palpus). Этот щупик может быть одно- или двуветвистым либо вообще отсутствует. Очень редко жевательная лопасть полностью редуцирована, а щупик сохраняется, как, например, у африканского рака *Agnathobathynella ecclesi*, живущего в грунтовых водах. Функция мандибул — размельчение пищи путём разрезания, размалывания или раздавливания.

Помимо особенностей строения головы и мандибул, у мандибулят существуют следующие отличительные особенности:

- уже упоминавшееся специфическое строение омматидиев с двумя *корнеагенными клетками*, хрустальным конусом из четырёх клеток и восемью ретикулярными клетками;
- клеточное строение нервной системы ракообразных и насекомых демонстрирует глубокое сходство. В каждом

нейромере (сегмент тела со своим комплексом нервной системы) существуют клетки разных типов, одинаковые у этих двух групп животных по своему положению и строению;

- личочная железа (Y-орган у *Crustacea*, проторакальная железа *Antennata=Tracheata*) синтезирует почти идентичный гормон линьки у ракообразных и у *Antennata*. У хелицероных этот синтез распределен по всему эпидермису, а у мандибулят выделение гормона ограничено клетками участка эпидермиса, образующегося в процессе эмбрионального развития в сегменте максилл II и выпячивающегося в железу, которая у насекомых перемещается затем в передне- грудь;

- наличие специфических нейропептидов(белков), которые встречаются только у мандибулят. Гормон, концентрирующий красный пигмент из синусной железы ракообразных, почти идентичен адипокинетическому гормону из кардиальных тел (*corpora cardiaca*) надглоточного ганглия насекомых. Активирующий сердце пептид ракообразных есть и у насекомых, хотя, вероятно, выполняет другую функцию.

Сходство на уровне биохимии гораздо сильнее, чем предполагали ранее. Долгое время существовало мнение, что у водных и наземных животных должны быть разные системы химической коммуникации.

Ракообразные ведут, преимущественно, водный образ жизни. В море они являются доминирующей группой членистоногих, тогда как хелицероные, тардиграды (тихоходки) и насекомые в этой среде малочисленны или редки. Ракообразные доминируют и во внутренних водах, хотя здесь доля некоторых других членистоногих (насекомых и их личинок, водных клещей) намного выше. Вместе с тем на суше ракообразные очень редки; полностью независимы

от открытой воды на всех фазах своего жизненного цикла только сухопутные мокрицы.

Переход к паразитическому образу жизни происходил у разных групп ракообразных многократно и независимо. При этом вырабатывались приспособления, аналогичные тем, что известны и у других животных. Строение тела ракообразных может быть так сильно изменено, что становится невозможным определить принадлежность этих паразитов к ракообразным, или даже вообще к членистоногим. Таксономическую принадлежность некоторых паразитических ракообразных можно определить, только изучив личинок.

Ракообразные включают свыше 40 тысяч видов. разнообразных. Размеры животных колеблются от долей миллиметра до 80 см.

12.2. Внешнее и внутреннее строение

Среди членистоногих сегментация ракообразных характеризуется наибольшим разнообразием. Постоянное число сегментов (18) образует тело высших раков. Тело животных подразделяется на три тагмы: голову (*cephalon*), грудь (*thorax*), брюшко (*abdomen*) (рис.16).

Голова. В состав отдела входят акрон и 4 сегмента. Голова может быть слитной или состоять из сочлененных отделов. Выделяют следующие вариации в строении отдела:

1. Протоцефалон – первичная голова. В этом образовании сливаются акрон с первым сегментом тела. Три сегмента, на которых располагаются ротовые придатки, не срастаются между собой.

2. К протоцефалону присоединяется гнатоцефалон. Гнатоцефалон образуют слившиеся три челюстных сегмен-

та (сегменты мандибул, максилл первых и максилл вторых).

3. Голова состоит из протоцефалона и гнатоторакса. Гнатоторакс образуется в результате срастания гнатоцефалона с сегментами (1-3) груди.

4. Цефалон – голова образуется четырьмя слившимися (без следов сегментации) сегментами.

5. Цефалоторакс – сложное образование, представляющее совокупность цефалона и части грудных сегментов. В случае формирования цефалоторакса конечности слитых с цефалоном торакомеров служат для сбора и удержания пищи и могут участвовать в образовании ротового аппарата. Такие конечности называются **максиллипедами** (ногочелюстями)

К сегментам головы (цефалона) присоединяются сегменты грудного отдела. На акроне располагаются антенны 1-е (антеннулы). Они гомологичны пальцам кольчатых червей. На сегментах головы размещаются видоизмененные конечности: антенны (или антенны 2-е), происходящие из 1-й пары конечностей, мандибулы (жвалы) – верхние челюсти и 2 пары максилл – нижних челюстей (максиллы 1-е и 2-е).

У многих ракообразных задний край головы снабжен складкой, которая охватывает сверху и с боков грудной отдел и голову. Это *карапакс*, он имеет форму щита, двустворчатой раковины или полуцилиндра. Он не только предохраняет тело, но и определяет направление токов воды. У части ракообразных карапакс заканчивается *рострумом*. Функции антеннул и конечностей разнообразны. Антеннулы функционируют как органы обоняния и осязания, иногда служат для плавания. Антенны – это органы чувств, у некоторых представителей служат для плавания, мандибулы (жвалы) размельчают пищу, максиллы принимают

участие в питании (поддержание пищи). Конечности головного отдела одно- и двуветвистые.

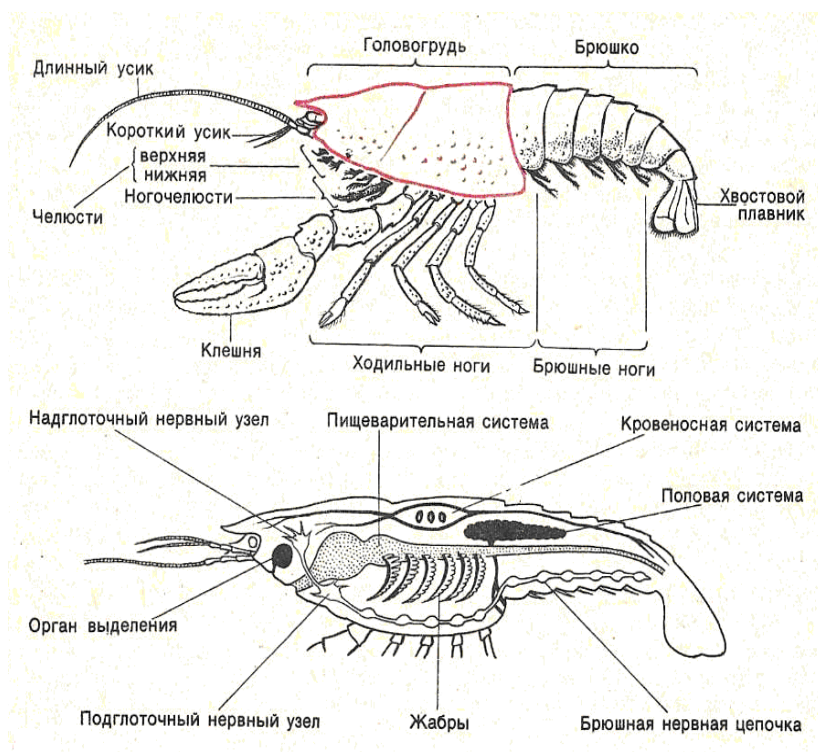


Рис.16. Внешнее и внутреннее строение речного рака

Грудной отдел. Количество сегментов отдела варьируется от 5–8 до 50. Ноги одно- и двуветвистые. Функции конечностей разнообразны: плавание, передвижение по твердому субстрату, у многих ноги одного–трех первых грудных сегментов принимают участие в поддержании пищи и ее размельчении, это ногочелюсти. С грудными ногами большинства ракообразных связаны жабры.

Ходильных ног (периопод) у речного рака 5 пар, в передвижении участвуют 4 пары.

Брюшной отдел сегментирован или недоразвит. Заканчивается тельсоном. Ноги – плеоподы – в этом отделе характерны только высшим ракам. Конечности двуветвистые. Функции абдоминальных ног: участие в передвижении, размножении (гоноподы раков, крабов), вынашивании яиц, дыхании у равноногих раков. Тело низших ракообразных заканчивается вилочкой – *фуркой*.

У малакострак (высших раков), обладающих конечностями на последнем плеомере, тельсон полукруглый или треугольный, без фурки, прикреплён к верхней части последнего плеомера и образует вместе с его конечностями (уроподами) хвостовой веер. Напр., у речного рака последняя пара ног – уropоды, они вместе с тельсоном образуют плавательный аппарат.

Покровы образованы двухслойной кутикулой, гиподермой, базальной мембраной. На внутренней поверхности кутикулы в отдельных участках тела образуются отростки в виде гребней и перекладин, которые служат местом прикрепления мышц. Это так называемый *внутренний эндофрагмальный скелет*, наиболее развит он в брюшном отделе. В состав кутикулы входят разнообразные пигменты, особо стойкие – красные, они не разрушаются при фиксации ракообразных в формалине и кипячении.

Мускулатура. У всех членистоногих мускулатура состоит из поперечнополосатых волокон, распадается на отдельные мышечные пучки. У раков с двустворчатым панцирем (ракушковые раки) имеется замыкательная мышца – аддуктор.

Полость тела - миксоцель.

Пищеварительная система. Несмотря на то, что существует множество вариантов строения ротового аппарата и методов добывания пищи, строение **кишечного тракта** довольно однообразно. Он протянут через всё тело в виде прямой трубки. Между его передним (стомодеум) и

задним (проктодеум) отделами, выстланными кутикулой, сменяемой при линьке, расположен энтодермальный средний кишечник, где выделяются пищеварительные ферменты, расщепляется и всасывается пища, происходит накопление резервных веществ и кальция. Поверхность кишки увеличена из-за образования здесь дивертикулов, сформировавшихся в основном путём выпячивания среднего кишечника. У *Malacostraca*, помимо особенно мощно развитых, сильно разветвлённых **пищеварительных желёз** средней кишки (печень или *hepatopancreas*), могут быть передний и задний дорсальные дивертикулы (цекумы), функция которых обычно неясна. У некоторых групп ракообразных известно, что в переднем дивертикуле формируется перитрофическая мембрана, которая обволакивает содержимое кишки. Транспортировка содержимого осуществляется с помощью перистальтических движений.

В выстланном кутикулой пищеводе могут развиваться внутренние складки. У малакостраков, таким образом возникает сложный **жевательный и фильтрующий желудок**. Пищеварительная железа – печень, она изменчива в строении. Кроме секреторной функции, печень раков способна к фагоцитозу. Функции среднего отдела кишечника – переваривание пищи и всасывание. Задняя кишка открывается анальным отверстием на тельсоне. Строение кишечника определяется типом пищи. У некоторых паразитических ракообразных кишечник отсутствует. Пищей ракообразных служат мелкие животные, мертвые организмы и растительные остатки.

Выделительная система. У ракообразных функцию выделения осуществляют две пары выделительных органов – видоизменённых целомодуктов – антеннальные или максиллярные железы. Обычно присутствует только одна пара. У низших ракообразных максиллярные железы, у высших – антеннальные. Для строения железы характерно: ко-

нцевой мешочек, являющийся остатком целома, и канал с железистыми стенками, возможен мочевой пузырь, заканчивается железа выделительной порой.

Дыхательная система. Органы дыхания связаны либо с грудными, либо с брюшными конечностями. Большинство ракообразных дышат жабрами, мокрицы – псевдотрахеями, мелкие животные через покровы. Жабры либо в виде пластинок, либо жаберных нитей расположены на стержне. У речного рака жабры размещены в три ряда. Внутри жабр находятся лакуны. У десятиногих раков органы дыхания располагаются в жаберной полости карапакса. Псевдотрахеи представляют собой систему воздухоносных трубочек, являющихся впячиваниями покровов брюшных ног. Полость конечности заполнена гемолимфой. Внутрь впячиваний входит воздух и диффундирует в гемолимфу.

Кровеносная система представлена трубковидным сердцем, сосудами (артерии и вены), лакунами и синусами. Кровеносная система незамкнутая. Сердце, расположенное в перикардии (участок миксоцеля). У некоторых представителей кровеносная система отсутствует либо представлена только сердцем. Наиболее развита кровеносная система у речного рака, она включает, кроме сердца, синусов и вен, парные и непарные артерии. Парными являются артерии глазные, сяжковые (антеннальные), печеночные. Непарные: верхняя брюшная, нисходящая и поднервная. В крови ракообразных содержатся дыхательные пигменты гемоглобин или гемоцианин, или она бесцветная.

Нервная система представлена центральной, периферической и симпатической. В состав центральной нервной системы входят надглоточный и подглоточный ганглии, пара брюшных нервных стволов с ганглиями в каждом сегменте – лестничная нервная система, либо сближившиеся стволы и слившиеся ганглии каждого сегмента – брюшная нервная цепочка. Для многих ракообразных характерно

укорачивание продольных стволов и слияние нервных узлов, принадлежащих разным сегментам. Далеко заходит концентрация нервной системы у крабов, веслоногих, ракушковых раков. Надглоточный ганглий – головной мозг, состоит из 3 отделов: протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума. Первый отдел иннервирует органы зрения, второй – усики (антеннулы), придатки головной лопасти и третий – антенны. Подглоточный ганглий образован слившимися ганглиями челюстей и ногочелюстей. Периферическая нервная система включает нервные окончания, отходящие от центральной нервной системы. Симпатическая нервная система состоит из церебрального отдела и непарного нерва.

В состав нервной системы входят нейросекреторные клетки, гормоны, выделяемые ими, регулируют деятельность отдельных органов, обмен веществ, линьку, метаморфоз. Нейросекреторные клетки располагаются по ходу зрительных нервов, в тритоцеребруме и в разных частях брюшной нервной цепочки.

Органы чувств, органы равновесия, осязания, химического чувства, зрения. Глаза ракообразных двух типов: парные боковые фасеточные глаза и один медианный глаз. Последний состоит из трёх или четырёх бокаловидных глазков, которые расположены так близко друг к другу и к средней линии, что при поверхностном рассмотрении кажутся единым органом. Этот орган называют ещё *науплиальным* глазом, поскольку он представляет собой единственный орган зрения личинки науплиуса. С помощью этого глаза можно распознавать направление источника света. Науплиальный глаз может оставаться единственным органом зрения во взрослом состоянии (например, у *Copepoda* и *Cirripedia*) или может быть дополнением к фасеточным глазам. Эти глаза впервые появляются в онтогенезе на стадии метанауплиуса (вторая стадия личинки).

Первоначально они сидячие и расположены по бокам. Фасеточные глаза могут также сдвигаться друг к другу и даже сливаться вблизи средней линии, образуя единственный циклопный глаз (у «*Cladocera*»). Парные фасеточные глаза могут приподниматься на специальных стебельках, в которых находятся зрительные центры (ганглии) и железы, выделяющие гормоны.

Другими органами чувств являются специальные волоски и щетинки (механо- и хеморецепторы), особые обонятельные мешочки (*эстетаски*) и в отдельных случаях *статоцисты*. Они расположены на антеннах и антеннулах, ногах.

Контрольные вопросы

1. Среды обитания, видовое разнообразие и классификация членистоногих животных.
2. Общая характеристика типа членистоногих животных.
3. Внешнее строение ракообразных (отделы тела, конечности, придатки и их функции).
4. Мышечная система ракообразных животных. Особенности строения.
5. Строение пищеварительной системы ракообразных. Пищеварительные железы.
6. Строение желудка речного рака: отделы и их функции.
7. Строение органов выделения. Антеннальные и максиллярные железы.
8. Строение органов дыхания ракообразных. Жабры и псевдотрахеи.
9. Строение кровеносной системы ракообразных.
10. Сопряженность дыхательной и кровеносной системы ракообразных.

ЛЕКЦИЯ 13. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ РАКООБРАЗНЫХ. КЛАССИФИКАЦИЯ

13.1. Строение половой системы

Ракообразные, как правило, раздельнополые. Гермафродитизм встречается у *Cephalocarida* и *Cirripedia*, а также изредка и в некоторых других группах.

Для некоторых представителей характерен половой диморфизм: самки отличаются от самцов размерами, пропорциями отдельных частей тела. Так, например, ширина брюшка самки речного рака равна ширине грудного отдела, а у самцов грудь гораздо шире брюшка; 1-я пара брюшных конечностей самки лишена экзоподита, 2-я по строению подобна другим ногам, у самцов 1-я пара ножек превращена в гоноподы, 2-я пара также участвует во вводе сперматофора, и поэтому их иногда называют вторыми гоноподами.

Размножаются ракообразные только половым способом. У ряда представителей (щитни, ветвистоусые, ракушковые) имеется партеногенетическое размножение, для них характерно чередование партеногенетических и обоеполых поколений.

Гонады возникают из целомических мешков и являются первично парными органами, но затем могут частично или полностью сливаться. Они распространяются через несколько сегментов или по всему туловищу и находятся на таком же уровне, что и кишечник, но чаще несколько выше.

У выходных отверстий гонад могут быть придаточные органы, которые обеспечивают у самцов, например, материалом для образования сперматофоров, а самок — клейким веществом для формирования яйценосных шаров или для прикрепления яиц к телу. Исходно отверстия половых органов самцов и самок находятся в одном сегменте

(например, у *Cephalocarida*, *Branchiopoda*, *Copepoda*). В трёх ветвях ракообразных гонопоры расположены на разных сегментах у разных полов, причём женские половые отверстия, всегда впереди мужских. Как правило, эти отверстия у самок служат одновременно и для оплодотворения, и для откладывания яиц. Но может быть и по отдельному отверстию для каждой из этих функций (например, у *Copepoda*).

Дробление оплодотворенных яиц находится в зависимости от степени богатства их желтком. Когда желтка мало (веслоногие раки и др.), дробление полное, неравномерное, детерминированное. Яйца, богатые желтком, характеризуются поверхностным дроблением. Дробление первоначально затрагивает ядро, в последующем дробление продолжается на периферии яйца, куда мигрируют ядра. Образуется бластула, полость которой заполнена желтком. Часть клеток бластулы на будущей брюшной стороне уходит под наружный слой, образуются зародышевые слои.

13.2. Развитие

Постэмбриональное развитие ракообразных — исходно плавный процесс, в течение которого происходит регулярное телобластическое новообразование сегментов и их конечностей. Резкие изменения между последовательными линьками, приводящие к образованию чётко различающихся фаз личиночного развития, представляют собой реакцию на изменения образа жизни либо на различные условия жизни личинок и взрослых. Если эти различия особенно велики (например, различия между пелагической личинкой и бентосным взрослым животным), то для завершения развития между этими стадиями происходит настоящий метаморфоз.

Значить, развитие у ракообразных прямое либо с метаморфозом. Так, у речного рака из яйца выходит рачок,

похожий на взрослое животное с полным набором сегментов. Рост организма сопровождается линьками. Процесс линьки находится под контролем гормональной системы. Важную роль играют нейросекреторные клетки, расположенные на зрительном нерве и связанные с синусовой железой. Это эндокринная железа, расположенная в головном отделе. Гормоны из железы поступают в гемолимфу, они ускоряют процесс линьки и запускают этот процесс, вызывают изменение окраски животного. Подавляют деятельность эндокринной железы гормоны нейросекреторных клеток, расположенных на глазных стебельках рака.

Развитие большинства ракообразных сопровождается метаморфозом. Количество личиночных стадий варьируется. Основные различия заключаются в числе личиночных стадий.

Жаброногие, веслоногие и некоторые другие представители развиваются с двумя личинками. Первая – **науплиус**. Для ее строения характерно: акрон с антеннулами и два сегмента. На брюшной стороне 1-го сегмента тела, по бокам рта располагаются двуветвистые антенны, на 2-м сегменте – двуветвистые мандибулы, они служат для плавания. Заканчивается тело анальной лопастью, перед которой находится зона роста. За счет этого участка тела образуются недостающие сегменты. Личинка имеет непарный науплиальный глаз, кишечник, головной мозг, два брюшных ганглия и одну пару выделительных органов. Вторая личинка – **метанауплиус**. Для этой стадии образуются максиллярные и передние грудные сегменты. Последующие линьки приближают личинку к состоянию взрослого животного.

Метаморфоз креветок сопровождается прохождением пяти (по другим данным, четырех) личиночных стадий. Две первые науплиус и метанауплиус.

Следующая стадия – **протозоеа** – выделяется некоторыми исследователями. Личинка этой стадии имеет сложные фасеточные глаза, развитые ногочелюсти, тело ясно дифференцировано на головогрудь и брюшко. Стадия **зоеа** в отличие от предыдущей стадии имеет зачатки других грудных конечностей, брюшко с последней парой ног. Зачатки ног двуветвистые. Следующая стадия – **мизидная**. Животное имеет полностью сформировавшиеся двуветвистые грудные конечности, зачатки брюшных ног.

Развитие краба сопровождается прохождением двух личиночных стадий: **зоеа** и **мегалоба**. Мегалоба ведет донный образ жизни, брюшко развито, несет конечности.

13.3. Классификация

Несмотря на множество диагностических признаков, позволяющих отличать ракообразных от других групп артропод современной фауны (например, две пары антенн, двуветвистые ноги, жабры), не так просто найти ясные структуры, указывающие на монофилию этой группы. После внимательного изучения остаётся только два таких признака: (1) сложный медианный науплиальный глаз, (2) две пары нефридиев, одна из которых открывается наружу в сегменте антенн II, а другая — в сегменте максилл II.

Только открытие богатой морской фауны микроскопических артропод из верхнего кембрия позволило выявить дополнительные морфологические признаки, выделение которые невозможно было обосновать при изучении одних лишь современных видов. Эти организмы настолько хорошо сохранились, благодаря необычно благоприятным условиям fossilization (совокупность процессов преобразования погибших организмов в ископаемые), что можно распознать мельчайшие детали морфологии. Наряду с представителями рецентных таксонов (современные таксо-

ны в противоположность ископаемым) ракообразных, в состав той микрофауны входили также представители предковой линии, что давало прочную основу для сравнительного анализа. Так были выявлены три синапоморфии (в биологической систематике - это сходство нескольких сравниваемых групп по производному состоянию признака), которые доказывают общность рецентных ракообразных и представителей их предковой линии:

- самостоятельный проксимальный эндит на внутреннем крае всех конечностей (кроме антенн I), который можно считать гомологом коксы;

- нежгутиковидные антенны I, которые участвуют в передвижении и взятии пищи и обладают специально предназначенными для этого щетинками;

- многочленистые экзоподиты со щетинками только на внутреннем крае, как минимум — на антеннах II и мандибулах.

Класс (по новой классификации инфратип) Ракообразные - *Crustacea* делится на 5 подклассов: жаброногие раки – *Branchiopoda*, цефалокариды – *Cephalocarida*, максиллоподы – *Maxillopoda*, ракушковые – *Ostracoda*, высшие раки – *Malacostraca*. Существуют и иные классификации.

13.4. Характерные особенности подклассов *Crustacea*

Подкласс Жаброногие раки (*Branchiopoda*) Наиболее примитивные ракообразные с непостоянным числом сегментов. Ноги грудного отдела мультифункциональные. Брюшные ноги отсутствуют.

Отряд Жаброногие раки (Anostraca, Sarsostraca) характеризуется следующими чертами строения: голова состоит из протоцефалона и 3 свободных челюстных сегмен-

тов. Глаза фасеточные (2) и науплиальный; грудной отдел включает 11–19 сегментов, на них расположены двуветвистые листовидные конечности. Сегментация груди гомонная. Брюшко 8-члениковое, без ног, заканчивается фуркой. Большинство – обитатели пресных водоемов. Характерный представитель артемия.

Отряд Листоногие раки (Phyllopoda). По уровню организации близки к предыдущему классу, отличаются слитными сегментами головы и наличием карапакса разной формы. Листоногие представлены подклассами *Notostraca* (щитни), *Cladocera* (ветвистоусые), *Conchostraca* (раковинные листоногие).

Щитни характеризуются следующими чертами строения: на голове расположены 2 фасеточных глаза и один науплиальный; грудной отдел покрыт карапаксом, имеющим вид двускатной крыши. Грудной отдел состоит из многих (до 40) сегментов, число ног в отделе до 70 пар; первые 10 сегментов несут по паре конечностей, первая и вторая несут длинные чувствительные придатки, следующие сегменты – по 4–6 пар ног. Брюшной отдел включает 10–15 сегментов, заканчивается фуркой. Обитатели мелких, хорошо прогреваемых водоемов.

Ветвистоусые ракообразные характеризуются следующими чертами строения: тело прикрыто прозрачным карапаксом в виде двустворчатой раковины, створки соединены мускулом-замыкателем. На голове располагаются по одному фасеточному и науплиальному глазу, длинные ветвистые антенны, короткие антеннулы. Грудной отдел образован 4–6 сегментами, ноги в зависимости от питания животного 1 либо 2-ветвистые. Брюшко недоразвито, не расчленено, заканчивается двумя когтевидными шипами. Населяют пресные и морские водоемы. Типичный представитель дафния. Для животных подотряда характерен цикломорфоз.

Раковинные листоногие. Карапакс в виде двустворчатой раковины. Антеннулы маленькие, антенны с двумя длинными ветвями. Грудной отдел состоит из 10–32 сегментов, конечности двуветвистые. Брюшко рудиментарное. Населяют мелкие пресноводные водоемы.

Подкласс цефалокарида (*Cephalocarida*)

Включает один отряд *Cephalocarida*. Голова слитная. Глаза отсутствуют. Антенны расположены позади рта, максиллы первые и вторые по строению не отличаются от грудных конечностей. Грудь состоит из 10-ти гомономных сегментов. Ноги двуветвистые, выполняют три функции: передвижение, дыхание, питание. Брюшко из 9 сегментов, заканчивается фуркой. Брюшные ноги отсутствуют. Морские обитатели.

Подкласс максиллоподы, челюстеногие (*Maxillopoda*)

Объединяет ракообразных 7 отрядов: Текостраки (*Thecostraca*), Тантулокариды (*Tantulocarida*), Карповые вши, или карпоеды (*Branchiura*), Пятиустки – язычковые (*Pentastomida*), Мистакокариды (*Mistacocarida*), Веслоногие (*Copepoda*) (по новой классификации подкласс Ракушковые (*Ostracoda*) включены к максиллоподам).

Общими признаками максиллопод являются: грудные конечности служат для передвижения или создания токов воды, они не несут жабр и жевательных отростков. Брюшные ноги отсутствуют. Приводим характеристику трех наиболее ярких представителей.

Отряд Текостраки (Thecostraca) относят к группе Усоногие (*Cirripedia*). Усоногие ракообразные ведут прикрепленный образ жизни. Тело заключено в известковую ра-

ковину, состоящую из разного числа пластинок. Они прикрепляются к субстрату антеннулами, в них располагаются цементные железы.

Антенны и глаза отсутствуют. Грудной отдел несет 4–6 пар 1 или 2-ветвистых ног, длинные двуветвистые служат для создания токов воды. Брюшной отдел отсутствует. Встречаются только в морях. Характерные представители морская уточка (*род Lepas*) и морской желудь (*p. Balanus*). Некоторые виды усоногих ракообразных являются паразитами (*pp. Sacculina, Peltogaster*).

Отряд Веслоногие (Copepoda), характеризуется следующими чертами строения: голова срастается с одним грудным сегментом, антеннулы длинные, служат для передвижения, антенны короткие, глаз один – науплиальный. Грудь 5-члениковая, ноги двуветвистые, несут плавательные щетинки. Брюшной отдел из 4 сегментов, ноги отсутствуют, заканчивается тело фуркой. Населяют пресные и морские водоемы, многие представители отряда паразиты.

Подкласс Ракушковые раки (*Ostracoda*).

Тело утратило следы сегментации. Оно заключено в двустворчатую раковину, которая представляет собой карапакс. Головной отдел несет 1 науплиальный глаз, у некоторых представителей имеются и фасеточные глаза. Органами передвижения являются антеннулы, антенны и 2-я пара максилл. Грудных ножек 2 пары, используются также для передвижения. Ноги могут отсутствовать. Морские и пресноводные животные.

Подкласс высшие раки (*Malacostraca*)

Обладают постоянным числом сегментов. Голова или цельная, или представлена протоцефаломом, челюстные

сегменты в этом случае сливаются с частью или со всеми грудными сегментами. Глаза сложные сидячие или на стебельках. Брюшко снабжено ногами. В пределах *Malacostraca* выделяют 14 отрядов, сгруппированных по новой классификации в 2 класса (*Phyllocarida*, и *Eumalacostraca*), в некоторых системах из состава эумалакострок в ранге самостоятельного класса выделяют также *Hoplocarida* (Малахов, 2003). Наиболее характерными представителями собственно высших раков являются следующие отряды: Мизиды (*Mysidacea*), Равноногие (*Isopoda*), Разноногие (*Amphipoda*), Эуфаузиевые (*Euphausiacea*), Десятиногие (*Decapoda*).

Мизиды характеризуются следующими чертами внешнего строения: голова состоит из протоцефалона, к нему причленяется гнатоторакс; имеется 1 пара ногочелюстей. Грудной отдел прикрывает карапакс, ноги груди двуветвистые. Преимущественно морские, реже пресноводные обитатели.

Равноногие раки. Тело уплощенное в дорзовентральном направлении. Карапакс отсутствует, 1–2 пары ногочелюстей. Ноги ходильные одноветвистые. Брюшко короче груди, брюшные конечности несут органы дыхания. У большинства органами дыхания являются жабры, связанные с пятью парами брюшных конечностей, у некоторых сухопутных ракообразных (мокриц) – псевдотрахеи.

Среди равноногих ракообразных встречаются морские, пресноводные, сухопутные и паразитические виды.

Разноногие раки (бокоплавы). Тело сжато с боков, лишено карапакса. Голова цельная, к ней присоединяются 1–2 грудных сегмента, ножки, которых выполняют функцию ногочелюстей. Ходильные ноги грудного отдела одноветвистые, все устроены различно. Конечности брюшного отдела двуветвистые, разной формы. Функции брюшных ног: плавание (три первые пары) и прыгание (три следую-

щие вместе с тельсоном). Большинство бокоплавов обитает в море, многие населяют пресные водоемы, немногие ведут паразитический образ жизни.

Эуфаузиевые. Внешне напоминают креветок. Голова включает протоцефалон и челюстегрудь (гнатоторакс). Ногочелюсти отсутствуют. Имеется карапакс, жабры не прикрываются им. Ноги груди и брюшка 2-ветвистые, используются для плавания. Обитатели морей.

Десятиногие ракообразные. Подразделяются на 2 подотряда: *Natantia* (плавающие) и *Reptantia* (ползающие). Тело покрыто карапаксом, ноги брюшного отдела натангий (креветки) используются для плавания. Морские обитатели. Ракообразные второго подотряда *Reptantia* подразделяются на 4 надтрибы (по другой системе инфраотряда): *Palinura* (лангусты) – ходильные ноги обычно лишены клешней, брюшко длинное, сжато в спинно-брюшном направлении. Населяют моря.

Контрольные вопросы

1. Строение половой системы ракообразных.
2. Типы яиц ракообразных.
3. Способы оплодотворения.
4. Размножение и развитие ракообразных.
5. Личиночные стадии ракообразных и их строение.
6. Классификации ракообразных.
7. Характеристика внешнего строения представителей подклассов, отрядов.

ЛЕКЦИЯ 14. ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ (TRACHEATA): ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА. КЛАССИФИКАЦИЯ. СТРОЕНИЕ МНОГОНОЖЕК

14.1. Общая характеристика трахейнодышащих

Насекомые, вместе с теми таксонами, которые обычно совокупно называются многоножками или «Mylriopoda» (*Chilopoda*, *Symphyla*, *Pauiropoda* и *Diplopoda*), образуют единую монофилетическую группу. Традиционно для этого большого таксона используются названия *Antennata*, *Tracheata* или *Atelocerata* (a + telo + cerata, дословно без «задних щупалец» — неполноусые); а в последнее время и *Monantennata*. Видовое разнообразие этого таксона чрезвычайно велико.

Голова трахейных образует вместе с сегментами мандибул, сегментов **I** и **II** максилл целостную капсулу. Голова отчётливо отделена от сегментов тела и способна к независимым движениям. Имеется только **одна пара антенн** (усиков).

Тот сегмент, что несёт антенны **II** у ракообразных, у трахейнодышащих членистоногих он лишён придатков и называется **интеркалярным** (производное состояние в рамках *Mandibulata*).

Фасеточные глаза у трахейнодышащих состоят из омматидиев, которые у насекомых особенно сходны по тонкой структуре с омматидиями ракообразных. Таким образом, они должны соответствовать глазам предкового вида *Mandibulata*. Исходным является и наличие глазков (оцеллей). Характерно наличие большого числа кутикулярных сенсилл.

В исходном состоянии туловищные сегменты гомонимные и снабжены, начиная с первого сегмента, двигательными придатками. У некоторых многоножек (*Diplopo-*

da) сегменты туловища попарно слиты. У насекомых три тагмы тела: передняя тагма — голова, вторая тагма — трёхсегментная грудь (торакс), локомоторный отдел, третья тагма — брюшко (абдомен), где конечности сильно преобразованы или отсутствуют.

Экскреторными органами являются **мальпигиевы сосуды** (в исходном состоянии одна пара), которые возникают как выпячивания проктодеума, без хитиновой выстилки. Основным продуктом выделения является мочевиная кислота. Вода и различные ионы, находящиеся в первичной моче, всасываются обратно в прямой кишке. У большинства «мирапоид» и первичнобескрылых насекомых дополнительно есть также сегментарные органы в форме максиллярных нефридиев, которые могут находиться в сегменте максилл **I** и/или **II**.

Неполноусые, т.е. трахейные – наземные животные, встречаются среди них и вторичноводные, но и у них органами дыхания являются трахеи, что свидетельствует о происхождении от сухопутных предков.

Общие признаки:

- Органы дыхания – только трахеи.
- Тело подразделяется либо на два отдела – голову и туловище (у многоножек), либо на три – голову, грудь и брюшко (у насекомых).
- Голова слитная, состоит из акрона и четырех сегментов. На голове расположены придатки акрона – усики (ссяжки) и ротовые органы.
- Первый сегмент головного отдела интеркалярный (вставочный), он не несет конечности, может подвергаться частичной редукции.
- Ноги обычного для членистоногих строения: тазик, вертлуг, бедро, голень, лапка.
- Органы выделения мальпигиевы сосуды эктодермального происхождения.

14.2. Классификация многоножек

До последнего времени близкое родство отдельных групп *Antennata*, обоснованное по морфологическим признакам, не подвергалось сомнениям. Однако анализ родства на основе нуклеотидных последовательностей рибосомной ДНК свидетельствует о том, что одна из групп многоножек (по одной схеме *Chilopoda*, по другой — *Diplopoda*) является сестринской группой по отношению ко всем остальным членистоногим. Хотя эти результаты и дают повод для обсуждения таксономических взаимоотношений в типе членистоногих, они пока недостаточны для ревизии прежних представлений.

Возникновение **трахей** должно указывать на сухопутное обитание. Наличие трахей у водных животных, например, в виде трахейных жабр у личинок веснянок и мелких личинок равнокрылых стрекоз указывает на вторичноводный образ жизни. Стигмы и трахеи, известные у *Chilopoda*, *Diplopoda*, *Pauropoda* и *Insecta* должны однозначно указывать на наземный образ жизни предкового вида. Однако расположение стигм и характер образования трахей в разных группах настолько различаются, что вполне допустимо конвергентное образование указанных признаков. Последние исследования вообще предполагают, что трахеи у *Antennata* возникли независимо.

Видовое разнообразие собственно многоножек сравнительно небольшое, 3 тысячи видов у *Chilopoda* и 10 тысяч видов у *Diplopoda*. *Antennata* – неполноусые трахейнодышащие членистоногие являются наиболее процветающей группой в сухопутных сообществах.

Во многих классификациях трахейнодышащие членистоногие представлены как Инфратип, включающие два надкласса: Многоножки (*Myriapoda*) и Шестиногие (*Hexapoda = Insecta*). При этом соответственно многоножки под-

разделяются на четыре класса: Симфилы (*Symphyla*), Губоногие многоножки (*Chilopoda*), Пауруподы (*Pauropoda*), Двупарноногие многоножки (*Diplopoda*).

По данным В.А. Догель (1981) классификация многоножек представлена этими группами, но как 4 подкласса, которые отличаются друг от друга нижеследующими особенностями в строении.

14.3. Внешнее и внутреннее строение

Голова ясно обособлена от туловища. Она включает акрон и слившиеся с ним 4 (подкл. *Symphyla* и *Chilopoda*) или 3 (подкл. *Pauropoda* и *Diplopoda*) первых сегментов тела. За головой следует однородно построенное туловище. Однородность туловищных сегментов многоножек определяет и сходство строения их конечностей, которые имеют вид простых ходных ножек, состоящих из одного ряда члеников и заканчивающихся ноготком (рис.17, 18).

Хитиновые покровы головы образуют головную капсулу. На ней располагаются усики и ротовые органы. Ротовые органы представлены у губоногих многоножек и симфил верхней губой (складка покровов) и видоизмененными конечностями: мандибулами, максиллами первыми и вторыми, а также гипофаринксом, который выполняет функцию язычка. Максиллы – членистые образования, в состав максилл первых входят щупик, коксит, эндит. Ротовые органы паурупод и двупарноногих многоножек включают наряду с верхней губой, гипофаринксом и мандибулами гнатохилярий. Гнатохилярий представляет собой сросшиеся максиллы, в частности согласно представлениям В. Н. Беклемишева, происходит гнатохилярий у этих многоножек за счет слияния максилл I.

Туловище многоножек многочлениковое. Туловище симфил образовано 15–22 сегментами, паурупод 10 сегмен-

тами, у некоторых губоногих многоножек до 180. У дву-парноногих многоножек наблюдается попарное слияние сегментов, образуются диплосомиты.

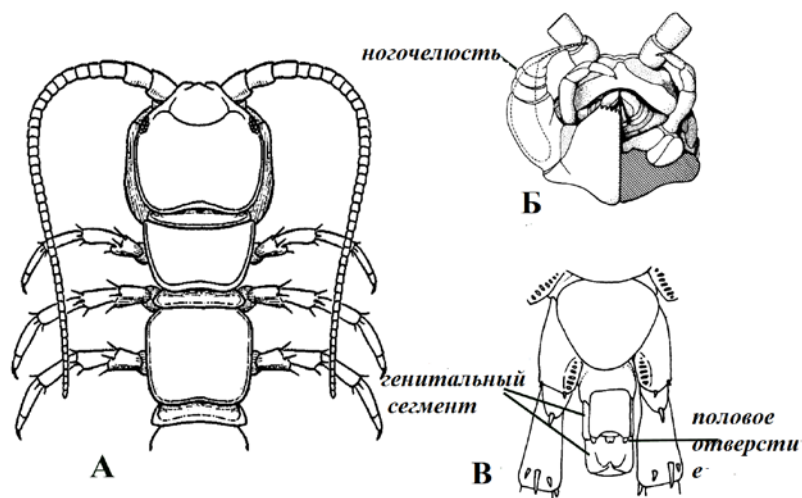


Рис.17. Строение *Lithobius forficatus* (Chilopoda): А- голова и передний конец тела со спинной стороны (по Snodgrass, 1952); Б- вентральный вид головы обыкновенной костьянки; В- *Lithobius pilicirnis*- вид снизу терминальных сегментов самца с указанными генитальным сегментом и гоноподы (по Льюис, 1981)

Они характеризуются следующим тергит двух сегментов общий, а стерниты не срастаются, передний, больший по размеру, налегает на задний стернит. Три первых сегмента туловища сохраняют самостоятельность и несут по одной паре конечностей, тогда как диплосомиты по две пары ног. У губоногих многоножек первая пара туловищных ног превратилась в ногочелюсть, которая имеет ядовитую железу, секрет ее впрыскивается в добычу. Видоизмененными туловищными ногами многоножек являются также гоноподии (половые ножки). У примитивных много-

ножек сегментация гомономная, у большинства гетерономная.

Кутикула двупарноногих многоножек пропитана известью, что предохраняет тело от высыхания, большинство многоножек ведет ночной скрытый образ жизни, населяют разрушающуюся древесину, почву и ее поверхностный горизонт – подстилку (рис.18).

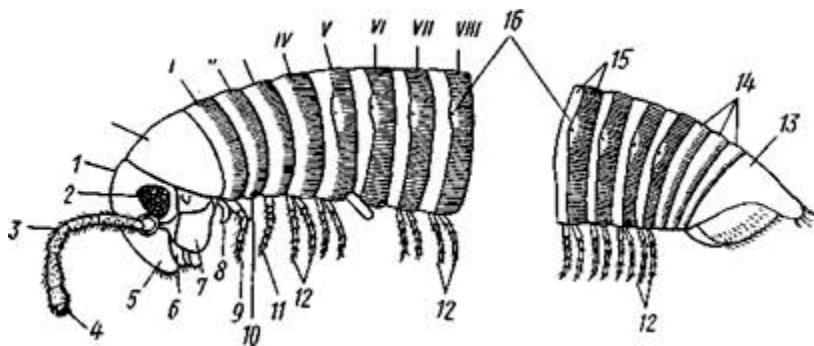


Рис.18. Передний и задний концы тела с левой стороны самца кивсяка *Schizophyllum sabulosum* (Diplopoda): 1— голова, 2—глазное поле, 3—антенна, 4—обонятельные органы, 5—верхняя губа, 6—верхняя челюсть, 7—щека, 8—видоизмененная ножка 1-го туловищного сегмента, сместившаяся вперед. 9—ножка 2-го туловищного сегмента, сместившаяся вперед, 10—место полового отверстия. 11—ножка 3-го сегмента, 12—ножки двойных сегментов, 13—тельсон, 14—«молодые» сегменты зоны роста, 15—сегменты, слившиеся в двойной сегмент, 16—отверстия ядовитых желез, 17—«шейный» сегмент, соответствующий сегменту максилл II; I—III—сегменты «груди»; IV, V, VI и т. д.—сегменты «брюшка»

Пищеварительная система в виде прямой трубки. В ротовую полость открываются протоки слюнных желез у губоногих многоножек 3–5 пар эктодермального, у двупарноногих – 3 пары мезодермального происхождения. Диплоподы, симфилы и пауроподы сапрофаги (питаются гнию-

щими растительными остатками), губоногие многоножки – зоофаги.

Выделительная система. Одна – две пары мальпигиевых сосудов, продукт выделения – мочевая кислота и ее соли. В выделении принимают участие лимфатические железы (место положения варьировается) и жировое тело.

Дыхательная система. Трахеи начинаются дыхальцами, у двупарноногих многоножек почти все сегменты несут по две пары дыхалец (стигм), трахеи не ветвятся, трахеи каждого сегмента независимы друг от друга. У большинства губоногих многоножек дыхальца располагаются через сегмент, трахеи ветвятся, связаны с трахеями соседних сегментов. У симфил трахеи открываются одной парой дыхалец, пауроподы дышат всей поверхностью тела, трахеи отсутствуют.

Смена воздуха происходит за счет изменения объема тела.

Кровеносная система. Сердце многокамерное. К стенкам тела оно подвешено на крыловидных мышцах. Наиболее развита система у губоногих многоножек. От сердца отходит аорта, она образует артериальное кольцо в передней части туловища и связывает спинной сосуд с брюшным стволом системы. От каждой камеры сердца отходят по две боковые артерии.

Нервная система и органы чувств. Нервная система состоит из головного мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Брюшная нервная цепочка состоит из подглоточного ганглия, который иннервирует все ротовые конечности, и длинного ряда туловищных ганглиев. Органами осязания и обоняния служат антенны с чувствительными волосками и колбочками. Кроме этого, имеются темешваровы органы (хеморецепторы), они расположены на голове и иннервируются от головного мозга. Глаза простые, могут отсутствовать, у некоторых представ-

ителей скопление глаз образует глазное поле, глазки в этом случае тесно сближены и напоминают фасеточные глаза.

Половая система, развитие. Многоножки раздельнополые животные. Оплодотворение копулятивное или сперматофорное. Половые железы у немногих (пауруподы) парные, обычно это непарное образование. Протоки первоначально непарные, у диплопод раздваиваются и открываются на втором туловищном сегменте. Здесь же открываются протоки у симфил и паурупод. У губоногих многоножек половые протоки открываются непарным отверстием на предпоследнем сегменте туловища. С половой системой многоножек связан ряд дополнительных образований: семенные пузырьки у самцов, семяприемники (у самок).

Часто присутствуют придаточные железы. Яйца многоножек богаты желтком, дробление поверхностное. Развитие либо настоящее прямое, либо с анаморфозом. В последнем случае из яйца выходит животное с неполным набором туловищных сегментов, которые восполняются в процессе линьки. Образование новых сегментов происходит за счет зоны роста, расположенной перед тельсоном.

Контрольные вопросы

1. Среды обитания, видовое разнообразие, классификация трахейнодышащих членистоногих.
2. Общие признаки трахейнодышащих членистоногих.
3. Внешнее строение многоножек (отделы тела, конечности, в том числе видоизмененные, сегментация, строение головы).
4. Строение ротовых аппаратов губоногих и двупарноногих многоножек.
5. Покровы тела многоножек.

6. Строение пищеварительной системы многоножек. Пищеварительные железы. Зоофагия и сапрофагия.
7. Строение выделительной системы многоножек.
8. Строение кровеносной системы многоножек. Особенности строения системы у губоногих многоножек.
9. Дыхательная система двупарноногих и губоногих многоножек.
10. Строение нервной системы и органов чувств многоножек.
11. Строение половой системы многоножек.
12. Тип яиц, тип дробления яиц.
13. Развитие многоножек: прямое и с анаморфозом.

ЛЕКЦИЯ 15. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕ СТРОЕНИЕ НАСЕКОМЫХ. РАЗМНОЖЕНИЕ.

15.1. Внешнее строение

Насекомые — одна из самых обильных групп животных и самая большая группа по числу видов. Число описанных видов насекомых, по литературным данным, 1 миллион или, возможно, более. С учётом относительно слабой изученности многих групп насекомых и того, что постоянно появляются описания новых видов, реальное их число должно превышать указанный миллион в несколько раз.

Если в тропических лесах, как предполагают, существует 50 тыс. видов деревьев, с каждым из которых ассоциировано примерно 600 видов насекомых, то мы получаем гигантскую цифру 30 миллионов видов только для тропиков. Размеры большинства насекомых составляют 1-20 мм. Самые длинные насекомые — палочники (*Phasmatoidea*) — до 330 мм, а самые маленькие — перистокрылки (*Coleoptera*) длиной 0,25 мм и хальциды (*Chalcidoidea*) длиной 0,2 мм. Самое большое по объёму насекомое — жук-усач *Titanus giganteus* (Cerambycidae) из Южной Америки, длиной 160 мм и шириной 60 мм.

Насекомые встречаются практически во всех континентальных экосистемах, которые есть на Земле. Исключение составляют, пожалуй, лишь области вечных льдов, хотя некоторые виды можно найти по краям ледников. Практически отсутствуют насекомые и в морских экосистемах. Синантропные виды насекомых, конечно, живут во всех тех местах, где живут люди. Связи человека с насекомыми чрезвычайно разнообразны.

Они населяют почву, растительность до вершин крон самых высоких деревьев; крылатые насекомые составляют самую значительную часть аэропланктона. Значительное

число видов насекомых (часто только на личиночной стадии) заселяет пресные водоёмы. В открытом море представители этого таксона почти отсутствуют, если не считать несколько видов клопов-водомерок семейства *Halobatidae*, живущих на поверхностной плёнке и встречающихся часто даже на расстоянии тысяч километров от побережья.

Монофилия насекомых никогда не ставилась под сомнение. Самой важной аутапоморфией (уникальное производное состояние признака свойственная этой группе) насекомых является **деление тела** на три тагмы — 1) **голову** (*caput*) из рудимента акрона и шести первых сегментов, 2) **грудь** (*thorax*) из трёх сегментов и 3) **брюшко** (*abdomen*) из одиннадцати сегментов (рис.19). В общей сложности тело исходно состоит из 20 более или менее слитых друг с другом гетерономных сегментов, к которым спереди и сзади примыкают акрон и тельсон.

Голова состоит из акрона и 4 (по некоторым данным 5 или даже 6) сегментов. Она одета хитиновой капсулой, соединена подвижно с грудным отделом.

Различают три типа постановки головы относительно тела: *прогнатический*, *гипогнатический* и *опистогнатический*. На головной капсуле выделяют несколько отделов. Переднюю лицевую часть занимает фронтально-клипеальный отдел. Он состоит из лобного (*frons*) – фронтального склерита и наличника (*clypeus*). К наличнику причленяется верхняя губа (*labrum*). Второй отдел – теменной. Он состоит из двух теменных (*vertex*) склеритов и затылочного склерита (*occiput*). Затылок окружает затылочное отверстие. Боковые отделы расположены под сложными глазами и носят название щеки (*genae*).

На голове располагаются глаза (сложные, иногда простые) и усики различного строения, а также ротовые аппараты. Ротовые органы у насекомых варьируются.

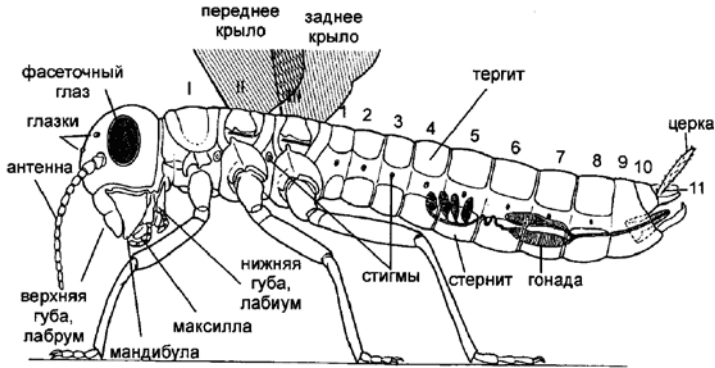


Рис.19. Обобщённая схема строения *Pterygota*. Римскими цифрами пронумерованы грудные, арабскими – брюшные сегменты. (по В.Вейстхайде и Р.Ригер)

Изменчивость в строении связана с разнообразием пищи, потребляемой этими животными. Исходным типом ротового аппарата является грызущий тип (ортоптероидный). Он встречается у насекомых многих отрядов (таракановые, прямокрылые, стрекозы, жуки и др.). В его состав входят следующие элементы: верхняя губа, мандибулы, максиллы, нижняя губа и гипофаринкс. Лакающий (пчелы, шмели) образован верхней губой, мандибулами, в максиллах развита и удлинена наружная жевательная лопасть (*galea*), которая образует верхнюю и часть боковой поверхности хоботка, нижняя губа представлена удлинённым щупиком (*palpi*), который образует нижнюю и часть боковой поверхности хоботка.

Внутри хоботка размещается язычок, образованный внутренними (*glossae*) лопастями нижней губы. Сосущий ротовой аппарат (чешуекрылые) включает верхнюю губу, у немногих представителей (зубатые моли) мандибулы, нижнюю губу в виде небольшой площадки со щупиками, хоботок образован удлинёнными наружными жевательными

лопастями максилл. Колюще-сосущий ротовой аппарат (комары, клопы) в своем составе имеет весь набор ротовых конечностей, но они утратили исходную форму, большая часть превратилась в стилеты, служащие для прокалывания покровов животных и растений. Нижняя губа в этом аппарате выполняет функцию футляра. Лижущий (фильтрующий) ротовой аппарат характерен для мух, в нем хорошо развиты *лабеллумы* нижней губы, мандибулы и максиллы отсутствуют.

Грудной отдел образован 3 сегментами, с ним связаны локомоторные органы: ноги и крылья. Конечность насекомого состоит из тазика, вертлуга, голени, лапки, предлапки. Выделяют несколько типов конечностей (рис.20).

Крылья размещены на втором (среднегрудь) и третьем (заднегрудь) сегментах. Крыльев чаще 2 пары, реже (двукрылые, веерокрылые) 1 пара. Вторая в этом случае небольшого размера, превращена в жужжальца.

Крылья – боковые складки покровов, произошли из **паранотумов**. Они двуслойные, в них проходят нервы, трахеи, гемолимфа. Различают следующие типы крыльев: сетчатые, перепончатые, жесткие (элитры), полужесткие (гемизэлитры). Крылья имеют систему жилок продольных и поперечных. Продольными жилками крыла являются: костальная (*C*), субкостальная (*Sc*), радиальные (*R*), медиальные (*M*), кубитальные (*Cu*) и анальные (*A*) жилки. В полете насекомые используют либо одну, либо обе пары крыльев. В зависимости от того, какая пара крыльев используется в полете, насекомых подразделяют на бимоторных, передне- и заднемоторных. Многие насекомые, будучи двукрылыми, летят на одной паре крыльев. Это явление названо диптеризацией полета.

Брюшной отдел сегментирован, с ним связана большая часть внутренних органов насекомого. Максимальное число сегментов в отделе 11, обычно их меньше. Брюшной

сегмент образуют тергит, стернит и плеиральные мембраны.

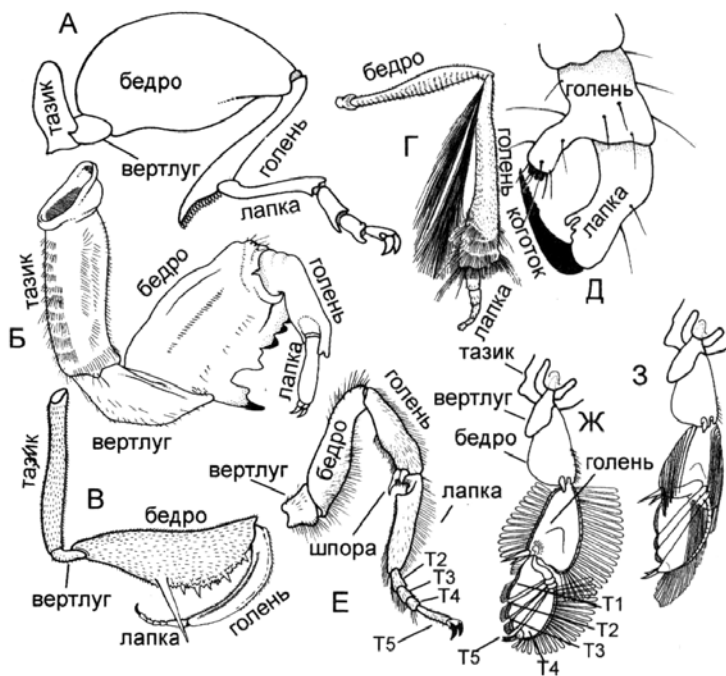


Рис.20. Специализированные типы ног. А — задняя прыгательная нога земляной блошки *Psylliodes affinis* (Coleoptera, Chrysomelidae). Б — роющая нога личинки цикады (*Megacicada septendecim*) (Auchenorrhyncha). В — хватательная нога: *Manlispa styriaca* (Neuroptera, Mantispidae). Г — «пахучая нога»: самка *Hepialus hecta* (Lepidoptera, Hepialidae). Д — зажимающая нога: передняя лапка самки вши *Pediculus sp.* (Anoplura). Е — собирающая передняя нога медоносной пчелы *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). Ж, 3 — задние плавательные ноги вертячки *Gyrinus natator* (Coleoptera, Gyrinidae), с оттопыренными (Ж) и прижатыми (3) гребными пластинками. Т1-Т5 на Е и Ж — 1-5-й членики лапки. А, Б — из Weber и Weidner (1974); В — Aspöck (1969); Г — Herring (1926); Д — Jacobs и Siedel (1975); Ж- 3 — Eidmann (1941).

Брюшко лишено настоящих конечностей, у некоторых насекомых имеются видоизмененные: церки, грифельки, яйцеклады, жало, прыгательная вилочка.

Покровы. Наружный покров (**интегумент**) у насекомых представлен протеиново-хитиновой кутикулой, подлежащим эпидермисом (гиподермы) и базальным матриксом. В кутикуле различают три слоя — эндо -, экзо - (т.е. прокутикула) и эпикутикулу. Разные слои кутикулы участвуют в формировании скульптуры (шипы, крючки, бугорки), волосков, щетинок и чешуи. Окраска создаётся как отложениями пигментов, так и физическими эффектами структур (**интерференция**).

Твердый покров тела ограничивает рост насекомого. Для насекомых характерны линьки.

15.2. Внутреннее строение

Мышечная система насекомых характеризуется сложностью и высокой степенью дифференциации и специализации отдельных ее элементов. Количество мышечных пучков часто достигает 1,5–2 тысяч. По гистологическому строению почти все мышцы насекомых поперечнополосатые.

Мышцы делятся на скелетные (соматические), обеспечивающие подвижность организма и отдельных его частей по отношению друг к другу, и висцеральные (внутренностные) мышцы. Скелетные мышцы, как правило, прикрепляются к внутренним поверхностям кутикулярных склеритов. Выделяют четыре группы соматических мышц: головная, грудная, крыловая и брюшная. Наиболее сложно устроена крыловая группа, мышцы данной группы у перепончатокрылых, двукрылых насекомых и некоторых других способны к необычайной частоте сокращений (до 1000 раз в секунду), это так называемые асинхронные мышцы.

Подобная частота сокращений связана с явлением умножения ответа на раздражение, когда на один нервный импульс мышца отвечает несколькими сокращениями. Висцеральные мышцы связаны с внутренними органами.

Жировое тело представляет собой рыхлую ткань, пронизанную трахеями. Цвет изменчив. Функции: накопление питательных веществ, поглощение продуктов обмена, окисление жирового тела дает метаболическую воду, что особенно важно в условиях дефицита влаги. В жировом теле выделяют четыре категории клеток: *трофоциты* (наиболее многочисленны, в них накапливаются питательные вещества), *уратные* (накапливается мочевая кислота), *мицетоциты* (в них находятся симбиотические микроорганизмы) и *хромоциты* (клетки содержат пигмент).

Полость тела. Полость тела насекомых, как и у других членистоногих, смешанная. Диафрагмами она поделена на 3 синуса: верхний (перикардиальный), в нем размещено сердце, нижний (перинеуральный) – размещена брюшная нервная цепочка, и наибольший объем занимает висцеральный синус. С этим синусом связаны пищеварительная, выделительная, половая системы. Дыхательная система находится во всех синусах полости тела.

Пищеварительная система насекомых представлена кишечником из трех отделов: передняя, средняя и задняя кишка. Между передней и средней кишкой находится кардиальный клапан, средней и задней кишкой – пилорический. Передняя кишка представлена глоткой, пищеводом, зобом, механическим желудком. В зависимости от потребляемой пищи возможны вариации в строении: отсутствует зоб, желудок. Зоб – место временного пребывания пищи, отчасти здесь происходит пищеварение; функция желудка – размельчение (перетирание) пищи. Глотка у насекомых, питающихся жидкой пищей, мускулистая, выполняет функцию насоса. Слюнные железы открываются в

ротовую полость, как правило, около основания нижней губы. Содержащиеся в слюне ферменты обеспечивают начальные этапы пищеварения. У кровососущих насекомых слюна содержит вещества, препятствующие свертыванию крови – антикоагулянты. В некоторых случаях слюнные железы меняют свою функцию (у гусениц превращаются в прядильные железы).

В средней (тонкой) кишке происходит переваривание и всасывание пищи. В начальный участок кишки у некоторых насекомых (таракан и др.) впадает несколько слепых выпячиваний кишечника – пилорические придатки – они увеличивают всасывающую поверхность. Стенки средней кишки образуют складки – крипты.

Тип пищеварительных ферментов зависит от пищевого режима насекомых. Секреция ферментов у насекомых голокринная и мерокринная. Эпителий средней кишки у многих насекомых выделяет вокруг содержимого кишки перитрофическую мембрану, роль которой важна в процессах переваривания и всасывания пищевых веществ. Кроме того, она предохраняет эпителий средней кишки от механических повреждений. Задняя (прямая) кишка нередко отличается значительной длиной и подразделяется на несколько участков. Здесь у большинства насекомых находятся ректальные железы. Функции отдела: формирование и удаление экскрементов, всасывание воды из пищевой массы, переваривание пищи с помощью симбионтов (характерно для личинок некоторых видов насекомых). Отделы кишечника разделены клапанами, препятствующими обратному току пищи. Передний и средний отделы разделяет кардиальный клапан, средний и задний – пилорический. Тип пищи накладывает отпечаток на морфологию органов питания.

Пища насекомых разнообразная и охватывает почти все вещества животного и растительного происхождения.

По пищевой специализации насекомые подразделяются на следующие группы: пантофаги, полифаги, олигофаги и монофаги. Классификация насекомых по пищевым режимам: фитофаги, зоофаги, сапрофаги, копрофаги, некрофаги, гематофаги.

Выделительная система. Функции органов выделения у насекомых выполняются рядом образований. В первую очередь, это мальпигиевы сосуды. Они эктодермального происхождения, располагаются на границе между средней и задней кишкой.

Их полость выстлана однослойным эпителием. Количество мальпигиевых сосудов колеблется от 2 (червецы) до 150 (пчелиные). Открываются сосуды самостоятельно либо объединены в пучки. Мальпигиевы сосуды обладают некоторой подвижностью, что обеспечивает постоянную смену омывающей их гемолимфы. Из гемолимфы продукты обмена в виде растворенных в воде солей мочевой кислоты поступают в полость сосудов, где образуется мочевая кислота. Освобождающаяся при этом вода всасывается стенками сосудов и поступает обратно в гемолимфу. Особенно интенсивно эти процессы идут в задней кишке, куда поступают продукты обмена из мальпигиевых сосудов.

Ректальные железы являются основным местом всасывания воды. Почти сухие кристаллы мочевой кислоты вместе с экскрементами выводятся через анальное отверстие. Подобное выведение продуктов обмена в виде сухих кристаллов позволяет насекомым экономно расходовать воду, поступающую в организм.

У форм, обитающих в среде с повышенной влажностью или поглощающих большое количество жидкой пищи, реабсорбции воды не происходит. Кроме мальпигиевых сосудов, функцию выделения выполняют лабиальные железы. Они представляют собой парные образования, открываются одним отверстием в основании нижней губы. Лаби-

альные железы характерны насекомым отрядов подуры, ногохвостки, щетинохвостки.

Вторая группа органов выделения – органы накопительной экскреции. Ими являются жировое тело (уратные клетки), нефроциты и у некоторых (тизануры, прямокрылые) фагоцитарные органы.

Дыхательная система насекомых представлена органами дыхания являются трахеи. По бокам тела находится до 10 пар дыхалец. По числу и месту расположения дыхалец насекомых делят на 3 группы: голопнейстические, гемипнейстические и апнейстические.

Стигмы ведут в атриальную полость, стенки которой образуют замыкательный аппарат и систему фильтрации воздуха, и далее в систему трахей. Трахеи многократно ветвятся и опутывают все органы. Заканчивается каждая трахея концевой клеткой с радиально расходящимися отростками. Концевые веточки этой клетки (трахеолы) проникают внутрь отдельных клеток тела насекомого.

У многих насекомых имеются воздушные мешки. В отличие от трахей в них нет тенидий. У малоактивных насекомых, обитающих в условиях повышенной влажности, поступление кислорода в трахейную систему и удаление из нее углекислого газа происходит путем диффузии через постоянно открытые дыхальца. У большинства насекомых дыхание активное, происходит расслабление и сжатие брюшка. Дыхательные системы, имеющие стигмы, называются открытыми. Насекомые имеют и закрытые системы, для которых характерно отсутствие дыхалец, воздух в организм поступает в этом случае через трахейные, ректальные, дыхальцевые жабры или через покровы.

Форма трахейных жабр пластинчатая, кустистая, они представляют собой тонкостенные выросты, пронизанные сетью трахей. Место положения трахейных жабр варьируется.

Функции трахей: проводники воздуха, внутренний скелет, поддерживающий внутренние органы в определенном положении.

Кровеносная система. Незамкнутая. Полость тела с открытой кровеносной системой называется гемоцель. В связи с особенностями строения дыхательной системы эта система у насекомых развита сравнительно слабо.

Сердце размещено в брюшке, оно поделено на камеры (число их варьируется у разных насекомых), имеются остии с клапанами. От сердца отходит аорта, которая откручивается свободно. Совместная работа сердца и диафрагм обеспечивает циркуляцию гемолимфы по телу насекомого. Движение гемолимфы в крыльях осуществляется по жилкам. Имеются местные пульсирующие органы в виде ампулы, мембранозной сократительной перепонки со специальной мышцей. Подобные образования располагаются в основании усиков, конечностей. Гемолимфа представляет бесцветную или желтоватую жидкость, у немногих насекомых содержит гемоглобин. Клетки крови – гемоциты, их функции разнообразные.

Плазма содержит аминокислоты, растворенные соли, углеводы, мочевую кислоту и другие вещества. Функции гемолимфы: транспорт питательных веществ, защитная, гидравлическая, метаболизм, отчасти дыхательная.

Нервная система как у всех членистоногих, брюшная нервная цепочка. Она подразделяется на центральную, периферическую и симпатическую. Центральная нервная система состоит из головного мозга, нервной цепочки, начинающейся подглоточным ганглием. Головной мозг имеет 3 отдела. В протоцеребруме хорошо развиты зрительные доли, внутри полушарий размещаются грибовидные тела – ассоциативные центры, они хорошо развиты у общественных насекомых. Дейтоцеребрум иннервирует усики, основная часть его дифференцирована в обонятельные доли.

Тритоцеребрум иннервирует верхнюю губу, от него берет начало симпатическая система. Подглоточный ганглий иннервирует ротовые конечности. У большинства насекомых ганглии брюшной нервной цепочки концентрируются в продольном направлении. Периферическая нервная система образована нервами, отходящими от центральной и симпатической системы, а также нейронами, расположенными по всему телу.

Симпатическая система состоит из трех отделов: стомагогастрического, брюшного и хвостового. Имеются нейросекреторные клетки во всех отделах нервной системы, выделяемые секреты транспортируются в железы внутренней секреции (прилежащие тела, кардиальные тела, оторакальные железы).

Органы чувств. Морфологической и функциональной основой органов чувств являются сенсиллы, разбросанные по телу насекомых поодиночке или собранные в скопления (органы зрения, слуха и т. п.). Каждая сенсилла состоит из нескольких элементов. Органы чувств подразделяют на механо-, хемо-, фоторецепторы и другие.

Механорецепторы воспринимают механическое раздражение. Они представлены либо отдельными сенсиллами (трихонидные, колоколовидные, хордотональные и др.), либо органами (Джонстонов, тимпанальные). Хеморецепторы – волоски, пластинки, ямки. Фоторецепторы – глаза. Для насекомых характерны как сложные глаза, так и простые. Сложные глаза состоят из омматидиев, число которых варьируется у разных представителей. Каждый омматидий имеет оптическую и сенсорную часть, строение которых сходно с устройством глаз ракообразных. Сложные глаза дневных и ночных насекомых в строении отличаются. Тип глаз первых оппозиционный, вторых – суперпозиционный. В первом случае пигмент, экранизирующий омматидии, неподвижен, во втором – пигмент способен перемещаться,

скапливаясь в верхней части глаза. Простые глаза (1–3) характерны для некоторых отрядов насекомых, они иннервируются от средней части протоцеребрума, а не от зрительных долей. У личинок насекомых с полным превращением имеются латеральные глазки (стеммы), иннервация их идет от зрительных долей мозга.

Помимо перечисленных органов чувств, у насекомых имеются рецепторы влажности, терморецепторы, органы равновесия.

Половая система. В основном насекомые раздельнополые, нередко обладают резко выраженным половым диморфизмом. Половые железы парные. У самок каждый яичник состоит из яйцевых трубок – овариол, в начальном участке – *гермарии*, образуются яйцеклетки. Овариолы крепятся в организме с помощью концевой филамента. Овариола заканчивается ножкой, совокупность которых образует каликс, продолжающийся в яйцевод. Оба яйцевода сливаются в непарное влагалище, открывающееся на брюшной стороне брюшка. Во влагалище открывается семяприемник, нередко и совокупительная сумка, придаточные железы.

В области полового отверстия могут находиться яйцеклады. Мужская половая система состоит из пары семенников, каждый из которых представлен трубочками – фолликулами. Семяпроводы объединяются в общий семяизвергательный канал, в который часто открываются дополнительные железы. Семяизвергательный канал пронизывает совокупительный орган, у насекомых, не имеющих такового, живчики склеиваются в сперматофоры, одетые оболочкой.

Темы для самостоятельного изучения

1. Строение различных типов ротовых аппаратов у насекомых.
2. Строение различных типов конечностей у насекомых

Контрольные вопросы

1. Отделы тела насекомых: функции, сегментарный состав.
2. Строение головной капсулы.
3. Грудной отдел и его придатки.
4. Конечности, строение. Видоизмененные конечности. Функции конечностей.
5. Типы ротовых аппаратов насекомых.
6. Типы крыльев, жилкование.
7. Происхождение крыльев.
8. Полет насекомых, моторность.
9. Видоизмененные конечности брюшного отдела и их функции.
10. Покровы: строение.
11. Окраска, типы окраски, прямое и косвенное значение окраски.
12. Мышцы и их классификация.
13. Жировое тело: клетки жирового тела и их функции.
14. Строение пищеварительной системы насекомых. Изменчивость в строении. Железы. Перитрофическая мембрана и ее функция.
15. Пищевые режимы и пищевая специализация.
16. Строение выделительной системы. Лабialsные железы. Ректальные железы.

17. Дыхательная система насекомых. Строение трахеи, легочного мешка. Функции дыхательной системы. Ритм дыхания насекомых.

18. Открытые и замкнутые трахейные системы.

19. Строение кровеносной системы. Движение крови. Крыловидные мышцы.

20. Строение нервной системы насекомых. Общий план.

21. Строение центральной нервной системы и ее функции.

22. Строение периферической нервной системы.

23. Строение симпатической нервной системы. Отделы тела, иннервируемые симпатической системой.

24. Органы чувств насекомых и их строение.

25. Строение мужской половой системы насекомых.

26. Строение женской половой системы. Придаточные железы и их функции.

27. Строение мужской половой системы насекомых.

28. Строение женской половой системы. Придаточные железы и их функции.

ЛЕКЦИЯ 16. РАЗВИТИЕ НАСЕКОМЫХ. КЛАССИФИКАЦИЯ. ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДОВ. ЗНАЧЕНИЕ

Большинство насекомых яйцекладущие виды, для которых характерно живорождение. Кроме обычного обоеполого размножения, у насекомых встречается партеногенез, иногда наблюдается чередование обоеполых и партеногенетических поколений (тли). У ряда насекомых размножаются личинки (характерно для некоторых двукрылых) – педогенез, либо яйца (наездники) – полиэмбриония.

Жизненные циклы насекомых разнообразны по типам размножения, составу поколений и их чередованию. Выделяют 2 типа жизненных циклов: без чередования поколений с обоеполым половым размножением и жизненные циклы с чередованием поколений.

Индивидуальное развитие насекомых складывается из эмбрионального развития, протекающего на фазе яйца, и постэмбрионального – после выхода личинки из яйца до достижения взрослой (имагинальной) стадии.

16.1. Эмбриональное развитие

Яйцевые клетки насекомых централецитального типа (за исключением яиц коллембол), тип дробления поверхностный. Яйцевая клетка имеет две оболочки: желточную и хорион. На яйцевом полюсе имеется отверстие – микропиле (одно или несколько). После оплодотворения деление начинается с ядра. Затем в процесс деления вовлекается прилегающая цитоплазма.

Образующиеся энергиды мигрируют в периплазму, здесь возникают клетки, и дробление продолжается. На брюшной стороне образуется зародышевая полоска из активно делящихся клеток. Мезодерма формируется или пу-

тем иммиграции, или инвагинации части клеток зародышевой полоски. Энтодерма образуется из группы клеток на концах мезодермы (по другим представлениям, из желточных клеток). Развитие зародыша сопровождается бластокинезом, образованием оболочек и сегментацией.

Бластокинез – перемещение зародыша к неосвоенным участкам желтка. Известны две формы бластокинеза:

1) разрастание зародыша по длине яйца (насекомые с полным превращением, ортоптероидные) и 2) погружение зародыша в желток (равнокрылые, пухоеды и др.). Одновременно с бластокинезом образуются оболочки сероза и амнион и амниотическая полость. Развитие сопровождается сегментацией зародыша, образованием конечностей. Выделяют 3 этапа этого процесса.

1. Протоподный. Сегментация не выражена или слабая, ноги развиты на головном отделе, в грудном – зачатки.

2. Полиподный. Тело сегментировано, конечности на голове, груди, в брюшном отделе зачатки ног.

3. Олигоподный. Тело сегментировано, конечности сохраняются на голове и в грудном отделе.

В головном отделе закладываются глазные и антеннальные лопасти с соответствующими зачатками, интеркалярный сегмент, впоследствии подвергающийся редукции, три грудных и 11 брюшных сегментов.

Дифференцировка внутренних органов - передняя и задняя кишки образуются за счет эктодермальных впячиваний, средняя кишка – из клеток энтодермы. Мальпигиевы сосуды возникают из эктодермы задней кишки. Нервная система закладывается в виде брюшного валика эктодермы, который затем погружается под покровы. Целомические мешки распадаются, образуется смешанная полость тела – миксоцель. Клеточные элементы мезодермы дают начало мышцам, сердцу, жировому телу, гонадам.

Зародыш растет, желток постепенно потребляется, зародышевые оболочки лопаются. Зародыш готов к выходу из яйца, на этом заканчивается эмбриональное развитие.

16.2. Постэмбриональное развитие

Постэмбриональное развитие насекомых характеризуется значительным разнообразием. Выделяют первичные и основные формы метаморфоза.

Первичные формы метаморфоза характерны для низших насекомых. Выделяют 2 типа: анаморфоз (отряд протуры) и протоморфоз (у насекомых отрядов двухвостки, коллемболы, щетинохвостки).

Основные формы метаморфоза: гемиметаболическое и голометаболическое развитие (превращение).

Первая форма характеризуется прохождением следующих фаз развития: яйцо (*ova*), личинка (*larva*), взрослое насекомое (*imago*). Личинка похожа на взрослое насекомое (нимфа), ведет сходный с ним образ жизни (таракановые, полужесткокрылые и др.) или не похожа на взрослое насекомое (наяда), имеет провизорные органы (стрекозы). Разновидностями *гемиметаморфоза* являются гипоморфоз и гиперморфоз.

При *голометаболическом* развитии насекомое проходит 4 стадии: яйцо, личинка, куколка (*pupa*), взрослое животное. Такое развитие характерно насекомым отрядов перепончатокрылые, двукрылые, жесткокрылые, чешуекрылые и др. Личинка при данном типе метаморфоза не похожа на взрослое животное и ведет иной образ жизни. Существует несколько классификаций личинок. Согласно одной из них выделяют личинок: истинная, безножка, безголовка, гусеница, ложногусеница. Вторая классификация учитывает развитость конечностей: протоподные, олигоподные, полиподные и аподные. По способам движения

личинок насекомых подразделяют на камподеовидных, эруковидных, проволочниковых и червеобразных. Куколка – стадия развития, на которой происходит превращение органов личинки в органы взрослого насекомого. Выделяют три типа куколок: покрытая, открытая и скрытая (пупарий).

Превращение личинки в имаго сопровождается двумя процессами: гистолизом и гистогенезом. Гистолиз – разрушение личиночных тканей. Он происходит за счет деятельности фагоцитов и ферментов. При этом разрушаются жировое тело, личиночные мышцы и некоторые другие органы, которые превращаются в питательный субстрат, расходуемый развивающимися тканями.

Гистогенез – формирование органов взрослого животного, происходит за счет имагинальных дисков, которые появляются еще на личиночной стадии и представляют собой группы индифферентных клеток, расположенных во многих местах личинки. Менее всего подвержены изменениям в процессе метаморфоза сердце, нервная система. Однако в процессе превращения в нервной системе часто наблюдается процесс олигомеризации.

Процесс метаморфоза контролируется железами внутренней секреции. В процессе метаморфоза существенное значение имеет деятельность прилежащих тел, продуцирующих ювенильный гормон. При высокой его концентрации линька личинки приводит к образованию личинки следующего возраста.

Разновидностью голометаморфоза является *гиперметаморфоз*. Он характерен нарывникам, веерокрылым и некоторым другим насекомым.

Происхождение метаморфоза. Существует несколько гипотез о происхождении метаморфоза. Согласно одной из них обе формы метаморфоза возникли независимо друг от друга от более простого типа развития – *протоморфоза*.

Другая предполагает постепенное происхождение метаморфоза: протоморфоз – гемиметаморфоз – голометаморфоз. Последнее время все больше исследователей склоняются к первой гипотезе.

16.3. Классификация насекомых

Первая классификация насекомых была предложена Аристотелем, который разделил их на 3 группы: крылатые; крылатые и подобные им бескрылые; бескрылые.

Последующие классификаторы (Сваммердам, К. Линней, Ф. Брауер, А. В. Мартынов, Г. Я. Бей-Биенко, Г. Росс и др.) делили насекомых по способу превращения, по структуре крыльев, по мышечной системе крыльев, происхождению крыльев, наличию крыльев на взрослой стадии, строению ротового аппарата.

На основании строения ротового аппарата шестиногие (*Hexapoda*) разделены на 2 группы: скрыточелюстные (*Entognatha*) и открыточелюстные (*Ectognatha*, =*Amyocerata* по Н.Ю. Клыге).

Согласно классификации «Systema Nature, 2000» (2008 г.) надкласс Шестиногие включает 3 класса: *Ellipura*, *Diplura* и *Insecta* (= *Amyocerata*).

Среди открыточелюстных в ранге подкласса выделяются первичнобескрылые примитивные насекомые (*Apterygota*, =*Zygoentomata*, включающие щетинохвосток *Triplura*, =*Thysanura*) и крылатые (*Pterygota*). Современные тенденции систематики шестиногих сводятся к выделению примитивных форм в самостоятельные таксоны (на уровне классов *Protura*, *Collembola*, *Diplura*, *Zygoentomata*), при этом таксон *Insecta* предлагается закрепить за крылатыми насекомыми (Малахов, 2003).

Исходя из разных классификаций, насекомые представлены 27–34 отрядами.

16.4. Характеристика отрядов

Скрыточелюстные. Включают Бессяжковых, или Протур (*Protura*), Ногохвосток (*Collembola*), Двуххвосток (*Diplura*). Это примитивные насекомые, у которых ротовой аппарат скрыт в головной капсуле. На голове расположены усики, у многих простые глаза. На брюшке некоторых представителей (ногохвостки) развиты двигательные придатки (прыгательная вилочка).

Строение коллембол варьируется в зависимости от местообитания, выделяют несколько жизненных типов (морфотипов).

Зигантоматные, т.е. первичнобескрылые насекомые. Щетинохвостки (*Triplura*, *Thysanura*) имеют простые, сложные глаза. На конце тела грифельки.

Крылатые (*Pterygota*). Классификация данной группы насекомых неоднократно пересматривалась. Согласно одной из классификаций их подразделяют на древнекрылых (*Paleoptera*) и новокрылых (*Neoptera*) (в ранге инфракласса).

К древнекрылым относят два отряда: Поденки (*Ephemeroptera*) и Стрекозы (*Odonata*). Крылья у насекомых в покое распростерты в стороны либо слегка отведены назад. Для поденок характерно присутствие двух пар крыльев. Ротовые органы недоразвиты. На брюшке имеются 2–3 хвостовые нити. Личинки живут в воде. Стрекозы имеют две пары сетчатых крыльев. Ротовой аппарат грызущего типа. Неполный метаморфоз. Личинки – наяды.

В группу новокрылых входят 23 отряда. Для этих насекомых характерно, что крылья складываются на спинной стороне тела. Крыльев одна–две пары. Типы крыльев: 1) элитры (жесткокрылые), 2) гемиелитры (полужесткокрылые), 3) сетчатые (сетчатокрылые), 4) перепончатые (чешуекрылые, равнокрылые, ручейники, перепончатокры-

лые). Глаза сложные, у некоторых и простые. Типы ротовых аппаратов разнообразные. Тип метаморфоза гемиметаморфоз (полужесткокрылые, равнокрылые хоботные, прямокрылые, таракановые и др.) и голометаморфоз (двукрылые, чешуекрылые, перепончатокрылые, жесткокрылые, ручейники и др.).

Многие представители этих отрядов играют важную роль в жизни природы и человека. Остановимся на наиболее значимых.

Таракановые (*Blattodea*) характеризуются следующими чертами: две пары крыльев (могут быть недоразвиты), грызущий ротовой аппарат, видоизмененные ноги брюшка, церки, грифельки. Наиболее распространенные виды - рыжий таракан и черный.

Прямокрылые (*Orthoptera*) имеют усики длинные либо короткие (на этом основании подразделяются на подотряды), ротовой аппарат грызущего типа, две пары крыльев, видоизмененные конечности – церки, яйцеклад. Представители: кузнечики, саранчовые, медведки, сверчки.

Равнокрылые хоботные (*Homoptera*) – насекомые с колюще-сосущим ротовым аппаратом, двумя парами перепончатых крыльев. Характерные представители: тли, цикады, листоблошки, червецы, щитовки.

Представители отряда Полужесткокрылые (*Hemiptera*) обладают двумя парами крыльев (у некоторых отсутствуют), первая из которых – гемизелитры; ротовым аппаратом колюще-сосущего типа, пахучими железами. Представители: постельный, ягодный клоп, гладыши, водомерки и др.

Жесткокрылые (*Coleoptera*) характеризуются ротовым аппаратом грызущего типа, двумя парами крыльев (первая элитры). Представители: усачи, долгоносики, листоеды, хрущи, коровки, жужулицы и др.

Крылья насекомых отряда чешуекрылых (*Lepidoptera*) перепончатые, покрыты чешуйками, ротовой аппарат сосущего типа (у немногих грызущий). Представители: шелкопряды, волнянки, моли, белянки и др.

Ротовой аппарат перепончатокрылых (*Hymenoptera*) грызущего либо лакающего типа, для них характерны: две пары перепончатых крыльев (могут отсутствовать), брюшко сидячее, висячее или стебельчатое. Видоизмененные конечности брюшного отдела – яйцеклад, жало. Представители: осы, пчелы, муравьи, рогохвосты, наездники бракониды, ихневмониды и др.

Крылья ручейников (*Trichoptera*) перепончатые, покрыты волосками, ротовой аппарат у большинства представителей недоразвит. Личинки обитают в воде.

Двукрылые (*Diptera*) обладают одной парой перепончатых крыльев (вторая пара крыльев – жужжальца), разнообразными типами ротовых аппаратов, усиками короткими либо длинными. Представители: комары, мошки, слепни, овода, мухи и др.

Значение насекомых - насекомые играют большую роль в природных процессах и жизни человека.

Роль в природных процессах: вредители лесных насаждений, опылители, энтомофаги, сапрофаги, участие в почвообразовании, пища для других животных.

Роль в жизни человека: источники пищевых ресурсов, источники получения некоторых лекарственных препаратов, паразиты и переносчики заболеваний человека и домашних животных, вредители сельскохозяйственных культур, амбарные и домовые вредители.

Насекомые – объект биотехнологии (разведение и вселение в природу насекомых сапрофагов, фитофагов, энтомофагов, опылителей растений).

Темы для самостоятельного изучения

1. Сезонный цикл и сезонный полиморфизм у насекомых.

Контрольные вопросы

1. Строение яиц насекомых.
2. Способы размножения насекомых (партогенез, педогенез, полиэмбриония) и их характеристика.
3. Жизненные циклы без чередования поколений.
4. Жизненные циклы с чередованием поколений.
5. Эмбриональное развитие насекомых: типы дробления яиц, образование зародышевых пластов, оболочек, сегментация зародыша.
6. Бластокинез и его формы.
7. Типы метаморфоза. Происхождение типов метаморфоза.
8. Гемиметаморфоз и его характеристика.
9. Голометаморфоз. Типы личинок, типы куколок.
10. Физиология метаморфоза.
11. Значение метаморфоза в жизни насекомых.
12. Диапауза, спячка.
13. Классификация насекомых. Признаки, положенные в основу классификации.
14. Скрыточелюстные насекомые: особенности внешнего строения ногохвосток.
15. Крылатые насекомые: особенности внешнего строения насекомых отрядов таракановых, стрекоз, прямокрылых, равнокрылых хоботных, полужесткокрылых, жесткокрылых, чешуекрылых, двукрылых, ручейников.

ЛЕКЦИЯ 17. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХЕЛИЦЕРОВЫХ. КЛАССИФИКАЦИЯ. СТРОЕНИЕ МЕЧЕХВОСТОВ И ПАУКООБРАЗНЫХ. ФИЛОГЕНИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Хелицеровые насчитывают примерно 60 тыс. рецентных видов, которые распределены по двенадцати субтаксонам. Кроме того, известно несколько вымерших групп.

Хелицеровые ведут своё происхождение из морской среды, однако из современных групп морской образ жизни ведут только *Xiphosura* (мечехвосты) и *Pantopoda* (морские пауки). Эволюция *Arachnida* (паукообразные) связана с сушей. Самым большим по размеру ископаемым хелицеровым является эвриптерида (ракоскорпион) *Pterygotus rhenaniae* 1,8 м длиной; крупнейшие современные виды — мечехвост *Limulus polyphemus* (60 см) и скорпион *Hadogenes troglodytes* (21 см). Самые маленькие виды — некоторые клещи, размер которых едва достигает 0,1 мм.

В основном хелицераты хищники, только среди клещей есть потребители мёртвой органики, а также паразиты животных и растений.

17.1. Общие признаки хелицеровых членистоногих

- Отсутствуют придатки акрона – антеннулы.
- Тело подразделяется на две тагмы: головогрудь (просома) и брюшко(опистосома).
- Просома образуется из 6–7 сегментов. На ней располагаются видоизмененные конечности хелицеры и педипальпы, а также 4 пары ходильных ног. На седьмом сегменте конечности сохраняются только у мечехвостов.
- Опистосома включает две группы сегментов: первая несет видоизмененные конечности и образует *мезосому* (переднебрюшие), другая лишена конечностей – *метасома*

(заднебрюшие). Заканчивается брюшко тельсоном. В пределах подтипа происходит атрофия сегментов метасомы и укорочение брюшка.

- Пищеварительные железы слюнные и печень.
- Выделительные органы представлены *коксальными* железами, это видоизмененные целомодукты, для большинства обитателей суши характерны мальпигиевы сосуды.
- Органы дыхания водных хелицеровых членистоногих – жабры, наземных легкие и трахеи.
- Тип нервной системы – брюшная нервная цепочка, имеются надглоточный и подглоточный ганглии. Головной мозг либо не расчленен, либо представлен двумя отделами.
- Органы чувств развиты слабо, органы осязания более разнообразные у обитателей суши.
- Животные раздельнополые. Размножение половое. Оплодотворение наружное, наружно-внутреннее и внутреннее.
- Развитие прямое, у некоторых с метаморфозом.

Подтип Хелицеровых подразделяют на надклассы: *Merostomata* меростомовые (класс *Xiphosura*), *Arachnida* паукообразные, *Gigantostroma* гигантские щитни, или ракоскорпионы, *Pantopoda* морские пауки (Малахов, 2003). Существуют и иные классификации.

17.2. Класс Мечехвосты (*Xiphosura*)

Морские хелицеровые. Головогрудь покрыта щитом, на котором размещены 2 пары глаз. Педипальпы по строению не отличаются от ходильных конечностей. Все ноги снабжены жевательными отростками. 7-й сегмент несет хиларии. Брюшные конечности листовидные, с жаберными лепестками. Хвостовой шип заканчивает тело мечехвоста, он образован сегментами и тельсоном.

Имеет жевательный желудок, печень связана со средней кишкой. Выделительная система - представлена парой коксальных желез, каждая из которых состоит из извитого протока и мешковидных выпячиваний. Протоки желез открываются у основания – кокс пятой пары ног.

Кровеносная система незамкнутая, сердце трубчатое, имеется передняя аорта и 4 пары боковых артерий, сливающихся в два продольных ствола. Нервная система – головной мозг внешне не расчленен. В состав брюшной нервной цепочки входят 6 ганглиев. Имеются боковые нервные стволы, соединяющие нервы брюшных конечностей.

Половые железы парные. Протоки парные, открываются на первом сегменте брюшка. Развитие - личинка трилобитная. Постэмбриональное развитие сопровождается линьками.

17.3. Паукообразные (*Arachnida*)

Внешнее и внутреннее строение.

подавляющее большинство из почти 60 тыс. видов хелицеровых составляют сухопутные паукообразные. Среди них встречаются такие разные формы, как сравнительно крупные скорпионы и крошечные клещи.

Наземный образ жизни обусловил глубокие изменения в строении этих исходно водных хелицеровых. Сюда относятся: 1) редукция и утрата брюшных конечностей; 2) преобразование складчатых жабр в лёгочные мешки; 3) внекишечное пищеварение и сопряжённые с этим структуры; 4) образование энтодермальных мальпигиевых сосудов, выделяющих гуанин и другие продукты обмена, не расходуя при этом воду; распадение фасеточных глаз на отдельные глазки; 5) формирование таких кутикулярных органов чувств, как трихоботрии и щелевидные органы, развитие внутреннего (обычно непрямого) оплодотворе-

ния. Лишь относительно немногие виды (водяной паук *Argyroneta aquatica* и различные водяные клещи) вновь перешли к водному образу жизни.

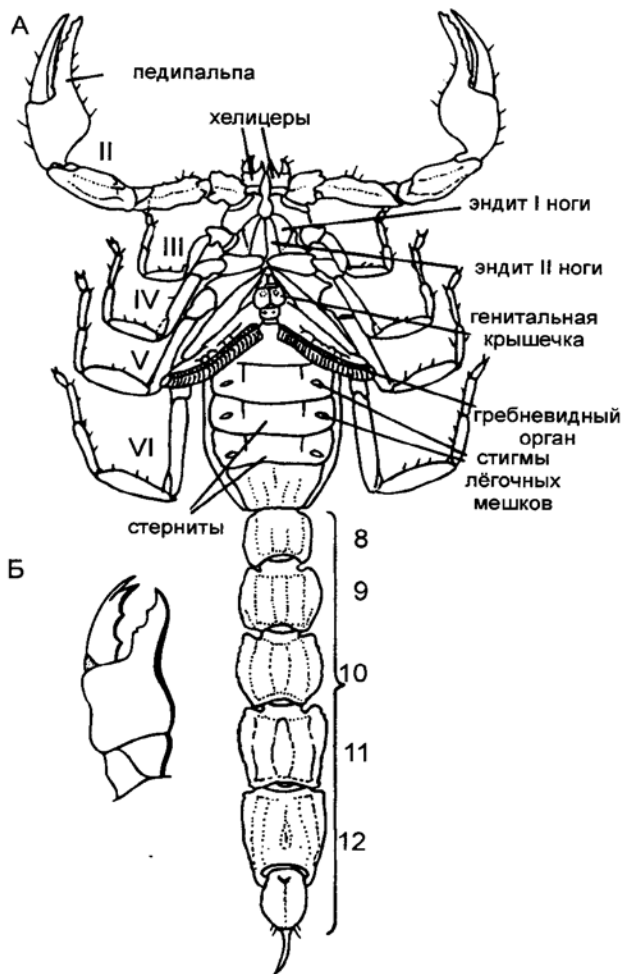


Рис.22. *Androctonus australis* (Scorpiones).
 А — вид с брюшной стороны. Б — хелицера. Римские цифры: конечности просомы. Арабские цифры: опистосомные сегменты в области метасомы. По Ray-Lankester (1885) и Vachon и Millot (1949).

Вытянутое тело скорпионов более всего напоминает первичных хелицероных, обитавших в воде; у остальных у остальных *Arachnida* тело в ходе эволюции так или иначе отклоняется от исходного плана (рис.21), у них туловище становится компактным.

Головогрудь (просома) состоит из 6–7 сегментов. Сегменты слиты и покрыты цельным головогрудным щитом. Однако у сольпуг и некоторых клещей слитны только 4 сегмента, они образуют щит – *пропельтидий*.

Конечности головогруды: хелицеры, педипальпы и ходильные ноги. Форма хелицер разнообразная: клешневидная (скорпионы, псевдоскорпионы, сольпуги и др.), игловидные (у многих клещей), в виде коготка (пауки). Педипальпы по форме клешневидные (скорпионы и псевдоскорпионы), похожи на ходильную ногу (пауки, сенокосцы и др.). Основным членом педипальпы ограничивает предротовую полость, щупальце служит органом осязания, иногда участвует в передвижении животного. Специфическое строение имеют хелицеры и педипальпы у иксодовых клещей. В частности, на головке (гнатосоме) *Ixodes persulcatus* хелицеры превращаются в режущие стилеты, а педипальпы преобразованы в футляры хелицер, воротничок, пальпы и гипостом.

Брюшко (опистосома) наиболее сегментировано у скорпионов (12 сегментов). Сегментировано брюшко у жгутоногих, сольпуг, лжескорпионов, сенокосцев и примитивных пауков и клещей. У большинства видов пауков и клещей отдел утратил сегментацию. Брюшко лишено настоящих конечностей, имеются у некоторых представителей видоизмененные ноги. У скорпионов таковыми являются половые крышечки, гребенчатые органы, легкие; у пауков паутинные бородавки и легкие, у жгутоногих – легкие.

Покровы тела представлены кутикулой, гиподермой и расположенной под ней базальной мембраной. Кутикула

чаще трехслойная. Наружный слой кутикулы состоит из липидов и белков. Производными эпителия являются паутинные, ядовитые и пахучие железы.

Пищеварительная система – большинство паукообразных членистоногих зоофаги, имеются фитофаги и гематофаги.

Передняя кишка образует расширение – глотку, снабженную мышцами. Она служит насосом, втягивающим полужидкую пищу. В переднюю кишку открываются протоки слюнных желез, секрет которых поступает в тело жертвы при питании и растворяет ее. Средняя кишка паукообразных (паук, клещи, сенокосцы и др.) имеет пять пар слепых выростов, увеличивающих поверхность всасывания. С этим отделом связана печень. Ее функции: расщепление белков, всасывание питательных веществ, внутриклеточное пищеварение. Запасные питательные вещества складываются в жировом теле животных.

Выделительная система представлена органами выделения – это коксальные железы и мальпигиевы сосуды. Коксальные железы представляют собой парные мешковидные образования мезодермального происхождения. Они расположены в основании (соха) конечностей в одном или двух сегментах головогруды и состоят из мешочка, канала, выводного протока с мочевым пузырьком и выводного отверстия. Соответствуют коксальные железы целомодуктам. Они открываются в основании 3-й или 5-й пары конечностей. Коксальные железы хорошо развиты у зародышей и в молодом возрасте. Мальпигиевы сосуды (1–2 пары) энтодермального происхождения, открываются на границе средней и задней кишки. Продукт выделения гуанин. У паукообразных членистоногих имеются почки накопления: *нефроциты* (пауки), *лимфатические железы* (скорпионы).

Органы дыхания. Дыхательные системы паукообразных членистоногих инвагинированные. Органы дыхания: легкие, трахеи, либо то и другое одновременно. Легочные мешки имеют скорпионы, жгутоногие и примитивные пауки. Легочный мешок начинается с щелевидной стигмы, внутренняя поверхность представлена многочисленными щелевидными карманами, в которых циркулирует гемолимфа.

Большинство паукообразных членистоногих имеет трахеи. Это трубочки, ветвящиеся либо неветвящиеся, образованы кутикулой, имеют опорные утолщения – *тенниди*. Открываются на поверхности тела стигмами. Стигмы могут быть размещены на головогруды, сегментах брюшка. Мелкие паукообразные могут дышать всей поверхностью тела.

Кровеносная система у паукообразных членистоногих незамкнутого типа, хорошо развита у форм, дышащих легкими. Сердце представляет собой либо длинную трубку (скорпионы), либо оно укорочено.

Сердце имеет остии (от 1 до 7 пар), у некоторых клещей отсутствуют. Остии снабжены клапанами. От переднего и заднего концов сердца (скорпионы) либо только от переднего (пауки) отходят аорты, от камер сердца – артерии. По мере перехода к трахейному дыханию система становится менее разветвленной.

Нервная система и органы чувств

Тип нервной системы – брюшная нервная цепочка с четко выраженной тенденцией к концентрации. Метамерность цепочки сохраняется у скорпионов, для остальных представителей класса характерна концентрация ганглиев. Головной мозг имеет два отдела: протоцеребрум (иннервирует глаза) и тритоцеребрум (посылает нервы к хелицерам). Органы чувств паукообразных разнообразные. Механические и осязательные раздражения воспринимаются

чувствительными волосками, трихоботриями. Органами химического чувства являются лировидные органы, запахи воспринимаются тарзальными органами, органами Галлера, у самок клещей имеются поровые поля на воротничке.

Органы зрения представлены простыми глазами. Их несколько пар. Глаза воспринимают степень освещенности и движение. Предметное зрение характерно для пауков скакунов.

Половая система и размножение паукообразных членистоногих - они раздельнополые животные. У некоторых выражен половой диморфизм. Половые железы парные, непарные, у некоторых происходит частичное слияние гонад. Протоки парные, открываются непарным отверстием на первом сегменте брюшка. У самцов имеются дополнительные железы, у самок могут присутствовать семяприемники. Оплодотворение внутреннее (сперматофорное, копулятивное) и наружно-внутреннее. У клещей выявлен партеногенез. Дробление яиц полное (у некоторых клещей) и поверхностное у большинства представителей. Развитие прямое (чаще), у клещей – метаморфоз.

17.4. Классификация паукообразных

Вероятно, предки *Arachnida* вышли на сушу в силуре и в новой среде претерпели обширную адаптивную радиацию. Рецентные, а также некоторые вымершие таксоны, имеющие современный облик, появились уже в карбоне. Ни в родстве паукообразных с водными *Xiphosura*, ни в их родственных связях с друг с другом пока нет полной ясности. Возможные синапоморфии таксонов *Arachnida* следующие: внекишечное пищеварение, энтодермальные мальпигиевы сосуды, распад фасеточных глаз на отдельные глаза (до пяти пар), щелевидные органы. Однако, если

верно предположение палеонтологов, что раннепалеозойские скорпионы не были водными животными (см. также *Eurypterida*), то эти общие признаки, возможно, представляют собой конвергенции, а монофилия наземных *Arachnida* должна быть поставлена под вопрос.

По современным классификациям Паукообразные членистоногие (*Arachnida*) делятся на следующие классы: *Scorpiones* (скорпионы), *Solifugae* (сольпуги, фаланги), *Uropygi* (= *Pedipalpi*) (жгутоногие), *Pseudoscorpiones* (ложноскорпионы), *Opiliones* (сенокосцы), *Araneae* (пауки), *Acari* (клещи), *Amblypygi* (фрины), *Palpigradi* (кенении, или щупальцеходные), *Ricinulei* (рицинулеи).

В некоторых классификациях клещи представлены в виде двух отрядов Акариформные клещи (*Acariformes*) и Паразитоформные клещи (*Parasitiformes*), Клещи-сенокосцы (*Opaliocarina*).

По классификации Малахова (2003) класс Паукообразных включает множественное число отрядов (которые выше отмечены как классы), из которых наиболее важными следует считать отряды *Scorpiones*, *Uropygi* (= *Pedipalpi*), *Solifugae*, *Pseudoscorpiones*, *Opiliones*, *Araneae*, *Acari*,

17.5. Филогения членистоногих

Членистоногие по своему происхождению связаны с кольчатыми червями. В процессе филогенеза возникают конечности на каждом сегменте, обособливается головной отдел, конечности головы специализируются на выполнении функций ротового аппарата и превращаются в таковой.

Сегментация первоначально гомономная, в последующем у большинства представителей модифицируется в гетерономную. Покровы: склеротизация покровов, образование внешнего скелета из тонкой кутикулы червей. Обра-

зование членистой конечности. Мышцы: распад кожно-мускульного мешка на отдельные мышцы. Появление смешанной полости тела (миксоцеля), обособление сердца, развитие сложных глаз. Наиболее примитивные формы встречаются в подтипах трилобитообразных и ракообразных. Мандибулятные по ряду признаков схожи с ракообразными, которых производят от трилобит. Хелицеровые по своему происхождению связаны с трилобитами. Существуют и другие гипотезы филогении членистоногих: все подтипы типа произошли от разных предков первичных членистоногих.

Темы для самостоятельного изучения

1. Характерные особенности строения трилобитообразных.

Контрольные вопросы

1. Общая характеристика подтипа Хелицеровых. Классификация.

2. Особенности внешнего строения мечехвостов.

3. Внутреннее строение мечехвостов.

4. Внешнее строение скорпионов, пауков, клещей, сольпуг, сенокосцев, псевдоскорпионов, жгутоногих (сегментация тела, видоизмененные конечности и их функции).

5. Покровы тела паукообразных.

6. Жировое тело и его функции.

7. Строение пищеварительной системы паукообразных. Арахноидный тип питания. Пищеварительные железы и их функции. Особенности строения пищеварительной системы клещей, пауков.

8. Строение выделительной системы паукообразных. Коксальные железы.

9. Строение дыхательной системы паукообразных.
Происхождение органов дыхания.
10. Строение кровеносной системы и ее модификации у разных представителей.
11. Разнообразие в строении нервной системы паукообразных.
12. Органы чувств паукообразных и их строение.
13. Адаптивные признаки во внешнем и внутреннем строении паукообразных к среде обитания.
14. Строение половой системы паукообразных.
15. Способы оплодотворения.
16. Типы яиц и типы дробления яиц.
17. Развитие паукообразных.
18. Метаморфоз клещей.
19. Типы жизненных циклов паукообразных.
20. Классификация паукообразных
21. Значение паукообразных в жизни природы и человека.
22. Филогения членистоногих: предковое животное и особенности его строения.

ЛЕКЦИЯ 18. СТРОЕНИЕ ОНИХОФОР И МОЛЛЮСКОВ. ПРИЗНАКИ И КЛАССИФИКАЦИЯ

18.1. Внешнее и внутреннее строение *Onychophora*

К онихофорам относится около 160 внешне очень сходных между собой рецентных (т.е. современных, ныне существующих) видов. Хотя эта группа маленькая, она очень важна в плане филогенетики и зоогеографии.

Как эволюционно древние формы они занимают ключевое положение между аннелидами и *Euarthropoda* (*настоящие членистоногие*). Часто онихофоры противопоставляются эуартроподам в качестве Protarthropoda или Pararthropoda. Организация этих организмов характеризуется мозаичным распределением признаков аннелид и членистоногих, но вместе с тем отмечена высокой степенью своеобразия.

Подобно другим сухопутным членистоногим, онихофоры характеризуются прямым развитием с периодическими линьками. Похожие на онихофор ископаемые останки известны из нижнего кембрия, преимущественно из морских отложений; в отличие от них, рецентные онихофоры — все без исключения наземные.

Поскольку они плохо защищены от испарения (отверстия их трахей не закрываются, а кутикула не имеет воскового слоя), онихофоры приурочены к биотопам с высокой влажностью (около 95%) и постоянной (обычно 18°C) температурой.

Эти животные распространены в тропической, субтропической и умеренной зонах, преимущественно, Южного полушария. Они активны в ночное время и прячутся во влажной и мягкой почве, внутри трухлявых стволов деревьев и под ними, под плоскими камнями, в листовом опаде, мхе или в грунте береговых откосов.

Характерными особенностями строения является нижеследующее.

1) Гомономно расчленённое червеобразное тело, сильно выпуклое со спинной стороны и уплощённое вентрально. Голова чётко не выделяется. На ней расположены одна пара мелких глаз и три пары видоизменённых придатков: (1) антенны, (2) ротовые крючья или челюсти («мандибулы») в качестве единственной части ротового аппарата и (3) боковые оральные папиллы, на которых открываются протоки мощных защитных (слизевых) желёз, тянущихся почти вдоль всего тела.

2) Поверхность тела кольчатая; однако истинная сегментация прослеживается снаружи только по расположению конечностей. Анус терминальный, половое отверстие находится перед анусом. Мягкая, бархатистая, способная растягиваться кутикула онихофор (отсюда английское название — «вельветовые черви») в течение всей жизни сменяется раз в две-три недели.

3) Вся поверхность тела онихофор густо усажена папиллами, которые покрыты чешуйками и различаются окраской, формой и размерами. Большинство этих папилл снабжены чувствительными щетинками и служат механо- или хеморецепторами.

4) Мускулатура не разделена посегментно, в отличие от типичного (исходного) состояния у аннелид. Она состоит из внешнего слоя кольцевых мышц и расположенных под ними косых и сильных продольных мышц.

5) Полость тела — миксоцель (гемоцель), которая закладывается у эмбриона как вторичная полость тела (целом), но в процессе дальнейшего развития она преобразуется или резорбируется и объединяется с первичной полостью тела. Остатки целома сохраняются в виде мешочков нефридиев и слюнных желёз, а также полости гонад.

б) Нервная система состоит из большого парного надглоточного ганглия над пищеводом, и брюшной нервной цепочки. Мозг (надглоточный ганглий) состоит из трёх отделов: прото-, дейто- и тритоцеребрума.

7) Два пузыревидных глаза с линзой (диаметром 0,2-0,3 мм) расположены дорсально у основания антенн. Они иннервируются архицеребрумом (старый мозжечок). В онтогенезе глаза возникают из эктодермы. Глаза онихофор служат, главным образом, для восприятия направления и интенсивности освещения, поскольку, будучи ночными животными, онихофоры избегают дневного света.

8) Пищеварительная система просто устроена. Кишка, свободно расположенная в миксоцеле, протянута вдоль всего тела. Вентральный рот ведёт в мускулистую глотку, выстланную хитином. Далее следует пищевод, энтодермальная средняя кишка (где происходит пищеварение и всасывание) и эктодермальная задняя кишка.

9) Органы дыхания – трахеи. У онихофор воздушно-сосудистая система, т.е. внутренние органы прямо снабжаются кислородом с помощью многочисленных трахей. Соответственно, кровеносная система может иметь простое строение. Артерии и вены отсутствуют, за исключением одного крупного сосуда, снабжающего кровью антенны. Гемолимфа («кровь») перетекает прямо в полости тела. Сердце — почти такая же длинная, как тело, мускульная трубка, подвешенная дорсально под стенкой тела и вентрально связанная мышечными волокнами с перикардальной септой.

10) Органы выделения – нефридии. Это пара сегментарных органов, они снабжены целомическими мешочками. В качестве дополнительных органов выделения служат нефроциты, расположенные в различных местах полости тела, например в области сердца.

11) Онихофоры раздельнополые. Самки крупнее, шире и тяжелее, чем самцы того же вида; часто у самок больше ходильных ног. Гонады формируются путём слияния парных дорсальных участков целома нескольких сегментов в единый мешок. Женские половые пути состоят из первоначально парных яичников, которые могут срастаться целиком или частично. В Австралии недавно было найдено много новых видов онихофор, самцы которых имеют своеобразные органы на голове. Это либо поля папилл и выпячивающиеся головные ямки, либо сложные органы, где из головной борозды выворачиваются наружу крючья или иглы. По первым наблюдениям, эти головные органы служат для хранения сперматозоидов.

Различают два таксона онихофор: *Peripatidae* и *Peripatopsidae*. У *Peripatidae* — окраска обычно коричневая или красноватая; они распространены в Центральной и Южной Америке, Западной Африке, Малайзии, Ассам, Борнео. Большинство видов населяют Неотропическую область. *Peripatus juliformis*, длина около 10 см.

Peripatopsidae — окраска яркая, с голубыми, жёлтыми, красными и чёрными компонентами, часто со сложным узором. Они распространены исключительно в южном полушарии (в пределах древней Гондваны): Чили, Южная Африка, Австралия, Тасмания, Новая Зеландия и Новая Гвинея. *Peripatopsis moseleyi*, длина около 5 см. — *Paraperipatus amboinensis*, около 5 см. — *Peripatoides novaezealandiae* около 6 см.

По современной классификации (под ред. В. Вейстхайд, Р.Ригер, 2008) *Arthropoda* включает 2 группы: 1) Онихофоры (*Onychophora*) и Тихоходки (*Tardigrada*) и 2) Настоящие членистоногие (*Euarthropoda*).

По классификации (Система современных таксонов многоклеточных по В. В. Малахову, 2003) близкие к артро-

подам типы (*Onychophora*, *Tardigrada*) включены в подраздел Ecdysozoa.

Тип Онихофора включает один класс: Первичнотрахеальные (*Protracheata*).

18.2. Общая характеристика типа *Mollusca*

Мягкотелые, или моллюски — одна из наиболее богатых по числу видов и разнообразию форм группа первичноморских животных, известная уже с докембрия. В состав моллюсков входит около 50 тыс. современных видов (всего 130 тыс.), где большинство составляют брюхоногие (улитки) и двустворчатые (ракушки). Наиболее высокоорганизованными и физиологически совершенными являются головоногие моллюски. Другие группы моллюсков относительно невелики, однако их строение весьма оригинально. Среди моллюсков есть гиганты: у кальмаров рода *Architeuthis* туловище достигает 6,6 м в длину, а щупальца вытягиваются на 18 м — это самые большие из современных беспозвоночных животных. Однако большинство видов малы по величине. Самые мелкие виды моллюсков с длиной тела менее 1 мм относятся к *Aplacophora*.

Моллюски населяют самые различные местообитания и отсутствуют только на постоянных льдах горных вершин и полярных областей. Большинство видов моллюсков обитают в море, а несколько групп вообще исключительно морские (*Aplacophora*, *Polyplacophora*, *Monoplacophora*, *Scaphopoda*, *Cephalopoda*). Двустворчатые моллюски живут не только в море, но и в пресных водоёмах, а некоторые даже во влажной почве (несколько видов *Pisidium*). Гастроподы успешно завоевали сушу, некоторые лёгочные улитки могут существовать даже в пустынях.

Характерные особенности типа:

- Моллюски билатерально-симметричные животные, за исключением брюхоногих моллюсков, у которых более или менее резко выражена асимметрия.

- Тело не имеет метамерного строения и разделяется на три отдела: голову (отсутствует у двустворчатых моллюсков), туловище (у многих в виде внутренностного мешка) и ногу.

- Большинство моллюсков имеет раковину. Форма раковины изменчивая. Она обычно состоит из трех слоев: наружного – периостракума (конхиолиновый), среднего – остракума (фарфоровидный) и внутреннего – гипостракума (перламутровый). Два внутренних слоя построены из карбоната кальция, который откладывается поверх органического матрикса. Раковина – продукт выделения мантии.

- Мантия (паллиум) – спинная складка покровов. Эпидермис мантии секретирует слизь, белок, соли кальция.

- Между мантией и телом находится мантийная полость. Органы, расположенные в мантийной полости (жабры, органы химического чувства осфрадии) или открывающиеся в нее (отверстия почек, задней кишки, полового аппарата), составляют мантийный комплекс органов.

- Тело покрыто однослойным эпителием со слизистыми и белковыми железами. Мускульный мешок отсутствует, развита специализированная мускулатура.

- Моллюски – вторичнополостные животные, с неметамерным остаточным целомом. Целом представлен окологерцечной сумкой (перикардием) и полостью гонад. Все промежутки между органами заполнены паренхимой.

- Пищеварительная система состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишки. Для большинства моллюсков характерно присутствие в глотке языка с теркой (радулой). Радула служит для захвата и перетирания пищи. Пищеварительными железами являются слюнные железы и печень. Слюнные (одна или несколько пар) открываются в

глотку, они секретируют слизь, которая обволакивает пищу, некоторые секретируют ядовитые вещества. Протоки печени открываются в желудок, функции разнообразные.

- Органы выделения – почки. Это целомодукты мезодермального происхождения. Воронки почек открываются в перикардиальную полость, выделительное отверстие – в мантийную полость.

- Органы дыхания – жабры, или ктенидии. Ктенидии состоят из осевой пластинки и лепестков. Жаберные лепестки покрыты мерцательным эпителием. У большинства моллюсков имеется одна пара ктенидиев, реже две пары или больше. Органом дыхания сухопутных моллюсков является легкое. Кожное дыхание характерно для большинства моллюсков.

- Кровеносная система моллюсков незамкнутая. Кровь течет не только по сосудам, но и лакунам и синусам, расположенным между органами. Имеется сердце, состоящее чаще из одного желудочка и двух предсердий.

- Нервная система примитивных моллюсков лестничного типа, представлена окологлоточным нервным кольцом и продольными стволами, связанными комиссурами. Ганглии слабо дифференцированы или отсутствуют. У высших форм нервная система разбросанно-узлового типа. Ганглии обособлены, расположены в разных частях тела моллюска, соединены между собой коннективами. У некоторых моллюсков происходит концентрация ганглиев.

- Органы чувств разнообразные: глаза, осфрадии, обонятельные ямочки,статоцисты, сенсорные клетки и др.

- Моллюски размножаются только половым путем. Большинство из них – раздельнополые животные, но много и гермафродитов.

- Типы дробления яиц: спиральное, полное равномерное или полное неравномерное, дискоидальное.

- Развитие прямое или с метаморфозом. Имеются одна или две личинки.

18.3. Классификация моллюсков

Тип моллюсков (*Mollusca*) подразделяется на два подтипа: подтип боконервные (*Amphineura*=*Aculifera*) и подтип раковинные (*Conchifera*).

Подтип боконервные моллюски. Наиболее примитивная группа моллюсков. Характерные признаки:

- 1) цельная раковина отсутствует. Раковина представлена пластинками или шиповатой кутикулой с известковыми спикулами на дорзальной стороне тела.
- 2) отсутствуют глаза, щупальца истатоцисты;
- 3) внутренностный мешок не развит;
- 4) челюсти отсутствуют;
- 5) нервная система лестничного типа;
- 6) личинка – трохофора.

Подтип *Aculifera* включает надклассы: *Polyplacophora* – панцирные (по современной классификации 2000 года) (класс *Loricata* – хитоны) и *Aplacophora* – беспанцирные (классы *Solenogastres* – бороздчатобрюхие, *Caudofoveata* – ямкохвостые).

Подтип раковинные моллюски. Широко распространенная группа моллюсков, населяют разнообразные среды. Наиболее характерные признаки:

- 1) раковина цельная, двустворчатая, отсутствует у некоторых представителей;
- 2) покровы без кутикулы;
- 3) внутренностный мешок часто хорошо развит;
- 4) голова у большинства представителей обособлена;
- 5) на голове располагаются глаза, щупальца. Имеютсястатоцисты;
- 6) челюсти имеются;

7) нервная система обычно разбросанно-узлового типа;

8) развитие прямое и с метаморфозом. Личинок две – трохофора и парусник (велигер), либо одна (велигер).

К подтипу относятся моллюски 5 классов: моноплакофоры (*Monoplacophora*), брюхоногие моллюски (*Gastropoda*), лопатоногие моллюски (*Scaphopoda*), двустворчатые (*Bivalvia*), головоногие моллюски (*Cephalopoda*).

Класс брюхоногих моллюсков подразделяется на подклассы: переднежаберных (*Prosobranchia*), заднежаберных (*Opisthobranchia*) и легочных (*Pulmonata*). Подкласс легочные включает два надотряда: стебельчатоглазые (*Stylломatophora*) и сидячеглазые (*Basommatophora*).

Класс двустворчатых моллюсков (*Lamellibranchia*=*Bivalvia*) подразделяют на два подкласса: первичножаберные (*Protobranchia*), жаберные (*Metabranchia*). К жаберным двустворчатым моллюскам относятся отряды: нитежаберные (*Fillibranchia*), настоящие пластинчатожаберные (*Eulamellibranchia*), перегородчатожаберные (*Septibranchia*).

Класс головоногих подразделяют на два подкласса: *Tetrabranchia* (= *Nautiloidea*) и *Dibranchia* (= *Coleoidea*), в состав которого входят отряды: десятиногие (*Decapoda*) – это каракатицы (*Sepioidea*), кальмары (*Teuthoidea*) и осьминогие (*Octopoda*), вампироморфы (*Vampyromorpha*).

18.4. Внешнее строение (*Amphineura*, *Conchifera*)

Представители подтипа боконервные - *Amphineura* исключительно морские животные, в основном живут на твёрдых каменистых и скалистых грунтах мелководий. Однако некоторые виды обитают на больших глубинах, до 4 тыс. м. Из примерно 900 современных видов наибольшее разнообразие обнаруживается в районе Австралии. В течение дня животные спокойно сидят на одном месте, а в су-

мерках становятся активными. Ползание осуществляется посредством пробегающих спереди назад волн мышечных сокращений по широкой подошве ноги и облегчается выделением слизи. Живут главным образом в полосе прибоя.

Тело билатерально-симметричное овальное уплощенное в дорзо-вентральном направлении, тело покрыто раковиной из восьми подвижно соединенных известковых пластинок. Пластинки черепицеобразно налегают друг на друга. Вследствие такого расположения пластинок хитоны могут сворачиваться на брюшную сторону, что важно при обитании в зоне прибоя. Раковина в пределах класса подвергается частичной редукции: уменьшается в размерах или обрастает покровами.

Тело состоит из трех отделов. Голова слабо обособлена от туловища, покрыта раковиной, лишена глаз, щупалец. Большую часть брюшной поверхности тела занимает нога. Мантия покрывает все тело. Между мантией и ногой располагается мантийная борозда, в которой находятся многочисленные (от 6 до 88 пар) жабры. Последняя, самая длинная пара жабр, считается настоящей.

На спинной стороне тела располагаются эстеты (микрoэстеты и мегалоэстеты) – органы осязания. У некоторых представителей эстеты модифицируются в глазки.

Внешнее строение *Conchifera* (рис.23):

1) Брюхоногих моллюсков. Обитатели морей, пресных водоемов, суши. Форма тела разнообразная, во многих случаях животные асимметричные. Тело подразделяется на три отдела. Голова обособлена, на ней расположены 1–2 пары щупалец и глаза.

Нога часто имеет широкую подошву. В зависимости от образа жизни форма ноги изменяется. Туловище в виде большого внутренностного мешка, у низших брюхоногих моллюсков неясно отграничено от ноги. Для многих брю-

хоногих характерен анопедиальный изгиб внутренностного мешка.

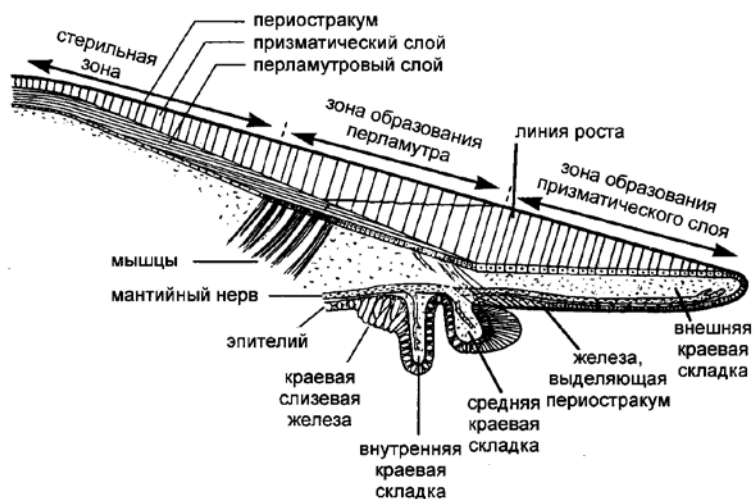


Рис.23. Conchifera. Край мантии и раковины с типичным расположением слоёв (*Neopilina galatheaе*). По Lemche и Wingstrand (1959), из Götting (1974).

Раковина развита, во всех подклассах брюхоногих нередко наблюдается редукция раковины, доходящая у некоторых животных до полной атрофии. Раковина двух- или трехслойная.

В раковине выделяют: вершину, завиток и устье. Обороты спирали располагаются в разных плоскостях (турбоспираль) или одной – плакоспираль. Различают раковины правозакрученные (дексиотропные) и левозакрученные (лейотропные).

Ось спирали представлена либо плотным столбиком – колонкой (колумеллой) или полым столбиком с отверстием – пупком. Если последний оборот раковины прикрывает предыдущие – раковина инволютная, если обороты спира-

ли открытые – эволютная. Развита мантийная полость (рис.24).

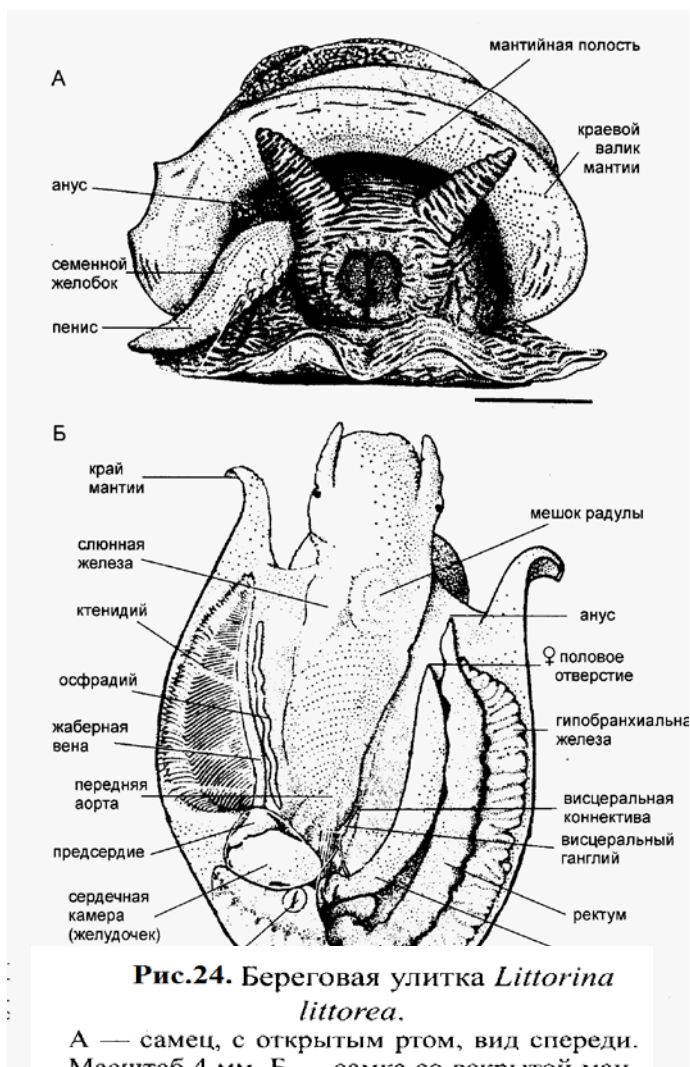


Рис.24. Береговая улитка *Littorina littorea*.

А — самец, с открытым ртом, вид спереди. Масштаб 4 мм. Б — самка со вскрытой мантийной полостью, вид со спинной стороны. Масштаб 3 мм. По Fretter и Graham (1962), с изменениями.

Внешнее строение двустворчатых моллюсков (*Lamellibranchia*) - исключительно водные обитатели. Тело состоит из двух отделов, голова редуцирована, у неподвижных форм редуцирована и нога.

Тело прикрыто мантией. Мантия обычно охватывает все тело, снизу складки срастаются или свободные. С внешней средой тело связано отверстиями для ноги и двумя сифонами: вводным и выводным. Для втягивания ноги животное использует мышцы ретракторы (их два), для выталкивания – протрактор. Раковина состоит из двух симметричных или асимметричных створок, у немногих редуцирована.

Раковина чаще трехслойная. Толщина створок зависит от местообитания животных. Створки соединяются с помощью лигамента, зубов (таксодонтные и гетеродонтные зубы) и аддукторов – 1–2 мышц-замыкателей. У многих двустворчатых моллюсков имеется биссусовая железа, она располагается на ноге. Секрет железы позволяет животному прикрепиться к субстрату.

Внешнее строение головоногих моллюсков (*Cephalopoda*) – эти животные морские хищники. Тело головоногих моллюсков подразделяется на три отдела. На голове расположены глаза, у двужаберных головоногих моллюсков обонятельные ямочки и щупальца. Нога модифицирована в воронку и щупальца. Щупалец у наутилусов множество, они гладкие, у высших головоногих щупалец 8 или 10 с присосками на внутренней поверхности. У десятиногих моллюсков два щупальца ловчие. У самцов осьминогов и аргонавтов одно щупальце видоизменено в половое щупальце (*гектокотиль*).

Воронка (несросшаяся у четырехжаберных моллюсков и сросшаяся у двужаберных моллюсков) обеспечивает реактивное движение животного, через нее из мантийной полости выталкивается вода. Воронка подвижная. На внут-

ренной поверхности мантии имеются запонки, в основании воронки – запонковые ямки. С помощью запонок мантия «пристегивается» к туловищу (рис.25).

Эволюция головоногих моллюсков связана с редукцией раковины. Раковина развита у наutilusид, она спирально закрученная, многокамерная, заполнена газом. Животное помещается в последней камере. Раковина каракатиц в виде известковой пластинки, кальмаров – роговой пластинки (гладиус), у осьминогов отсутствует. Имеется спирально закрученная раковина у самок аргонавтов, но она является производным не мантии, а эпителия лопастей щупалец. В покровах располагаются пигментные клетки, с которыми связаны мускулы дилататоры, они окружают хроматофор.

Контрольные вопросы

1. Среды обитания, видовое разнообразие и классификация моллюсков.
2. Общая характеристика типа моллюсков.
3. Особенности внешнего строения боконервных моллюсков.
4. Внешнее строение брюхоногих моллюсков (отделы тела, строение раковины и типы раковин, модификации в строении ноги, обусловленные образом жизни).
5. Внешнее строение двустворчатых моллюсков (раковина и особенности ее строения у моллюсков, ведущих прикрепленный, свободноподвижный и паразитический образ жизни, мышцы ноги и их функции, способы крепления створок раковины).
6. Внешнее строение головоногих моллюсков (отделы тела, преобразование ноги, раковина наutilusов и высших головоногих моллюсков).
7. Строение покровов боконервных моллюсков.
8. Строение покровов раковинных моллюсков.

ЛЕКЦИЯ 19. ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ

19.1. Внутреннее строение (*Amphineura, Conchifera*)

Покровный эпителий хитонов представлен тремя типами клеток: обыкновенным цилиндрическим, или кубическим, эпителием, эпителием, образующим папиллы, и эпителием, представленным пакетами.

Первый тип эпителия покрывает подошву ноги и мантийную полость, жабры и спинную поверхность тела. Два остальных приурочены к краевой зоне мантии. Среди обычных эпителиальных клеток имеются слизистые. На жаберных лепестках эпителий частично ресничный. Папиллярный эпителий имеет мощную кутикулу и способен образовывать шипы. Эпителий краевой зоны мантии не образует сплошного слоя, представлен пакетами клеток, между которыми располагается соединительная ткань. Пакеты одеты мембраной, состоят из высоких клеток, между ними располагаются железистые клетки.

Эпителий ноги, внутренней поверхности мантии двусторчатых моллюсков состоит из цилиндрических клеток, снабженных ресничками. Жаберный эпителий имеет ресничный покров, на внешних краях жаберных нитей клетки сжатые и высокие. Слизистые железы одноклеточные, встречаются одиночно и группами. В состав мантийного эпителия входят клетки без ресничек – они формируют раковину.

Покровный эпителий брюхоногих моллюсков однослойный, клетки кубические или чаще цилиндрические. В состав эпителия входят железистые клетки. Различают три типа желез: белковые, слизистые, пигментные.

Покровы головоногих моллюсков состоят из цилиндрического эпителия. Присутствуют пигментные клетки,

их два сорта: более крупные – хроматофоры, под ними мелкие – иридоциты.

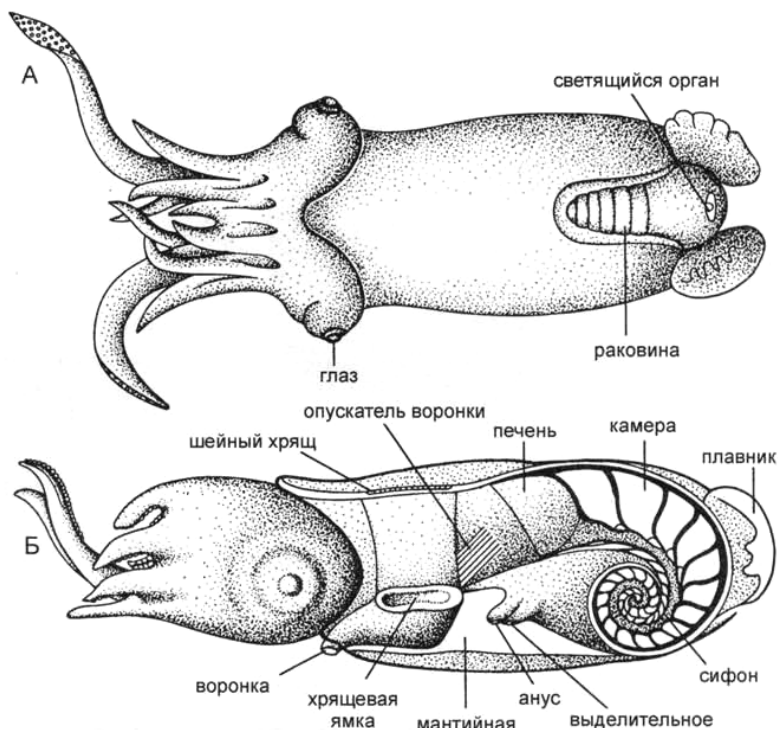


Рис.25. *Spirula spirula* (Decabrachia), «почтовый рожек».

А — самка, около 5 см длиной, вид сверху. Б — схема организации. Держится стаями в мезопелагиали тропической Атлантики и Индопацифики; вероятная продолжительность жизни 1–1,5 года. А — по Chun (1915) из Нессиса (1987); Б — скомбинировано по разным авторам, из Götting (1974), с изменениями.

Хроматофоры заполнены пигментом, к каждому прикрепляются мускулы дилататоры. При сокращении мускульных клеток хроматофоры растягиваются. Иридоциты – уплощенные овальные клетки, в которых расположены блестящие тельца. Иридоциты отражают свет. У головоногих моллюсков имеется хрящ, по своему строению он похож на хрящ позвоночных животных.

Мускульный мешок отсутствует. Развита специализированная мускулатура. Например, с глоткой хитонов связаны следующие мышцы: ретракторы радулы; мускулы, разводящие задние концы радулярных хрящей; система мускульных тяжей, охватывающих снизу и с боков радулярные хрящи; протракторы глотки; передние перекрещивающиеся мышцы глотки.

Пищеварительная система состоит из трех отделов. Ее строение варьируется у разных представителей. Строение пищеварительной системы у хитонов указывает на растительность.

Пищеварительная система состоит из ротовой полости, глотки с мощной радулой, двух слюнных и двух сахарных желез, пищевода, мешковидного желудка (начало средней кишки), двухлопастной печени (протоки впадают в желудок), очень длинной тонкой кишки, переходящей в прямую, открывающуюся анальным отверстием. Сахарные железы способствуют превращению крахмала в сахар. Питаются хитоны водорослями, соскребая их радулой.

Брюхоногие моллюски питаются растительной пищей (фитофаги), животной пищей (зоофаги) или разлагающимися растительными остатками, утратившими структуру (детритофаги). Приспособления к хищничеству:

- у некоторых хищных форм подкласса переднежаберных передний конец головы превращается в мускулистый хоботок, который может выбрасываться при захвате пищи;

- у конусов некоторые зубы радулы имеют форму стилетов или гарпунов, выступают из ротового отверстия. Моллюски вводят в тело жертвы яд;

- слюна отдельных представителей содержит серную кислоту, с помощью которой моллюски растворяют раковины двусторчатых моллюсков, покровы иглокожих.

В ротовой полости на границе с глоткой располагаются челюсти, они роговые, иногда содержат отложения извести. Число и расположение варьируется. Ротовая полость переходит в глотку, глотка содержит язык. В глотку открываются протоки слюнных желез. Глотка переходит в пищевод (с пищеводом связаны железы слюнные, ядовитые и др.), за которым у некоторых брюхоногих моллюсков следует зоб (место накопления пищи). Далее следует желудок, в который впадают протоки печени (у асимметричных моллюсков железа непарная). Функции печени:

- выделение секрета, расщепляющего углеводы;
- запасание питательных веществ, место отложения жира и гликогена;
- всасывание продуктов пищи
- у низших брюхоногих пища в желудке сортируется (более мелкие частицы направляются в печеночные дольки) и переваривается внутриклеточно.

В желудке некоторых низших брюхоногих моллюсков имеется хрустальный столбик, его ферменты способствуют перевариванию углеводов пищи. За желудком следует тонкая кишка и далее задняя. Длина тонкой кишки зависит от типа потребляемой пищи. Пища в тонкой кишке не всасывается. Функция кишечника – формирование фекальных комков. Анальное отверстие располагается над головой.

Двусторчатые моллюски (рис.26) – фильтраторы. В связи с редукцией головы исчезают: глотка, слюнные

железы, язык, челюсти. По бокам рта располагаются лопасти.

Рот ведет в пищевод, переходящий в желудок. В желудок открываются протоки печени, с желудком связан кристаллический стебелек. От желудка отходит тонкая кишка, образующая несколько петель в ноге и переходящая в прямую кишку, которая открывается анальным отверстием. Фекалии выводятся через выводной сифон. Функции печени: всасывание и внутриклеточное переваривание пищевых частиц. Передвижение пищи: вода с пищевыми частицами (детрит, планктонные организмы, бактерии) попадает в мантийную полость через вводной сифон, обволакивается слизью, образуются комочки. Передвижение пищи обеспечивают эпителий жабр, внутренней поверхности мантии, лопастей. Хеморецепторы и механорецепторы лопастей определяют съедобность пищи.

Головоногие моллюски – хищники. Пищеварительная система по строению близка к пищеварительной системе брюхоногих моллюсков. Секрет слюнных желез расщепляет полисахариды и белки. Выделения задней пары желез ядовитые. У некоторых представителей (осьминоги) имеется зоб.

У головоногих моллюсков отличительными особенностями по сравнению с брюхоногими моллюсками является то, что радула в захвате и измельчении пищи играет второстепенную роль, главное значение имеют челюсти; пищевод у них длинный, у высших головоногих проходит через мозг; желудок имеет слепой придаток; на протоках печени у большинства располагаются железистые придатки – поджелудочная железа; в заднюю кишку открывается проток чернильной железы (отсутствует у наутилид).

Выделительная система представлена парными органами – почками. Они мезодермального происхождения,

соответствуют целомодукам, связаны с перикардием, другим отверстием открываются в мантийную полость.

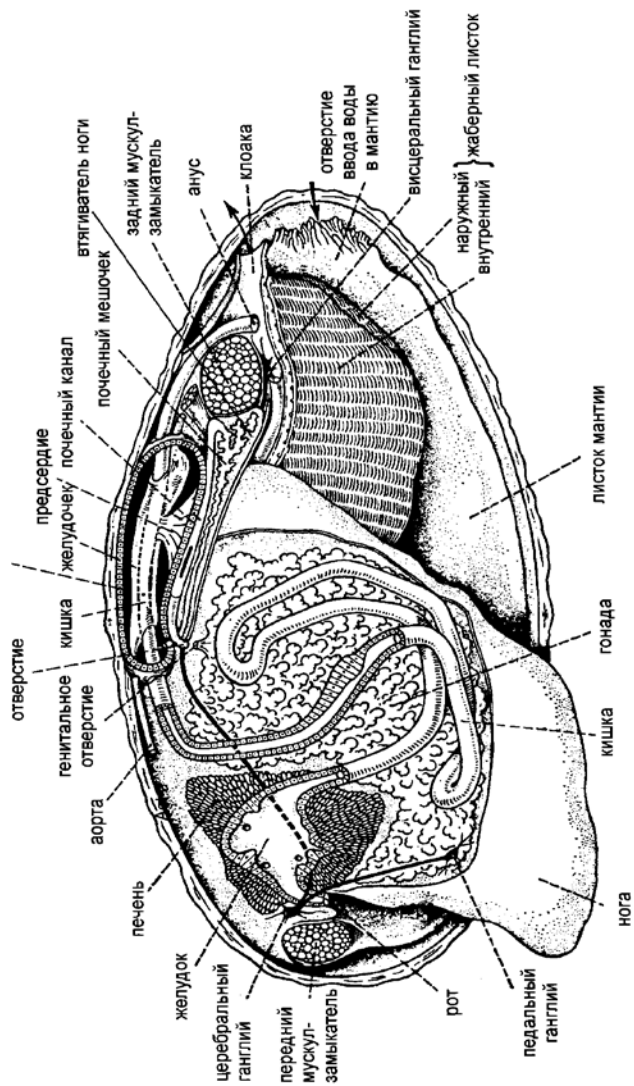


Рис.26. *Bivalvia*. Схема внутренней организации (*Amofovia sugnea*).
 Левая створка и левый листок мантии удалены; мягкое тело разрезано медианно. По Kalkenthal, Mathes и Renner (1967), с изменениями.

Количество почек: 1 – у асимметричных брюхоногих моллюсков; 2 – у двустворчатых, хитонов, симметричных брюхоногих и двужаберных головоногих моллюсков; 4 – у четырехжаберных (наутилуса) моллюсков и 6 – у моноплакофор. Почки двустворчатых моллюсков называют *боянусовыми органами*.

Кроме почек, выделительную функцию у двустворчатых и головоногих моллюсков выполняют перикардialные железы (участок передней стенки перикардия) или *кеберовы органы* (обособившиеся от перикардия образования). Продукты выделения этих желез поступают в перикардий, а оттуда через почки выводятся наружу.

Дыхательная система. Органами дыхания большинства моллюсков являются ктенидии – *настоящие жабры*. Жабра имеет двоякоперистое строение и состоит из осевого стержня, от которого с обеих сторон отходит по ряду жаберных лепестков. Поверхность ктенидия одета мерцательным эпителием. Внутри осевого стержня проходят жаберные сосуды: приносящий и выносящий. Количество жабр у моллюсков варьируется. Наиболее разнообразен жаберный аппарат в пределах класса двустворчатых моллюсков: у первичножаберных имеются ктенидии, у жаберных жабры нитевидные или пластинчатые (у отряда перегородчатожаберных жабры редуцированы, дыхательную функцию выполняет верхняя часть мантийной полости).

Стенки этой полости имеют густую сеть кровеносных сосудов. У наземных легочных брюхоногих моллюсков органом дыхания является легкое – обособившийся участок мантийной полости, открывается наружу самостоятельным отверстием. В легочной полости развиты многочисленные кровеносные сосуды. У водных брюхоногих имеются вторичные или адаптивные жабры – выросты покровов. Большое значение у водных моллюсков играет кожное дыхание.

Кровеносная система большинства моллюсков незамкнутая, у двужаберных головоногих – почти замкнутая. Кровь циркулирует по сосудам и лакунам.

Скорость движения крови обеспечивается работой сердца. Оно у большинства моллюсков состоит из непарного желудочка (за исключением моноплакофор, примитивных двустворчатых) и пары предсердий (в сердце четырехжаберных моллюсков и моноплакофор четыре предсердия, асимметричных брюхоногих – одно). От желудочка начинается 1 либо 2 аорты, от которых отходят артерии. Из артерий кровь поступает в систему лакун (промежутки между тканями и органами), из лакун собирается в приносящие жаберные сосуды, обогащается кислородом в капиллярной системе жабр, поступает в выносящие сосуды. Жаберные вены открываются в предсердия.

Кальмары, каракатицы, осьминоги, аргонавты имеют хорошо развитую систему капилляров во всем теле, и лишь небольшие лакуны в отдельных участках. Вены щупалец в голове собираются в кольцевую вену, от которой отходит головная вена, она делится на полые вены (приносящие жаберные сосуды). В основании жабр располагаются венозные сердца – мускулистые расширения полых вен. По краю мантии легочных моллюсков проходит круговой легочный синус, в него поступает кровь из тела. Часть крови всех моллюсков, минуя жабры, проходит через почки и, освободившись от продуктов обмена, вливается в выносящие жаберные сосуды.

Нервная система. Строение системы в пределах типа варьируется. А именно, нервная система хитонов примитивная. Она состоит из окологлоточного нервного кольца, двух pedalных и двух плевровисцеральных нервных стволов. Нервные стволы соединены друг с другом поперечными тяжами. Таким образом, нервная система хитонов имеет вид двойной лестницы. Обособленные ганглии на ст-

волах отсутствуют. Подобное строение нервной системы характерно моноплакофорам.

Органами чувств хитонов являются рудиментарные осфрадии, эстеты, эпибрахиальные валики, у некоторых видов глазки, представляющие собой видоизмененные эстеты.

Нервная система брюхоногих моллюсков – *разбросанно-узлового типа*. Она представлена ганглиями, которые соединены комиссурами и коннективами.

Выделяют следующие пары нервных ганглиев: буккальные (иннервируют глотку, пищевод, желудок), церебральные (иннервируют щупальца, глаза, статоцисты), pedalные (иннервируют ногу), плевроальные (иннервируют мантию), париетальные (иннервируют жабры, осфрадии) и висцеральные (иннервируют внутренние органы). В связи с появлением асимметрии у брюхоногих моллюсков выявляются различия в строении системы.

Выделяют три типа: орто- (эути-) невральная система (легочные, часть заднежаберных моллюсков), хиастоневральная система (переднежаберные моллюски), эпиневральная система (большинство заднежаберных моллюсков).

У высших брюхоногих моллюсков коннективы укорачиваются, образуется общая ганглиозная масса вокруг глотки. Органы чувств: осязательные клетки, щупальца (органы вкуса, обоняния), статоцисты, осфрадии, глаза (типовая ямка, бокал, пузырь).

Нервная система двусторчатых моллюсков состоит из трех пар ганглиев: цереброплевроальные, pedalные и висцеропариетальные ганглии. Органы чувств осфрадии, статоцисты, органы осязания (лопасти, щупальцевидные придатки), инвертированные глаза.

Нервная система двужаберных головоногих моллюсков достигает высокой сложности строения. Ганглии обра-

зуют общую окологлоточную нервную массу, педальный ганглий подразделяется на ганглий щупалец и ганглий воронки. От заднего отдела массы отходят два мантийных нерва, на внутренней поверхности мантии два звездчатых ганглия. У четырехжаберных моллюсков три нервные дуги усеяны ганглиозными клетками и соединяются по бокам пищевода.

Органы чувств головоногих моллюсков: глаза (пузырь или ямка),статоцисты, осфрадии или обонятельные ямки. Голова и щупальца десятиногих имеют эпидермальные линии волосковых клеток, воспринимающих слабые токи и волновые колебания воды (аналог боковой линии).

19.2. Размножение и развитие моллюсков

Среди моллюсков встречаются раздельнополые и гермафродиты. Половой диморфизм выражен у немногих представителей. Строение системы и развитие рассмотрим на примере боконервных моллюсков, брюхоногих, двустворчатых и головоногих моллюсков.

Хитоны раздельнополые, их половые железы парные, но у большинства видов сливаются в одну железу – яичник или семенник. Половые протоки парные, открываются в мантийную борозду. Оплодотворение происходит в воде. Развитие с метаморфозом. Из яйца выходит трохофорная личинка. В отличие от трохофоры полихет личинка хитона имеет зачаток ноги, раковинную железу, зачаток раковины и пару глазков, расположенных по бокам тела.

Личинка сначала ведет плавающий образ жизни, по мере развития органов, характерных взрослым моллюском, личиночные признаки исчезают, молодое животное опускается на дно.

Брюхоногие моллюски - переднежаберные моллюски раздельнополые, легочные и заднежаберные – гермафродиты. Половая железа непарная.

Протоки переднежаберных моллюсков: у самцов – семяпровод, у самок – яйцевод (может присутствовать матка и семяприемник). Половые протоки у низших форм отсутствуют, железа открывается в почку. Оплодотворение внутреннее (у самцов имеется совокупительный орган).

Половые протоки легочных и заднежаберных моллюсков намного сложнее. От гермафродитной железы отходит гермафродитный проток. Общий проток расширяется, образуя яйцесемяпровод, где более широкий желоб выполняет функцию яйцевода, а узкий – семяпровода. В начальный отдел этого протока впадает белковая железа, которая выделяет слизь, покрывающую яйца. Далее общий проток разделяется на два самостоятельных канала: яйцевод и семяпровод. Яйцевод расширяется и образует матку, в нее впадают протоки пальцевидных желез (секрет образует скорлупу яиц), и далее влагалище (с ним связан семяприемник и мешок «любовных стрел»). Влагалище открывается в половую клоаку. Семяпровод переходит в семяизвергательный канал, расположенный в совокупительном органе, и открывается в половую клоаку. В основании семяизвергательного канала впадает жгутовидная железа – бич. Ее выделения склеивают сперматозоиды в компактные сперматофоры.

Дробление яйца напоминает дробление яиц полихет. У низших переднежаберных моллюсков из яйца появляется личинка трохофора. Затем она превращается в парусник или велигер, для которого характерно: раковинная железа, зачаток раковины, зачаток ноги, 2–4 боковые лопасти, окймленные ресничками (лопасти образуют парус).

У большинства представителей переднежаберных и заднежаберных моллюсков из яйца выходит велигер. Раз-

витие легочных моллюсков прямое, протекает внутри яйцевой оболочки.

Двустворчатые моллюски - большинство видов раздельнополые, но имеются и гермафродитные виды. Половые железы парные. Протоки (яйцеводы или семяпроводы) парные. У более примитивных первичножаберных гонады не имеют выводных протоков и открываются в почки. Яйца у большинства моллюсков откладываются в воду поодиночке, у пресноводных из семейства *Unionidae* (беззубка, перловница и др.) яйца откладываются на наружные пластинки жабр. Оплодотворение наружное.

Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков напоминает развитие полихет. Личинка *трохофорного* типа. Кроме типичных признаков трохофоры, для личинки характерны: зачаток ноги и раковины. Раковина первоначально закладывается в виде непарной пластинки, позднее она перегибается, образуется двустворчатая раковина. Вторая личинка – велигер: двустворчатая раковина покрывает все тело личинки, парус при плавании выставляется из раковины (парус образуется из верхней части трохофоры с прототрохом). После периода планктонной жизни личинка оседает на дно, теряет парус. Развитие пресноводных моллюсков своеобразно. Из яиц выходят личинки – *глохидии*. Личинки появляются осенью, зимуют на жабрах.

Глохидии имеют двустворчатую раковину с острыми зубцами на каждой створке, мускул-замыкатель, бисусовую железу, большинство органов недоразвито (нога рудиментарна, жабры отсутствуют). Весной глохидии выбрасываются из выводного сифона, прикрепляются к покровам, жабрам, плавникам проплывающих рыб. Глохидии обрастают эпителием хозяина, личинка паразитирует в таком виде в течение двух и более месяцев и превращается в молодого моллюска. Опухоль лопается, и моллюск опус-

кается на дно водоема. Таким способом временный паразитизм обеспечивает расселение моллюсков.

Головоногие моллюски – эти животные раздельнополые, иногда с резким половым диморфизмом. Так, самка аргонавта сравнительно крупная (до 20 см), имеет тонкую и спирально закрученную раковину (продукт выделения желез щупалец). Самец во много раз меньше самки, раковина отсутствует, имеет половое щупальце – *гектокотиль*.

Половая железа непарная. Протоки парные у наутилусов, восьминогих моллюсков, самок кальмаров. Женская половая система представлена яичником, яйцеводом (1–2), в который впадают протоки 5 нидаментальных желез, секрет которых служит для образования яйцевых оболочек. Мужская половая система включает: семенник, семяпровод (1–2), семенной пузырек, за пузырьком семяпровод сужается и переходит в сперматофорный мешок (мешок Нидгама). Мешок Нидгама открывается в мантийную полость. С семявыносящим протоком связана предстательная железа. Оболочки сперматофоров образуются за счет стенок семенного пузырька и предстательной железы.

Оплодотворение наружно-внутреннее происходит в мантийной полости самки, сперматофоры самец переносит с помощью щупальца.

Яйца головоногих моллюсков богаты желтком, телолецитальные, дробление дискоидальное. По мере роста зародыша желток потребляется. Все развитие протекает внутри оболочки яйца.

19.3. Филогения типа *Mollusca*

Существовали два взгляда на происхождение моллюсков. Согласно одним представлениям моллюски в своем происхождении связаны с плоскими червями, согласно другим – с кольчатыми червями.

Сторонники происхождения моллюсков от плоских червей класса *Turbellaria* (ресничные) считают самыми примитивными бороздчатобрюхих моллюсков (класс *Solenogastres*). Простота строения в этом случае оказывается первичной, а не возникает в результате вторичного упрощения. Целом не гомологичен вторичной полости кольчатых червей, возникает в процессе эволюции независимо от последней. Увеличение числа отдельных органов и упорядоченность их расположения рассматривается как вторичное явление.

С кольчатыми червями моллюсков сближают следующие признаки в эмбриональном развитии:

- спиральное детерминированное дробление большинства моллюсков;
- телобластический способ закладки мезодермы;
- личинка – трохофора.

В строении взрослых моллюсков сходство с кольчатыми прослеживается только у примитивных моллюсков. Для них характерна метамерия в строении некоторых органов, нервная система лестничного типа.

В настоящее время наиболее аргументированной считается гипотеза происхождения моллюсков от первичных целомических трохофорных животных. От них берут начало и кольчатые черви, и моллюски. С первичными моллюсками связаны две линии развития: боконервные моллюски и раковинные.

Среди безраковинных наиболее примитивные черты характерны для хитонов: восемь спинных пластинок панциря (раковины), множественные жабры. Беспанцирные (*Apusophora*) – вторично упрощенные животные. Для этих животных характерно:

- мантия отсутствует;
- раковина отсутствует;
- нога рудиментарная или отсутствует;

- радула просто устроена либо редуцирована;
- форма тела червеобразная.

Подобные изменения в строении обусловлены образом жизни. По некоторым представлениям аплакофоры являются предковой примитивной группой моллюсков.

В подтипе раковинных моллюсков (*Conchifera*) ближе к первичным моллюскам стоят моноплакофоры. Целый ряд признаков свидетельствует об их примитивизме:

- метамерия мышц;
- метамерность ктенидиев;
- множественность целомических мешков (два перикардия, два спинных целома и две полости гонад);
- парное сердце, состоящее из двух желудочков и двух предсердий;
- наличие двух пар гонад;
- множественность органов выделения (шесть пар);
- целомодукты почек служат для выведения половых продуктов.

От примитивных моноплакофорных моллюсков произошли классы: *Gastropoda* (брюхоногие), *Scaphopoda* (лопатоногие) и *Bivalvia* (двустворчатые).

Обособление брюхоногих моллюсков базируется на развитии у них асимметрии, эволюция двустворчатых характеризуется главным образом редукцией головы и образованием двустворчатой раковины. У лопатоногих исходно цельная раковина превратилась в изогнутую трубку.

Класс головоногих моллюсков произошел независимо от других классов раковинных моллюсков. На родственную связь с моноплакофорами указывают:

- тип нервной системы с тяжами у наутилуса (лестничный тип без ганглиев);
- следы метамерии у наутилуса (4 жабры, 4 предсердия, 4 жаберных сердца, 4 почки).

Тема для самостоятельного изучения

1. Экология и значение моллюсков.

Контрольные вопросы

1. Строение пищеварительной системы хитонов. Слюнные и сахарные железы и их функции. Пища боконервных моллюсков.

2. Строение пищеварительной системы брюхоногих моллюсков. Отделы системы, зоб и его функции.

3. Строение и функции печени. Хрустальный столбик.

4. Хищные и растительноядные брюхоногие моллюски и особенности строения их пищеварительной системы.

5. Строение пищеварительной системы двустворчатых моллюсков. Способ питания моллюсков. Движение пищевой массы в теле моллюска. Функции лопастей, печени. Кристаллический стебелек.

6. Строение пищеварительной системы головоногих моллюсков. Захват пищи, роль челюстей. Пищеварительные железы и их функции.

7. Строение мускулатуры моллюсков. Висцеральная и соматическая мускулатура. Специализированная мускулатура.

8. Строение органов выделения моллюсков. Кеберов орган.

9. Строение дыхательной системы брюхоногих моллюсков. Строение ктенидия, легкого, роль покровов в дыхании.

10. Строение дыхательной системы двустворчатых моллюсков. Разнообразие в строении жабр.

11. Строение дыхательной системы головоногих моллюсков.

12. Строение кровеносной системы классов боконервных моллюсков.
13. Строение кровеносной системы брюхоногих моллюсков. Особенности строения системы у легочных моллюсков.
14. Незамкнутая и почти замкнутая кровеносная система головоногих моллюсков. Венозные сердца и их функции.
15. Нервная система боконервных моллюсков.
16. Органы чувств и их строение у боконервных моллюсков.
17. Строение нервной системы брюхоногих моллюсков. Ганглии и иннервируемые ими органы.
18. Хиастоневрия и ее происхождение.
19. Особенности строения нервной системы двусторчатых моллюсков.
20. Строение нервной системы наutilusа и высших головоногих моллюсков.
21. Органы чувств раковинных моллюсков и их строение.
22. Строение половой системы боконервных на примере хитонов.
23. Строение половой системы брюхоногих моллюсков (раздельнополые и гермафродитные системы).
24. Строение половой системы двусторчатых моллюсков.
25. Строение половой системы головоногих моллюсков. Внутреннее оплодотворение. Гектокотиль и его функция. Половой диморфизм. Типы яиц и типы дробления моллюсков. Прямое развитие и метаморфоз.
27. Личиночные стадии, строение. Строение глохидии и ее функции.
28. Гипотезы происхождения моллюсков.

ЛЕКЦИЯ 20. СТРОЕНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЩУПАЛЬЦЕВЫХ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВТОРИЧНОРОТЫХ ЖИВОТНЫХ

20.1. Общая характеристика *Tentaculata*

Тентакуляты — сидячие, исключительно водные животные с ресничными щупальцами (откуда и произошло их название: *Tentacula* — «щупальце» лат.) и фильтрационным способом питания. По современной классификации Щупальцевых систематики относят к самостоятельному подразделу *Lophophorata* (между первичноротыми и вторичноротыми промежуточное звено, но более тесно связаны со вторыми).

В настоящее время известно около 5 тыс. видов тентакулят. Из них большую часть видов составляют мшанки (около 4 500 видов), колониальные организмы, заселяющие все зоны морского дна. Форониды (всего около 20 видов) и брахиоподы (около 380 видов) ведут одиночный образ жизни, однако поселения этих животных могут достигать довольно высокой плотности. Раковины брахиопод известны с нижнего кембрия; около 3 тыс. ископаемых видов брахиопод имеют важное стратиграфическое значение.

Также велико число ископаемых видов мшанок. Из всех щупальцевых только среди мшанок имеются пресноводные формы.

Характерными признаками типа является следующее:

- Тело состоит из трех отделов: головной лопасти (*эпистом*), ротового сегмента и сегмента туловища. Головная лопасть имеет вырост – *лофофор*, несущий щупальца.
- Полость тела вторичная, в соответствии с сегментацией поделена на три отдела.
- Кишечник образует петлю.
- Кровеносная система развита либо отсутствует.

- Органы выделения – целомодукты.
- Дробление яиц не спирального типа.
- Развитие с метаморфозом. Личинка трохофорообразная.

К щупальцевым относятся три класса: мшанки (*Bryozoa*), плеченогие (*Brachiopoda*) и форокиды (*Phoronida*).

20.2. Внешнее и внутреннее строение мшанок (*Bryozoa*)

Известно около 4,5 тыс. видов. Морские и пресноводные колониальные животные.

Внешнее строение. Колонии разнообразной формы прикреплены к подводным субстратам, иногда к живым организмам (ракообразные, моллюски). Колонии похожи на колонии гидроидных полипов. Особь колонии (зооид) подразделяется на два отдела: передний – *полипид* (несет рот с венчиком щупалец), задний – *цистид* (форма в виде чашечки или мешочка). Полипид может втягиваться в цистид.

Для некоторых колоний мшанок характерен полиморфизм: выделяют несколько групп зооидов, различающихся морфологически и функционально (автозооиды, авикулярии, выбракулярии, кенозооиды, гонозооиды).

Щупальца используются для собирания пищевых частиц. Они покрыты мерцательным эпителием, несут выросты, в них заходит целом. Щупальца расположены в два ряда на *лофофоре* (щупальценосце), на вершине которого располагается ротовое отверстие, прикрытое эпистомом (эпистом может отсутствовать, напр., у голоротых мшанок подкласса *Gymnolaemata*). У покрыторотых (подкласс *Phylactolaemata*) лофофор подковообразной формы, внутри располагается щелевидный рот. У круглоротых мшанок лофофор в виде венчика щупалец вокруг рта. Ло-

фoфop циклофop (найденy в 1995 г.) еще более упрощен и представлен круговым венчиком ресничек.

Тело мшанок покрыто кутикулой различной структуры. Наружный эпителий однослойный.

Внутреннее строение. Полость тела у покрыторотых разделена на отделы, у круглоротых перегородки отсутствуют, у циклофор органы тесно прилегают друг к другу, полость не выражена.

Кишечник мшанок U-образной формы. Мшанки сестонофаги. Нервная система представлена одним ганглием, располагается между ротовым и анальным отверстиями. Дыхание осуществляется всей поверхностью, важная роль принадлежит щупальцам. Кровеносная система и органы выделения отсутствуют.

Мшанки – гермафродиты. Циклофоры – раздельнополые животные. Самцы и самки циклофор выпочковываются внутри бесполой особи. Самцы лишены пищеварительной системы (питание за счет запасов, полученных от родительского животного). Оплодотворение перекрестное и внешнее.

Развитие яиц либо во внешней среде, либо в организме самки (циклофоры). Личинка трoхофорообразная – *цифонаут*. Тело заключено в двустворчатую раковину, она несет султан ресничек, имеет присоску. Кишечник развит. После прикрепления цифонаут превращается в анцеструлу, от которой отпочковываются зооиды колонии. Личинка циклофор ведет активный образ жизни, найдя нового омарa, прикрепляется к нему и превращается в бесполоую особь.

Мшанкам свойственно и бесполое размножение путем внутреннего (образуются статобласты) и наружного почкования. Характерно многократное повторение циклов бесполого размножения. Ранее считалось, что почкование

свойственно только пресноводным мшанкам, открытие циклофор опровергло это представление.

По некоторым современным представлениям циклофор, имеющих своеобразное строение и развитие, выделяют в самостоятельный тип *Cycliophora* подраздела *Spiralia* (Малахов, 2003).

Мшанок подразделяют на три класса: Покрыторотые (*Phylactolaemata*), Голоротые (*Gymnolaemata*), Узкоротые (*Stenolaemata*).

20.3. Внешнее и внутренне строение плеченогих (*Brachiopoda*)

Известно около 380 видов. Морские обитатели.

Внешнее строение. Одиночные животные, ведут прикрепленный образ жизни. Тело заключено в двустороннюю раковину, которая прикрывает животного со спинной и брюшной стороны. Раковина – продукт мантии. Створки раковины соединяются мышечными пучками. Тело животного занимает одну треть раковины. На передней поверхности помещается рот, по бокам которого располагаются две руки – выросты тела (используются для ловли добычи). Руки – разросшиеся лофофоры. Животное крепится ко дну с помощью стебелька.

Покровы представлены однослойным эпителием. Мускулатура – пучки.

Внутреннее строение. В мантийные складки заходит целом. Целом поделен перегородками. Мезентерий делит полость на две половины.

Пищеварительная система - кишечник представлен 2 либо 3 отделами. Имеется печень.

Выделительная система - органы выделения 1–2 пары нефридиев.

Кровеносная система незамкнутого типа. От сердца отходит аорта, делится на артерии. Специализированные органы дыхания отсутствуют.

Нервная система представлена окологлоточным кольцом и отходящими от него нервами.

Плеченогие - животные раздельнополые. Оплодотворение внешнее. Развитие с метаморфозом и прямое. Личинка трохофороподобная.

Плеченогих подразделяют на два подкласса: Беззамковые (*Inarticulata*) и Замковые (*Articulata*). Пищеварительная система *Articulata* без анального отверстия.

Представители класса *Phoronidae* морские животные. Известно около 20 видов.

Живут в трубках. Тело вытянуто, червеобразное. На переднем конце тела располагается лофофор, представляет собой пучок ресничных щупалец, расположенных по кругу, подковообразно или по спирали. Полость тела поделена на три отдела. Кишечник в виде петли. Органы выделения – нефридии. Кровеносная система замкнутого типа, представлена двумя продольными сосудами и околоротовым кольцом. Нервная система - кольцо – «головной мозг» и продольный ствол.

Форониды гермафродиты, редкие представители раздельнополые. Развитие с метаморфозом. Форониды размножаются и бесполым способом (поперечное деление).

К щупальцевым иногда относят тип Камптозои – Внутрипоросницевые (*Kamptozoa*). Это колониальные животные, ведут прикрепленный образ жизни. Прикрепляются к субстрату или столону (стелящемуся стволу колонии). Большинство животных раздельнополые. Развитие с метаморфозом. Бесполое размножение.

20.4. Характеристика вторичноротых животных

По современной систематике вторичноротые характеризуются как надтип. Вторичноротые представляют собой 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 (первичноротых) животных – это кольчатые черви, членистоногие, онихофоры, моллюски).

Вторичноротые имеют общие черты организации, отличающие их от первичноротых животных.

1. Кожа вторичноротых двухслойная 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 вторичности.

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.

5. Спиральный тип дробления отсутствует, характерен радиальный. Гастрола образуется путем инвагинации.

Для ранних стадий развития вторичноротых характерна закладка трех пар целомических мешков. Это свидетельствует об их исходной метамерности строения, что сближает их с другими метамерными целомическими животными.

Контрольные вопросы

1. Видовое разнообразие, классификация щетинкочелюстных животных.
2. Общие признаки внешнего и внутреннего строения щетинкочелюстных животных.
3. Общая характеристика, классификация щупальцевых
4. Сравнительная характеристика внешнего строения мшанок, плеченогих и форонид.
5. Сравнительная характеристика внутреннего строения мшанок, плеченогих и форонид.
6. Размножение и развитие мшанок, плеченогих, форонид.
7. Филогения щупальцевых животных.

ЛЕКЦИЯ 21. ВТОРИЧНОРОТЫЕ ЦЕЛОМИЧЕСКИЕ ЖИВОТНЫЕ: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И КЛАССИФИКАЦИЯ ИГЛОКОЖИХ: ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ

21.1. Тип Иглокожие (*Echinodermata*)

Echinodermata — вторая по величине (после хордовых) группа вторичноротых, насчитывающая около 6 300 современных видов. Иглокожие обитают исключительно в морях и все, кроме немногих батипелагических голотурий, представляют собой типичные бентосные формы. Иглокожие целомические животные распространены на всех глубинах океана и местами доминируют в донных сообществах. В батииальной и ультраабиссальной зонах на долю иглокожих животных может приходиться до 90% общей биомассы бентоса. Некоторые таксоны морских звёзд и голотурий встречаются исключительно на глубинах более 2 тыс. м!

Иглокожие животные известны с раннего кембрия. Особенно богато они были представлены в позднем палеозое; тогда появились многие группы, дошедшие до нас, правда, лишь в ископаемом состоянии и не состоящие в близком родстве с современными формами.

Традиционно тип подразделяется по характеру образа жизни животных на два подтипа:

Подтип *Eleuterozoa* объединяет свободноживущих иглокожих:

Класс Морские звезды *Asteroidea*

Класс Морские маргаритки *Concentricycloidea*

Класс Офиуры или Змеехвостки *Ophiuroidea*

Класс Морские ежи *Echinoidea*

Класс Голотурии *Holothuroidea*

Шестой таксон *Concentricycloidea* (морские маргаритки), открытый лишь в 1986 г. и известный по двум видам с глубины около 1 000 м у Новой Зеландии и с 2 000 м из Карибского моря, возможно, является подразделением морских звёзд.

К этому подтипу относится также ископаемая группа Офиоцистии (*Ophiocistia*).

Подтип *Pelmatozoa* включает прикрепленных животных. Современным является лишь один класс Морские лилии *Crinoidea*.

Остальные классы относятся к ископаемым – это Карпоидеи (*Carpoidea*), Шаровики (*Cystoidea*), Морские бутоны (*Blastoidea*), Эдриоастероидеи (*Edrioasteroidea*.)

Существуют иные классификации, в которых тип подразделяется по особенностям строения на три подтипа, в различных сочетаниях объединяющих классы иглокожих («Systema Nature, 2000»; Система современных таксонов, ... 2003). По последним тенденциям класс Морских маргариток сближают с классом Морских лилий.

История изучения иглокожих животных связана с Аристотелем, Плинием. В XVIII-XIX веках их изучали Клейн, К. Линней, Ж. Б. Ламарк, Ж. Кювье. Работы Людвига, А. Ковалевского, И. Мечникова, А. Дьяконова, Д. Федотова расширили представления о систематике, анатомии и эмбриологии, филогении и палеонтологии. Как самостоятельный тип *Echinodermata* выделен в 1847 г.

В 1986 г. А. Бейкером, Ф. Роувом, Х. Кларком найдены представители нового класса *Concentricycloidea* – морские маргаритки. Животные обладают специфическими чертами строения: отсутствуют лучи, радиальные каналы амбулакральной системы, ножки располагаются по краю дисковидного тела. Кишечник частично или полностью редуцирован. Питание происходит за счет всасывания органических веществ – продуктов разложения древесины.

21.2. Внешнее строение иглокожих

Форма тела иглокожих может быть дисковидная, шаровидная, звездообразная, червеобразная, чашевидная. Выделяют оральный и аборальный полюс, у голотурий передний и задний конец, спинную (бивиум) и брюшную (тривиум) стороны, у морских звезд, офиур – радиусы (руки) и интеррадиусы. Иглокожие животные обладают радиальной, обычно пятилучевой (*пентамерия*) симметрией. Однако встречаются звезды, имеющие 6, 9, 11, 13 и более лучей. Отдельные органы билатерально симметричны. Стенка тела состоит из ресничного эпителия, кутикса (собственно кожа), мышц и перитонеального эпителия.

Эпидермис (рис.27) представляет собой однослойный эпителий, где самый обычный тип клеток — слабо дифференцированные опорные клетки, как правило, с ресничкой.

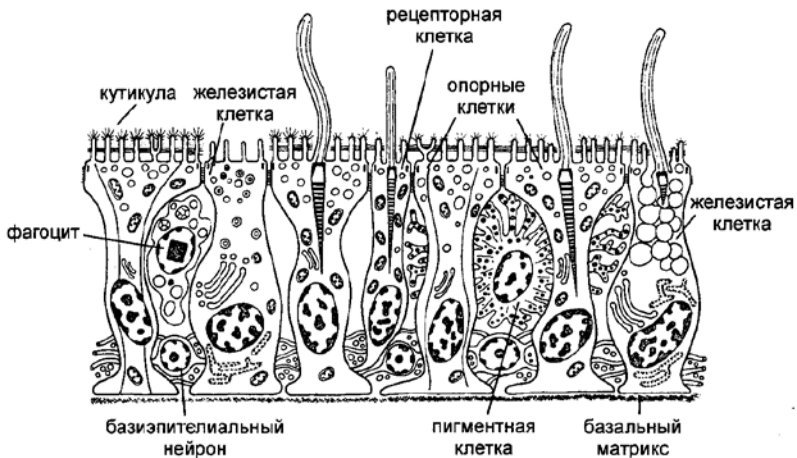


Рис.27. Строение эпидермиса взрослых иглокожих животных (оригинал А.Goldschmidt, Зальцбург, по разным авторам)

Для этих клеток характерен густой покров из микроворсинок, а поверх них — волокнистый гликокаликс. Меж-

ду микроворсинками располагается (обычно в два слоя) волокнистый или гранулярный материал (кутикула), причем внутренний слой содержит волокна коллагена. Между кутикулой и поверхностью клетки часто имеются бактерии.

Слизистые железы и железистые клетки с клейким секретом местами могут быть весьма многочисленными, например, в прикрепительных дисках амбулакральных ножек морских ежей, голотурий и морских звёзд или на ротовых щупальцах голотурий. Железистые мешки на наружной стороне створок педицеллярий у морских ежей (а иногда и на ножках педицеллярий) могут обладать сильным токсическим действием, особенно у тропических представителей *Toxopneustidae*. Речь идёт о нейротоксине, который может быть опасен и для людей.

Клетки эпидермиса несут лишь по одной ресничке. Ресничный покров особенно сильно развит там, где он служит для транспорта пищевых частиц — в амбулакральных бороздках пиннул, рук и на верхней стороне чашечки морских лилий, но также у многих морских звёзд и у билатеральных морских ежей.

С покровами связаны обонятельные и осязательные сенсиллы. Производные покровов: кожные жабры, щупальца голотурий.

Мышцы гладкие. Наиболее развита мышечная система у голотурий: под покровами располагаются кольцевые мышцы, под ними пять продольных мышечных пучков. Имеются мышцы ретракторы.

Скелет мезодермального происхождения, образуется внутри клеток паренхимы. Для построения используется кальций, растворенный в морской воде. Скелет морских звёзд (рис.29) более развит на оральной стороне тела. Он включает следующие ряды пластинок: амбулакральные, адамбулакральные и 1–2 ряда маргинальных (краевые). Скелет аборальной стороны тела обычно представлен мн-

огочисленными известковыми перекладинами, одна из пластинок – мадрепоровая с множеством пор, через которые вода поступает в водно-сосудистую систему.

Офиуры похожи на морских звезд, тело пятилучевое, состоит из центрального диска, резко обособленного от лучей. Скелет хорошо развит в лучах. Они покрыты четырьмя продольными рядами пластинок, внутри лучей имеются позвонки, образованные погруженными амбулакральными пластинками. Позвонки подвижно соединены мышцами. Пластинки лучей заходят на оральную сторону, образуется околоротовой скелет. Одна из пластинок является мадрепоровой, она имеет только одну пору.

Скелет морских ежей (рис.28) развит сильнее, чем у представителей других классов иглокожих.

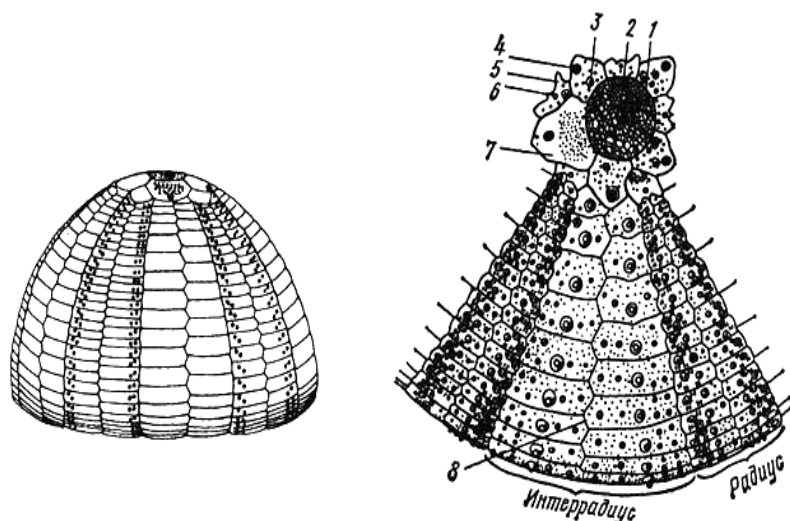


Рис.28. Скелет морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (по Стрелькову): 1- перипрокт, 2- анус, 3- половая пластина, 4- половая пора, 5- глазная пластина, 6- глазная пора, 7- мадрепоровая пластинка, 8- шов между интерамбулакральными пластинками

Все тело, за исключением двух участков: вокруг рта (перистом) и вокруг анального отверстия (перипрокт), заключено в панцирь. Панцирь состоит из пластинок: 10 меридиональных полос, каждая полоса состоит из двух рядов. 5 полос амбулакральных продырявленных чередуются с интерамбулакральными непродырявленными. Амбулакральные полосы замыкаются на аборальном полюсе глазными пластинками, интерамбулакральные – половыми пластинками, одна из них является мадрепоровой.

Морские лилии прикрепляются к морскому дну аборальной стороной, от центральной пластинки отходит стелек либо усики. Имеется 2–3 венчика пластинок, к верхним радиальным пластинкам чашечки причленяются брахиальные пластинки, они соединены подвижно, имеют боковые веточки – пиннулы. У большинства лилий мадрепоровая пластинка отсутствует.

Скелет голотурий слабо развит, имеются лишь микроскопические известковые тельца. Вокруг глотки расположено известковое кольцо из 10 пластинок. Мадрепоровая пластинка отсутствует. Для морских ежей и звезд характерны педицеллярии – специализированные иглы.

21.3. Внутреннее строение иглокожих

Целом – вторичная полость дифференцирована на ряд систем. Из его зачатков развивается не только полость животного, но и амбулакральная и псевдо- (пери-) гемальная система, половой синус и полость гонад. Функция целомической полости – опорная, транспортная.

Амбулакральная система обеспечивает движение животных, отчасти дыхание. Она состоит из следующих элементов: мадрепоровой пластинки, каменистого канала (одного или нескольких у лилий), кольцевого канала, радиальных каналов и их ответвлений, связанных с ножками.

На кольцевом канале у многих животных располагаются полиевы пузыри.

Псевдогемельная система состоит из околотротового и амбулакрального колец и радиальных каналов. Кольца связаны осевым органом, он расположен рядом с каменистым каналом. Функции системы: транспорт питательных веществ к нервной системе, защита нервной системы от сдавливания.

Осевой комплекс органов - в него входят: каменистый канал с мадрепоровой пластинкой, 2 синуса псевдогемельной системы, осевой орган с полостями кровеносной системы, два обособленных участка целома и половой синус, состоящий из развивающихся половых клеток.

Пищеварительная система (рис.29) разнообразна по морфофункциональным особенностям. Кишечник большинства иглокожих имеет три отдела (у некоторых илюдных звезд и у офиур нет задней кишки). Морские звезды имеют желудок. Кишечник ежей длинный, петлеобразный, подвешен к стенке тела с помощью мезентерия. У голотурий он также петлеобразный, заканчивается клоакой, с ней связаны кювьеровы органы – органы защиты животного, и водные легкие. Пищеварительные железы – печеночные придатки – встречаются только у морских звезд и лилий. Для размельчения животной и растительной пищи ежи используют аристотелев фонарь. Пищеварение полостное и внутриклеточное.

По типу питания среди иглокожих выделяют: зоофагов (звезды, часть ежей и офиур), фитофагов (большинство морских ежей), детритофагов (офиуры, голотурии, часть ежей), сестонофагов(лилии, голотурии, некоторые офиуры).

Выделительная система Специальных органов выделения нет. Функцию выделения выполняют амебоциты, которые выходят через покровы либо кожные жабры, у

части голотурий имеются мерцательные вороночки, в них скапливаются амебоциты.

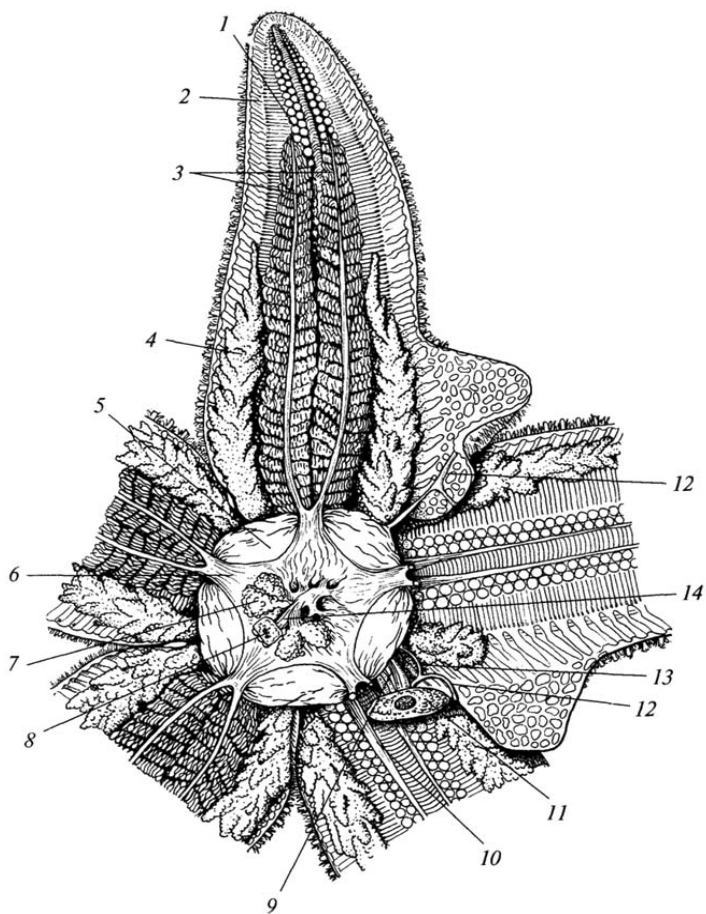


Рис. 29. Вскрытая морская звезда *Astenas rubens*: 1 — амбулакральные пластинки; 2 — маргинальные пластинки; 3 — печеночные мешки; 4 — гонады; 5 — оральный отдел желудка; 6 — аборальный отдел желудка; 7 — ректальные железы; 8 — кусочек спинной стенки тела с анальным отверстием; 9 — каменистый канал; 10 — мускулы-ретракторы желудка; 11 — участок кожи с madreporовой пластинкой; 12 — половой столон (содержит развивающиеся половые клетки); 13 — половой проток; 14 — задняя кишка

Образуются амебоциты в осевом органе и тидемановой железе, расположенной на амбулакральном кольце.

Дыхательная система - дышат иглокожие через покровы, кожные жабры (ежи, звезды), ножки амбулакральной системы, кишечник (ежи), водные легкие, щупальца (голотурии) и бурсальные мешки (офиуры).

Кровеносная система лакунарного типа. Лакуны кольцевые и радиальные, расположены в перегородках псевдогемальной системы и связаны осевым органом. Отсутствует система у части офиур. У ежей, лилий и голотурий развиты лакуны кишечника, у голотурий лакуны образуют сеть, называемую чудесной. У многих чудесная сеть оплетает левое легкое. Функция системы – транспортная.

Нервная система и органы чувств. Имеет радиальное строение, представлена тяжами, в состав которых входят клетки и аксоны, что свидетельствует о примитивности строения нервной ткани иглокожих. Система состоит из трех отделов, расположенных друг над другом: экто-, гипо- и эндо- (пери-) невральной. Каждый отдел представлен кольцом и нервными тяжами. Отделы связаны между собой. Функции отделов: эктоневрального – регуляция движения лучей, ножек; гипоневрального – иннервация внутренних органов; эндоневрального – иннервация органов чувств.

Органы чувств многообразны, но примитивны по строению. Ими являются: обонятельные и осязательные сенсориллы, светочувствительные клетки, глаза (тип ямка) у звезд и ежей; органы равновесия – сферидии у ежей, отоцисты – у глубоководных голотурий.

Половая система - большинство иглокожих животных раздельнополые животные, некоторые безногие голотурии – гермафродиты. Половые железы у морских звезд залегают попарно в основании лучей, открываются наружу короткими каналами. Мелкие и многочисленные гонады

офиур расположены в 10 половых сумках (бурсы) в основании лучей. Половая система ежей варьируется в строении: у молодых животных имеется сплошное половое кольцо вокруг задней кишки, позднее оно дифференцируется на 5 гонад. Половая система голотурий представлена только одной железой, состоящей из пучка длинных трубок, проток один. У морских лилий половые железы многочисленные, осевой орган образует половой столон, от которого в руки направляются половые тяжи, концевые веточки заходят в пиннулы и превращаются в половые мешки.

Оплодотворение наружное. У некоторых морских звезд, ежей и голотурий имеются выводковые камеры, где развиваются оплодотворенные яйца.

Иглокожие (звезды, офиуры, голотурии) могут размножаться бесполом способом путем распада материнского организма на отдельные части.

Иглокожим свойственна ауто- (авто-) томия. Ауто-томия (самокалечение) сопровождается регенерацией. Звезды и офиуры отламывают лучи, голотурии отчленяют заднюю часть тела и даже способны выбрасывать через анальное отверстие все внутренности.

21.4. Эмбриональное и постэмбриональное развитие

Яйца иглокожих животных бедны желтком, дробление полное, радиального типа, равномерное. У морских ежей стадия равномерного дробления продолжается до образования 8 бластомеров, затем дробление неравномерное. На фазе 16 бластомеров на анимальном полюсе у морских ежей образуется 8 среднего размера клеток (зачатки эктодермы), 4 крупных клетки – макромеры (в дальнейшем из них развивается энтодерма) и 4 микромера

на вегетативном полюсе (зачатки мезенхимы). Следовательно, развитие зародыша детерминированное. В результате дробления образуется покрытая ресничками бластула.

Гастрюляция осуществляется, как у всех вторичноротых животных, путем инвагинации, появляется зачаток энтодермальной средней кишки. Во время гастрюляции происходит отделение в бластоцель клеток личиночной мезенхимы, из которых развиваются главным образом скелетные образования личинок.

Мезодерма и целом, т.е. вторичная полость формируются из средней кишки гастрюлы следующим образом: от слепого верхнего конца кишечника отшнуровывается часть в виде замкнутого пузырька – зачатка целома. Он делится на два мешочка, которые располагаются по сторонам кишечника, в дальнейшем каждый из них перешнуровывается и образует по три целомических мешка с каждой стороны кишечника. У некоторых иглокожих три пары мешочков образуются самостоятельно из выпячиваний кишечника. Такой способ образования целома – путем отделения его от кишечника – называется **энтероцельным**.

Одновременно с образованием двух первичных зачатков целома на слепом конце первичной кишки впячивается эктодерма, впячивание срастается с кишкой, образуется вторичный рот. На месте бластопора формируется анальное отверстие либо бластопор становится анальным отверстием.

Первая личинка иглокожих – *диплевула* (рис.30). Она удлиненно-овальной формы, билатерально симметричная, спинная сторона выпуклая, брюшная вдавленная, вокруг рта сохраняются реснички (мерцательный шнур), рот и анальное отверстие располагаются на брюшной стороне тела. Кишечник состоит из трех отделов. В разных классах иглокожих диплевула претерпевает неодинаковые изменения, проявляющиеся в разрастании и усложнении

мерцательного шнура, образующего изгибы и выросты, развитии личиночного скелета.

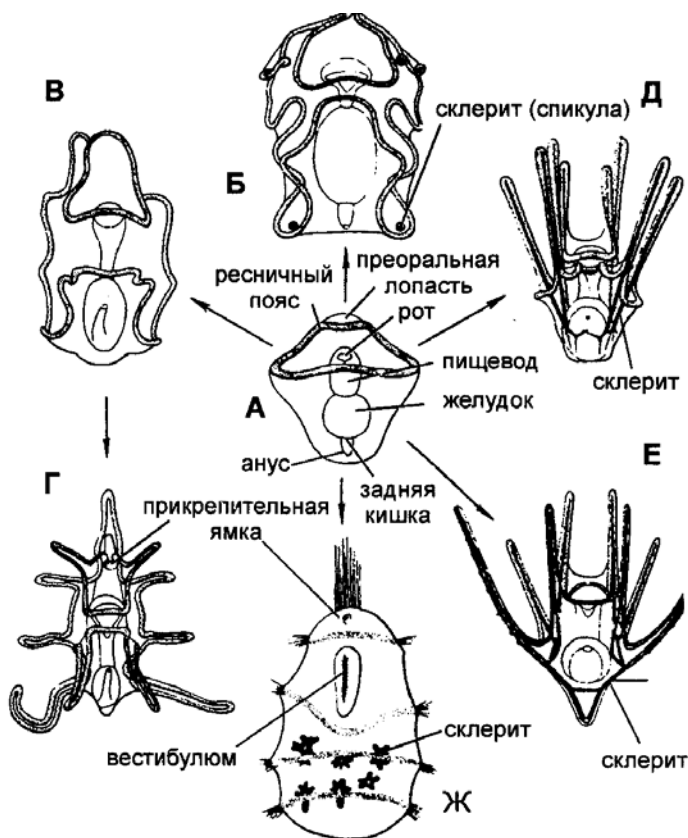


Рис.30. Личиночные формы иглокожих, вид с вентральной стороны.

А — гипотетическая диплеврула. Б — аурикулярия (Holothuroida). В — бипиннария. Г — брахиолярия (Asteroidea). Д — эхиноплутеус. Е — офиоплутеус. Ж — долиолярия = вителлярия (Crinoidea). Из Barnes (1985).

Меньше всего диплеврула изменяется у голотурий, превращаясь в *аурикулярию*. Личинка морского ежа – *эхи-*

ноплутеус, звезды – *биппинария*, офиуры – *офиоплутеус*, лилии – *долиолярия*. Личинки иглокожих животных различаются формой тела, на данной стадии появляются элементы радиальной симметрии – радиальные отростки, окаймленные ресничным шнуром.

Превращение в следующую личинку сопровождается кардинальным изменением формы внутренней организации животного – катастрофическим метаморфозом. Он начинается с преобразования целомических мешков. Крупные мешки третьей пары образуют вторичную полость тела, перигемальную систему, половой синус, осевой орган. Из стенок этих мешков формируется мускулатура, соединительная ткань, скелет, половые органы, элементы кровеносной системы. Первый и второй целомические мешки правой стороны редуцируются. Из первого и второго мешка левой стороны формируется амбулакральная система. Левый первый связывается с внешней средой madreporовой пластинкой. Из второго развивается каменистый канал, мешок вытягивается в виде подковы с 5 выростами, затем охватывает кишку кольцом амбулакральной системы, выпячивания вытягиваются и образуются радиальные каналы водно-сосудистой системы. В результате преобразований животное приобретает признаки радиальной симметрии не только во внешнем строении, но и во внутреннем.

Радиальная симметрия во многом определяется мало-подвижным образом жизни. Возникают адаптации к передвижению животных, питанию, появляются защитные образования (скелет, ядовитые выделения, автотомия).

Темы для самостоятельного изучения

1. Классификация современных классов типа *Echinodermata*.

2. Значение и распространение иглокожих животных.

Контрольные вопросы

1. Общая характеристика вторичноротых животных. Классификация.
2. История изучения иглокожих.
3. Среды обитания, видовое разнообразие, классификация иглокожих.
4. Сравнительная характеристика внешнего строения иглокожих подтипов элеутерозои и пельматозои.
5. Вторичная полость тела иглокожих и ее дифференциация.
6. Осевой комплекс органов.
7. Строение амбулакральной системы иглокожих, особенности в пределах отдельных классов. Функции.
8. Строение пищеварительной системы иглокожих животных: общий план и особенности строения у разных представителей.
9. Зоофагия, сестонофагия, фитофагия иглокожих.
10. Органы выделения иглокожих. Тидеманова железа и ее функция.
11. Строение кровеносной системы.
12. Строение нервной системы и органов чувств иглокожих животных.
13. Строение и функции псевдогемальной системы.
14. Строение половой системы иглокожих животных. Особенности строения системы у голотурий.
15. Органы дыхания иглокожих животных.

ЛЕКЦИЯ 22. СТРОЕНИЕ ГЕМИХОРДОВЫХ, ПОГОНОФОР И ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫХ. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

22.1. Тип *Hemichordata*

Свободноживущие и прикрепленные животные, населяют моря. Известно около 100 видов. Тип подразделяется на 3 класса:

Класс Кишечнодышащие *Enteropneusta*

Класс Крыложаберные *Pterobranchia*

Класс Планктосферы *Planctosphaeroidea*

Некоторые системы выделяют крыложаберных в отдельный тип вторичноротых животных («Systema Nature, 2000», 2008).

Впервые Кишечнодышащих гемихордовых обнаружил в 1821 г. Эшшольц, он отнес их к голотуриям. В 1829 г. итальянскими учеными был найден баланоглосс. Агассиц предполагал, что баланоглосс является переходной формой между немертинами и кольчатými червями, другие исследователи относили их к червям, имеющим небольшое количество сегментов.

Личинка – *торнария* – была открыта в 1850 г. Мюллером, но ее долгое время считали личинкой морской звезды. Дальнейшее изучение полухордовых животных связано с именами наших соотечественников. А. О. Ковалевский в 1866 г. опубликовал исследование по анатомии баланоглосса, И. И. Мечников в 1870 г. доказал, что торнария является личинкой баланоглосса. В 1912 г. Н.А.Холодковский предлагал рассматривать кишечнодышащих как дополнение к типу иглокожих. И. И. Шмальгаузен, В. Н. Беклемишев поместили класс Эневропнеуста в состав типа полухордовых.

22.2. Строение гемихордовых

Обитают в теплых и холодных морях. Немногие живут на поверхности грунта, большинство в норках U-образной формы, оба конца которой открываются на поверхности грунта.

Тело состоит из трех отделов: хоботка, воротничка и туловища. Размеры животных от 3 см до 2,5 м. Тело покрыто однослойным ресничным эпителием.

Внутреннее строение. Под базальной мембраной располагаются мышцы кольцевые и продольные. Мышечные волокна гладкие.

Полость тела - в хоботке располагается непарный целомический мешок, в воротничке и туловище по паре мешков, которые срастаются стенками над и под кишкой, образуется мезентерий.

Пищеварительная и дыхательная система. Три отдела кишечника. Ротовое отверстие помещается в основании хоботка, далее следует глотка и пищевод, печеночный отдел средней кишки, прямой участок средней кишки и задняя кишка с анальным отверстием.

От спинной стороны начала глотки отходит внутрь хоботка выпячивание, называемое *нотохордом*. Нотохорда состоит из крупных вакуолизированных клеток. Считается зачатком хорды. Сравнение с хордой основано на следующем: сходство положения (над кишкой), сходство строения (вакуолизированные клетки) и сходство развития (оба органа развиваются из части энтодермальных клеток, составляющих спинную стенку зародышевого кишечника). Пищевод по бокам пронизан двумя рядами жаберных щелей, через которые осуществляется связь с внешней средой. Щель имеет вид подковы, представляет собой выпячивание стенки пищевода. В перегородках жаберных щелей развит скелет, он представляет собой утолщение базальной мем-

браны. Вода, заглатываемая ртом, выводится через щели, между которыми располагаются кровеносные сосуды, в сосуды диффундирует кислород. Переваривание пищи (фораминиферы, водоросли, частицы детрита и др.) происходит в печеночном отделе кишечника.

Кровеносная система незамкнутого типа. Она представлена двумя продольными сосудами: спинным и брюшным. Спинной сосуд в хоботке расширяется в лауну, которая носит название *центральной лауны*. Функцию сердца выполняет сердечный пузырь – замкнутый мускулистый мешок. Он расположен около спинной стенки хоботка между центральной лауной и нотохордом. Движение крови: в спинном сосуде кровь направляется вперед, затем по двум окологлоточным сосудам, расположенным в воротничке, впадает в брюшной сосуд. По брюшному сосуду кровь течет к заднему концу тела, сеть околкишечных сосудов связывает брюшной ствол со спинным. Часть крови в жаберном отделе туловища поступает в парные приносящие жаберные сосуды. В стенках жаберных щелей находятся лауны, кровь окисляется и по выносящим сосудам жабр направляется в брюшной сосуд.

Выделительная система построена по типу целомодуков. У более примитивных представителей класса имеется две пары целомодуков: одна связана с целомом хоботка, вторая – с целомическими мешками воротничка. Для большинства представителей в хоботке имеется только один целомодукт. Целомодукт хоботка открывается порой на спинной стороне тела, воротничка – в первую пару жаберных щелей. Кроме целомодуков, в выделении принимает участие клубочек. Он расположен между центральной лауной кровеносной системы и целомом хоботка, перегородка образует многочисленные складки, увеличивающие поверхность диффузии между полостями. Функция клубочка - фильтрация продуктов обмена.

Нервная система представлена центральной системой и подкожным сплетением. Имеются два ствола: спинной и брюшной, спинной располагается в трех отделах, брюшной только в туловище. Стволы связаны между собой кольцевой комиссурой – воротничковым кольцом. Большая часть системы располагается поверхностно в эпителии. Воротничковый отдел спинного ствола образует нервную трубку, она погружена под покровы, только на ранних стадиях развития этот участок располагается поверхностно.

Органы чувств у гемихордовых представлены светочувствительными клетками в покровах.

Половая система – гемихордовые животные раздельнополые. Половые железы мешковидной формы, многочисленные, располагаются в туловищном отделе. Каждая железа имеет самостоятельный проток. Оплодотворение внешнее. Развитие с метаморфозом.

Крыложаберные отличаются тем, что большинство представителей этого класса ведут сидячий образ жизни, они обитают в трубочках, образуют колонии. Представители рода *Atubaria* – одиночные особи, лишены трубок, перемещаются по поверхности грунтов. Размеры животных – 0,2–1,4 см. Тело, как и у кишечнодышащих, подразделяется на три отдела. Хоботок имеет форму щитка, воротничок с 2–12 парами перисто расположенных щупалец. В туловищном отделе имеется одна пара жаберных щелей либо они отсутствуют.

Целом представлен непарным мешочком в хоботке, а в воротничке и туловище целомические мешки парные. Целомодукты хобота и воротничка парные. Подобно кишечнодышащим гемихордовым животным, крыложаберные имеют нотохорд, центральную лауну кровеносной системы, сердечный пузырь, половые железы, расположенные в туловище. Гонад одна пара. Оплодотворение внешнее.

Кроме полового размножения, крыложаберные размножаются бесполом способом – почкованием.

Развитие начинается с дробления яйцеклетки. Дробление яиц полное, равномерное, как у всех вторичноротых животных, радиальное. Гастрюляция путем инвагинации. На месте бластопора при дальнейшем развитии появляется анальное отверстие, рот образуется за счет впячивания эктодермы на брюшной стороне личинки. Мезодерма и целом образуются энтероцельно.

Личинка – торнария. Для ее внешнего строения характерно: два венчика ресничек около рта и около анального отверстия, теменная пластинка, на которой расположен султан ресничек и два глаза.

Личинка плавает. Далее формируются три отдела тела, третий – туловищный, наиболее длинный. Образуются жаберные щели. Личинка опускается на дно водоема и переходит к роющему или сидячему образу жизни.

Животные типа полухордовые (гемихордовые) сочетают в своем строении признаки беспозвоночных животных и хордовых. Признаками, сближающими этих животных с хордовыми, являются: наличие зачатка хорды – нотохорда, появление более развитого спинного ствола нервной системы, нервной трубки, погруженной под покровы жаберных щелей, связанных с кишечником.

22.3. Тип *Pogonophora*

Pogonophora, «Бородатые черви» - исключительно морские животные. *Pogonophora* являются относительно недавно описанной группой. Хотя они были открыты уже в 1914 г., интенсивное исследование началось только в 1950 г. В частности, первое животное найдено при глубоководном тралении Индийского океана, описание его сделано Коллери в 1914 г. Второе животное стало известно науке в

1933 г. благодаря работам П. В. Ушакова. В 1937 г. шведский исследователь Йоганессон выделил их как самостоятельный класс типа кольчатых червей и назвал их *Pogonophora* (*pogon* – борода, *phora* – несущий) за особенности их внешнего строения.

В 1944 г. В. Н. Беклемишев выделяет животных в самостоятельный тип. О. И. Иванов в 1955 г. приводит описание десятков представителей, а в 1974 г. он определил, что животные этого типа занимают промежуточное положение между первично- и вторичноротыми животными. Изучением эмбриологии погонофор длительное время занималась О. М. Иванова-Казас.

Первоначально животных этого типа относили к одному классу – *Pogonophora*. Во второй половине 70-х годов 20 века в рифтовых зонах океана на склонах черных курильщиков (гидротермальные источники) найдены погонофоры. Гидротермы возникают на местах разломов океанических плит. Эти экосистемы существуют независимо от пищевых цепей, основанных на первичной продукции в поверхностном слое океана.

22.4. Классификация и строение

Вопрос о плане строения долгое время был спорным. По новой трактовке нервная система расположена на вентральной стороне.

Положение погонофор в системе животных не определено. По мнению А. В. Иванова, погонофоры занимают промежуточное положение между первичноротыми и вторичноротыми, другие исследователи сближают погонофор с кольчатыми червями, считая их одним из отрядов (Рупперт и др.). Согласно «Systema Nature, 2000» *Pogonophora* – тип.

Тип погонофор подразделяется на 2 класса: класс *Frenulata* (= *Perviata*) (узdechковые, собственно погонофоры); класс *Vestimentifera* (= *Obturata*) (вестиментифера).

Известно около 150 видов. Обитают на больших глубинах (3–10 тыс. м), ведут сидячий образ жизни. Животные живут в длинных трубочках, состоящих из хитина и белка. Размер трубочек узdechковых варьируется от 15 см до 1,5 м и вестиментифер – от 5 см до 2,5 м.

Тело погонофор состоит из четырех отделов. Протосома (1-й отдел) состоит из головной лопасти со щупальцами. Узdechковые имеют от одного щупальца до 200 тыс., щупальца вестиментифер располагаются в несколько ярусов и поддерживаются двумя опорными лопастями, которые несут хитиновые крышечки, последние могут закрывать вход в трубку. Мезосома (2-й отдел) у узdechковых в этом отделе имеет валики (узdechки), с помощью которых животное способно перемещаться в трубке, вестиментиферы имеют выросты – вестиментальные крылья, которые загибаются на спинную сторону животного. Метасома 3-й отдел тела (называют туловищем) с прикрепительными папиллами и зубчатыми щетинками, которые удерживают тело внутри трубки. Телосома 4-й отдел (опистосома) у узdechковых снабжен щетинками, с помощью которых животное роется в грунте, у вестиментифер отдел состоит из множества коротких сегментов с поясами щетинок на каждом сегменте, которые позволяют животному удерживаться в трубке.

Внутреннее строение. Кожно-мускульный мешок, в состав которого входят кутикула, однослойный эпителий со множеством желез, мышцы кольцевые и продольные, под которыми перитонеальный эпителий – эпителий вторичной полости тела. В просоме находится непарный целомический мешок, в мезо- и метасоме – парные мешки, в телосоме образуются в процессе онтогенеза парные мешоч-

ки, затем они сливаются, образуя единую полость, у некоторых представителей мешок вторично сегментируется.

Питание погонофор - у взрослых животных кишечник отсутствует. Ранее предполагали, что питаются животные следующим образом: за счет поглощения из внешней среды аминокислот и сахаров; наружное пищеварение осуществляется в полости щупалец.

Исследованиями последних лет установлено, что питание погонофор осуществляется за счет симбиоза вестиментифер с бактериями сероводородоокисляющих (в туловищном отделе обнаружена губчатая ткань – трофосома, переполненная серобактериями) уздечковых – метаноокисляющих. Питательные вещества погонофоры получают за счет хемосинтеза симбионтов.

Бактерии располагаются у вестиментифер в вакуолях клеток трофосомы, у уздечковых – срединного канала, замкнутого с обоих концов. Переваривая часть бактерий, хозяин получает органические вещества. Подобный тип питания, обеспечиваемый симбионтами, называется симбиотрофным.

Кровеносная система замкнутого типа, два главных ствола: спинной и брюшной. Движение крови за счет сокращения сердца, расположенного в основании щупалец в мезосоме. Сердце представляет собой расширение спинного кровеносного сосуда. Имеется система капилляров щупалец, трофосомы и срединного канала. Кровь красная, содержит гемоглобин. Функции крови: транспорт кислорода, сероводорода и метана для хемосинтеза бактерий.

Дыхание осуществляется через покровы, газообмен главным образом происходит через щупальца.

Выделительная система нефридиального типа. Два нефридия расположены в мезосоме, открываются в прото-соме.

Нервная система включает подкожное нервное сплетение и брюшной внутриэпидермальный нервный тяж. В мезосоме имеется скопление нервных клеток (иногда их называют мозгом), ганглии отсутствуют. От скопления отходят нервы к щупальцам, назад парные нервные стволы, которые затем объединяются в один. Аксоны, выходящие из «мозга», – длинные, идут до заднего конца тела, они служат для быстрого проведения нервного импульса от мозга к продольной мускулатуре. Происходит сокращение мышц – животное прячется в трубку.

Органы чувств развиты слабо и представлены чувствительными клетками.

Погонофоры раздельнополые, половой диморфизм отсутствует. Две гонады располагаются в метасоме, у самцов в конце отдела, у самок в передней части. Протоки парные, открываются у самок в срединной части метасомы, у самцов в передней, на границе с мезосомой. Оплодотворение сперматофорное. Дробление яиц спиральное, детерминированное. Мезодерма и целом формируются энтеропельно. После образования зачатка целома тело зародыша расчленяется на отделы. Первым появляется 4-й отдел, затем 3-й, 2-й и 1-й. Развитие с метаморфозом. Личинка сегментирована, имеет 2 пояса ресничек на переднем и заднем концах тела и кишечник. Личинка плавает, активно питается. Затем опускается на грунт, заглатывает бактерии из внешней среды, ротовое и анальное отверстия редуцируются, кишечник превращается в губчатую ткань – трофосому, или замкнутый срединный канал, образуется трубка, в которой и живет животное.

22.5. Строение щетинкочелюстных (*Chaetognatha*)

Chaetognatha, Морские стрелки — исключительно морские организмы, большинство из которых живут в пе-

лагиали, и лишь немногие — в составе бентоса (*Spadella*). Их можно найти во всех океанах Земли. Часто неясно, какие факторы определяют границы географического и вертикального распространения различных видов.

Хотя по числу видов (более 120) эта группа животных невелика, её представители, будучи массовыми хищниками, играют очень важную роль в морских трофических сетях. Хетогнаты составляют в среднем 5-10% биомассы морского планктона.

Щетинкочелюстные относятся к подразделу *Chaetognatha*, они представлены одним типом того же названия.

Основные признаки строения свидетельствуют о сочетании признаков вторичноротых животных (радиальное дробление яиц, энтероцельный способ закладки мезодермы, образование вторичного рта) с признаками, характерными данному типу.

Это билатерально-симметричные животные. Тело удлиненное, состоит из трех отделов, на заднем конце и по бокам тела имеются складки (плавники). Щетинкочелюстные на голове имеют особый щетинкочелюстной аппарат для схватывания добычи (в основном ракообразных). Кишечник из трех отделов. Кровеносная, выделительная и дыхательная системы отсутствуют. Нервная система гается из надглоточного и подглоточного ганглиев и брюшного узла. Животные – гермафродиты. Развитие прямое.

22.6. Основные этапы эволюции беспозвоночных животных

Все многообразие форм беспозвоночных животных по степени сложности строения можно расположить на нескольких уровнях родословного древа, нижние ветви которого представлены древними по происхождению и с более примитивными чертами строения группами. Верхние

ветви дерева занимают животные с более прогрессивными особенностями строения. Анализ современной системы, которая основывается на данных палеонтологии, эмбриологии, анатомии, морфологии, позволяет судить о филогенетических связях между таксонами и этапности эволюции.

В основании филогенетического дерева располагаются животные – представители царства *Protista* (в частности одноклеточные). Для них характерно следующее: тело состоит из одной (за некоторым исключением) клетки, которая выполняет все функции организма (движение, питание, выделение, размножение, реагирует на раздражение). Функции организма выполняют специализированные органеллы. В разных типах обнаруживается тенденция к переходу в многоклеточное состояние (образование колоний, многоядерность).

Многоклеточные животные (*Animalia*) представляют более высокий уровень организации животных. Функции организма выполняют либо отдельные специализированные клетки, либо органы.

Низшие многоклеточные (типы *Placozoa*, *Porifera*) образуют следующие ветви филогенетического дерева. Наиболее примитивными из них являются губки (тип *Porifera*). Следующий уровень организации занимают пластинчатые животные (тип *Placozoa*).

Все остальные многоклеточные входят в *Eumetazoa* (настоящие многоклеточные). Для них характерно: тканевый уровень организации, наличие органов, выполняющих разные функции. Низшую ступень среди настоящих многоклеточных занимают радиально симметричные животные (*Radiata*, типы *Cnidaria*, *Stenophora*). Тело этих животных состоит из производных двух зародышевых пластов – эктодермы и энтодермы.

Все вышестоящие многоклеточные характеризуются билатеральной симметрией тела и объединяются в *Bilateria*. Тело их формируется в онтогенезе из трех зародышевых пластов: экто-, эндо- и мезодермы. Билатеральные животные произошли независимо от радиальных животных от фагоцителлообразного предка.

В эволюции билатеральных животных выделяют два этапа: образование низших бесполостных и высших целомических животных. Для нецеломических животных характерно отсутствие вторичной полости тела, промежутки между органами заняты паренхимой либо имеется первичная полость тела, не имеющая собственных клеточных стенок.

Целомические животные имеют вторичную полость тела – целом, для которой характерно наличие эпителия мезодермального происхождения. Выделяют следующие направления эволюции целомических: к первичноротым (*Protostomia*) и вторичноротым (*Deuterostomia*). Для первичноротых характерна первичность рта, т. е. соответствие бластопору; у части спиральное дробление яйца, детерминированность эмбриогенеза.

Среди первичноротых выделяется филогенетическая линия, в которой опорой мышц является внешний скелет (экзоскелет). Формирование экзоскелета сопряжено с особенностями развития. Таксон *Ecdysozoa* объединяет животных, которые в процессе роста периодически линяют, сбрасывая экзоскелет. Он включает часть первичнополостных червей, членистоногих и близкие к ним формы. Основные эволюционные преобразования этой группы связаны с переходом к наземному образу жизни.

Вторичноротыми среди беспозвоночных являются *Echinodermata*, *Hemichordata*. Для них характерно: мезодерма образуется энтероцельным путем, покровы многослойные, рот закладывается вторично.

Контрольные вопросы

1. Эмбриональное развитие иглокожих: тип яиц, дробление.
2. Образование зародышевых пластов, целома, вторичного рта.
3. Диплемула, особенности строения.
4. Личинки морских звезд, морских ежей, офиур, голотурий, морских лилий. Стадии развития и их строение.
5. Среда обитания, видовое разнообразие и классификация гемихордовых животных.
6. Внешнее строение кишечнодышащих.
7. Внутреннее строение кишечнодышащих (строение пищеварительной, выделительной, дыхательной, кровеносной и половой системы).
8. Нотохорд, его функция, происхождение.
9. Особенности внешнего и внутреннего строения крыложаберных гемихордовых животных.
10. Способы размножения гемихордовых животных.
11. Тип яиц и тип дробления.
12. Метаморфоз гемихордовых животных.
13. Особенности строения гемихордовых животных. Признаки, сближающие гемихордовых животных с хордовыми животными.
14. История изучения погонофор.
15. Среда обитания, видовое разнообразие и классификация погонофор.
16. Особенности внешнего строения френулят и афренулят.
17. Особенности внутреннего строения погонофор.
18. Питание погонофор.
19. Развитие погонофор.
20. Ступени организации настоящих многоклеточных животных.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Systema Nature, 2000 / Brands Sheila J., (comp.). 1989 – 2008. <http://sn2000.taxonomy.nl/>.
2. Балданова, Л. Р. Скребни (Acanthocephala) Байкала: Морфология и экология /Л. Р. Балданова, Н. М. Пронин. – Новосибирск : Наука, 2001. – 157 с.
3. Бей-Биенко, Г. Я. Общая энтомология / Г. Я. Бей-Биенко. – М. : Проспект науки, 2008. – 479 с.
4. Беклемишев, К. В. Зоология беспозвоночных : курс лекций / В. Н.Беклемишев. – М. : Изд-во МГУ, 1979. – 187 с.
5. Галактионов, К. В. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод /К. В. Галактионов, А. А. Добровольский. – СПб.: Наука, 1998. – 404 с.
6. Гиляров, М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше / М. С. Гиляров. – М. : Наука, 1970.
7. Догель, В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – М. : Высш. шк., 1981. – 606 с.
8. Жизнь животных : в 7 т. Т. 2. Моллюски. Иглокожие. Погонофоры. Щетинкочелюстные. Полухордовые. Хордовые. Членистоногие. Ракообразные / под ред. Р. К. Пастернак ; редколлегия В. Е. Соколов. – 2-е изд., перераб. – М. : Просвещение, 1988. – 447 с.
9. Жизнь животных : в 7 т. Т. 3. Членистоногие: трилобиты, хелицеровые, трахейнодышащие. Онихофоры / гл. ред. В. Е. Соколов. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Просвещение, 1984. – 463 с.
10. Жизнь животных : в 7 т. / гл. ред. В. Е. Соколов. Т.1. Простейшие. Пластинчатые. Губки. Кишечнополостные. Гребневки. Плоские черви. Кольчатые черви. Щупальцевые / под ред. Ю. И. Полянского. – 2-е изд., перераб. – М. : Просвещение, 1987. – 448 с.
11. Заварзин, А. А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных / А. А. Заварзин. – Л. : Наука, 1976. – 411 с.
12. Зоология беспозвоночных в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод. Под ред. В. Вестхайде и Р.

Ригера. Пер. с нем. под ред. проф. А.В. Чесунова. М.: Т-во научных изданий КМК. 2008, 512с.

13. Иванов, П. П. Происхождение многоклеточных животных / П. П. Иванов. – М. : Наука, 1968. – 287 с.

14. Иванова-Казас, О. М. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных / О. М. Иванова-Казас, Е. Б. Кричинская. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1988.

15. Иванова-Казас, О. М. О происхождении Metazoa и их онтогенезе (критическая оценка гипотезы синзооспоры А. А. Захваткина) / О. М. Иванова-Казас, А. В. Иванов // Морфология беспозвоночных животных. – Л. : Наука, 1967. – С. 5–25.

16. Иванова-Казас, О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Иглокожие и полухордовые / О. М. Иванова-Казас. – М., 1978.

17. Иванова-Казас, О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Неполноусые / О. М. Иванова-Казас. – М., 1981.

18. Иванова-Казас, О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Трохофорные, щупальцевые, шетинко-челюстные, погонофоры / О. М. Иванова-Казас. – М. : Наука, 1977. – 312 с.

19. Иванова-Казас, О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Членистоногие / О. М. Иванова-Казас. – М., 1979.

20. Информационная система «Биоразнообразие России» / Зоологический институт РАН, 2002–2003.

21. Клюге, Н. Ю. Современная систематика насекомых / Н. Ю. Клюге. – СПб. : Лань, 2000. – 336 с.

22. Малахов, В. В. Микроскопическая анатомия вестиментиферы *Ridgeia phaeorhiale*. Сообщения 1–5 / В. В. Малахов, И. С. Попеляев, С. В. Галкин // Биология моря, 1996. – Т.22. – № 2/6.

23. Малахов, В.В. Нематоды: строение, развитие, система и филогения / В. В. Малахов. – М. : Наука, 1986. – 215 с.

24. Малахов, В. В. Новые группы беспозвоночных животных / В.В.Малахов // Соросовский образовательный журнал, 2001. – Т. 7. – № 7. – С.24–32.

25. Натали, Ф. Ф. Зоология беспозвоночных / Ф. Ф. Натали. – М. : Просвещение, 1975. – С. 4–16.
26. Росс, Г. Энтомология / Г. Росс, Ч. Росс, Д. Росс. – М. : Мир, 1985. – 900 с.
27. Рупперт, Э. Зоология беспозвоночных. Т.1. Протисты и низшие многоклеточные : пер. с англ. / Э. Рупперт, С. Фокс, Б. Барнс. – М. : Академия, 2008. – 496 с.
28. Рупперт, Э. Зоология беспозвоночных. Т. 2. Низшие целомические : пер. с англ. / Э. Рупперт, С. Фокс, Б. Барнс. – М. : Академия, 2008. – 448 с.
29. Рупперт, Э. Зоология беспозвоночных. Т. 3. Членистоногие : пер. с англ. / Э. Рупперт, С. Фокс, Б. Барнс. – М. : Академия, 2008. – 496 с.
30. Система простейших / В. В. Малахов. – М., 2007. http://soil.msu.ru/~invert/main_rus/science/library/system_proto.html
31. Система современных таксонов многоклеточных животных / В. В. Малахов, 2003–2008.
32. Хаусман, К. Протозоология / К. Хаусман и др. – М. : Мир, 1988. – 334 с.
33. Ходорн, Э. Общая зоология / Э. Хадорн, Р. Венер – М. : Мир, 1989. – 528 с.
34. Шарова, И. Х. Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова. – М. : ВЛАДОС, 2004. – 592 с.
35. Науки о биологическом многообразии: зоология беспозвоночных : лабораторный практикум / В. К. Дмитриенко, Ж. И. Агафонова, Е. Б. Борисова. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 112 с. – (Зоология беспозвоночных : УМКД № 1343-2008 / рук. творч. коллектива Е. В. Борисова).



Хокума Фарман кызы Кулиева
доктор биологических наук, профессор

Родилась 3 сентября 1950 г. в г. Баку в семье военного врача. В 1975 г. окончила Биологический факультет Азербайджанского государственного университета им.С. М. Кирова (ныне Бакинский государственный университет).

В 1975 году поступила в аспирантуру Института зоологии НАН Азербайджанской Республики. Защитила диссертации – кандидатскую в 1983 г., докторскую в 1999 г. Получила научные звания – старшего научного сотрудника в 1992 г., профессора – 2007 г.

Преподает дисциплины «Зоология беспозвоночных» (русский и азерб. секторы), «Энтомология и защита растений» (русский сектор), «Охрана беспозвоночных животных» (русский и азерб. секторы), «Физиология насекомых», «Экология насекомых», «Медицинская энтомология» (русский и азерб. секторы), «Энтомологические методы исследования».

Научный стаж работы 41 лет, педагогический 17 лет; автор научных статей (101), монографий (4), учебников (3), учебных пособий (6), программ (18), практических рекомендаций и внедрений (3), изобретений (2).

Х.Ф. Кулиева является с 2000 г. сопредседателем Специализированного совета по защите докторских диссертаций при Институте зоологии НАН Азербайджанской Республики, а с 2010 г. секретарем Координационного совета по научным работам Института зоологии НАН Азербайджанской Республики.

С 2011 года является экспертом Международной академии науки и высшего образования (“International Scientific expert” No exp.11-001:13-092).

Х.Ф. Кулиева отмечена почетными грамотами Министерства образования Азербайджана и Бакинского государственного университета.

В 2013 году она удостоена диплома «In the forefront of science» № DA-013/0138, а в 2014-2016 гг. диплома «Sophist» № DS-014/0115, № DS-015/0111, № DS-016/0052 (London, United Kingdom).