e-copy by API

Эдвард Э. Рупперт
Ричард С. Фокс
Роберт Д. Барнс

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В четырех томах

Том 3

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

ACADEMIA

Для будущих зоологов

http://jurassic.ru/

INVERTEBRATE ZOOLOGY

A FUNCTIONAL EVOLUTIONARY APPROACH

seventh edition

Edward E. Ruppert
Clemson University, South Carolina

Richard S. Fox
Lander University, South Carolina

Robert D. Barnes
Late of Gettysburg College

THOMSON
BROOKS/COLE
Australia • Canada • Mexico • Singapore • Spain • United Kingdom • United States

http://jurassic.ru/

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

Седьмое издание

Эдвард Э. Рупперт
Университет Клемсон, Южная Каролина

Ричард С. Фокс
Университет Лэндер, Южная Каролина

Роберт Д. Барнс
Геттисберг-колледж

ACADEMA

Москва
Издательский центр «Академия»
2008

http://jurassic.ru/

ЭДВАРД Э. РУППЕРТ, РИЧАРД С. ФОКС, РОБЕРТ Д. БАРНС

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

В четырех томах

Перевод с английского

ACADEMA

Москва
Издательский центр «Академия»
2008

http://jurassic.ru/

ЭДВАРД Э. РУППЕРТ, РИЧАРД С. ФОКС, РОБЕРТ Д. БАРНС

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ

В четырех томах

Том 3

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Перевод с английского

Под редакцией А. А. Добровольского и А. И. Грановича

Допущено
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебника для студентов
высших учебных заведений, обучающихся
по направлению «Биология»
и биологическим специальностям

ACADEMA

Москва
Издательский центр «Академия»
2008

Филологический факультет СПбГУ
2008

http://jurassic.ru/

УДК 59(075.8)
ББК 28.691я73
Р869

Перевод и научное редактирование организованы филологическим факультетом Санкт-Петербургского государственного университета

Рупперт Э. Э.

Р869 Зоология беспозвоночных : Функциональные и эволюционные аспекты : учебник для студ. вузов : в 4 т. Т. 3. Членистоногие / Эдвард Э. Рупперт, Ричард С. Фокс, Роберт Д. Барнс ; пер. с англ. Т. А. Ганф, А. И. Грановича, Н. В. Ленцман, Е. В. Сабанеевой, Н. Н. Шунатовой ; под ред. А. А. Добровольского и А. И. Грановича. — М. : Издательский центр «Академия», 2008. — 496 с.

ISBN 978-5-7695-3496-6 (Т. 3) (рус.)
ISBN 0-03-025982-7 (англ.)

В четырех томах учебника рассматриваются группы животных от простейших до хордовых включительно. Помимо морфологических характеристик приводятся сведения о физиологии и биологии беспозвоночных животных. Описание строения организмов сопровождается подробным анализом особенностей их функционирования.

Третий том учебника посвящен членистоногим животным и родственным группам, объединяемым в таксон Panarthropoda. В книге даны характеристики онихофор, тихоходок, трилобитов, хелицеровых, ракообразных, многоножек и шестиногих. Наиболее подробно рассмотрен комплекс адаптаций, обусловивший успешное освоение членистоногими суши.

Для студентов высших учебных заведений. Может заинтересовать широкий круг специалистов-биологов.

УДК 59(075.8)
ББК 28.691я73

Thomson Learning и ИЦ «Академия» не несут ответственности за ущерб, который может быть причинен в результате использования материалов, содержащихся в книге, за их достоверность, а также за возможные нарушения авторских прав третьих лиц и права на неприкосновенность частной жизни.

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

Copyright © 2004 Brooks / Cole, a division of Thomson Learning, Inc. Thomson Learning™ is a trademark used herein under license. Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach By Edward E. Ruppert, Richard S. Fox & Robert D. Barnes, 7th edition
© Ганф Т. А., Гранович А. И., Ленцман Н. В., Сабанеева Е. В., Шунатова Н. Н., перевод на русский язык, 2008
© Издание на русском языке, оформление. Издательский центр «Академия», 2008

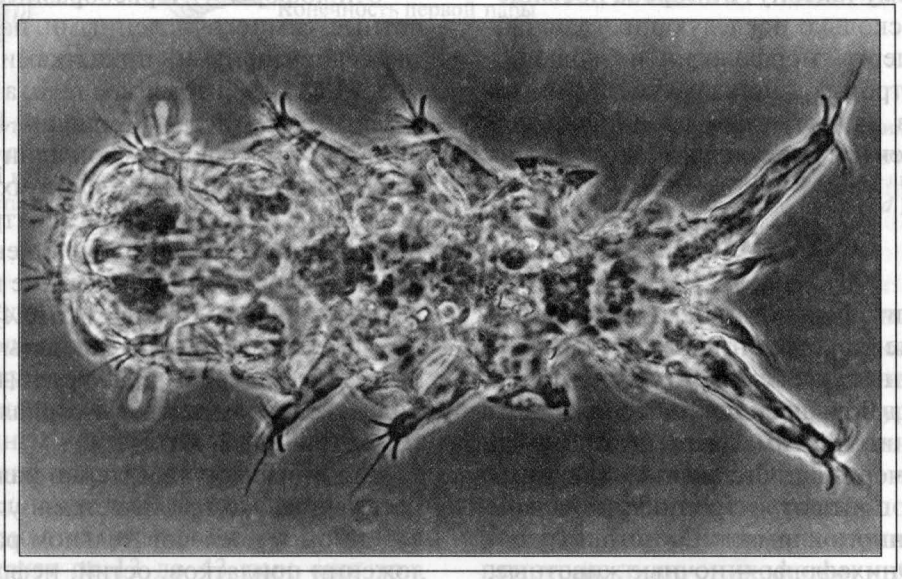
ISBN 978-5-7695-2740-1 (рус.)
ISBN 978-5-7695-3496-6 (Т. 3) (рус.)
ISBN 0-03-025982-7 (англ.)

http://jurassic.ru/

ГЛАВА
15

ONYCHOPHORA[P] И TARDIGRADA[P]

PANARTHROPODA[SP]
ONYCHOPHORA[P]
Внешнее строение
Стенка тела и локомоция
Питание
Внутренний транспорт, дыхание и выделение
Нервная система и органы чувств
Размножение и развитие
Разнообразие Onychophora
Филогения Onychophora
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ONYCHOPHORA
TARDIGRADA[P]
Внешнее строение
Стенка тела
Мускулатура и локомоция
Дыхание и выделение
Нервная система и органы чувств
Размножение и развитие
Разнообразие Tardigrada
Филогения Tardigrada
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА TARDIGRADA



http://jurassic.ru/

PANARTHROPODA[SP]

Креветки, пауки, бабочки, многоножки, онихофоры, тардиграды и миллионы других видов демонстрируют такое сходство строения, развития и нуклеотидных последовательностей, что это дает основание объединять их в один таксон (надтип), получивший название Panarthropoda. Данный таксон включает типы Arthropoda (членистоногие), Onychophora (онихофоры) и Tardigrada (тихоходки) (см. рис. 16.15). Неисчислимые виды группы Panarthopoda, большинство которых даже не описано, сегментированы, обладают парными сегментарными придатками и секретируемым на поверхности тела экзоскелетом, который должен периодически сбрасываться, чтобы дать животному возможность расти. В этой главе рассмотрены два относящихся к панартроподам таксона — Onychophora и Tardigrada, а огромному таксону Arthropoda посвящены несколько последующих глав. Общие черты морфологии и эволюции панартропод, лишь кратко упоминаемые в данной главе, подробно рассмотрены в следующей.

ONYCHOPHORA[P]

Онихофоры — наземные червеобразные двусторонне-симметричные животные, особенности строения которых в бóльшей степени сближают их с членистоногими, нежели с кольчатыми червями. Сто десять описанных видов обитают в тропиках и в зоне умеренного климата Южного полушария. Онихофоры — ночные животные, населяющие влажные и обычно затененные места. Для них характерен отрицательный фототаксис. Онихофоры имеют конечности и внешне немного напоминают гусениц, но иногда их сравнивают и со слизнями (рис. 15.1, *А*). Часто они живут в джунглях среди опавших листьев или под камнями и корягами в лесной подстилке. При неблагоприятных условиях онихофоры уходят в почву, впадают в анабиоз и остаются в таком состоянии, пока условия не улучшатся.

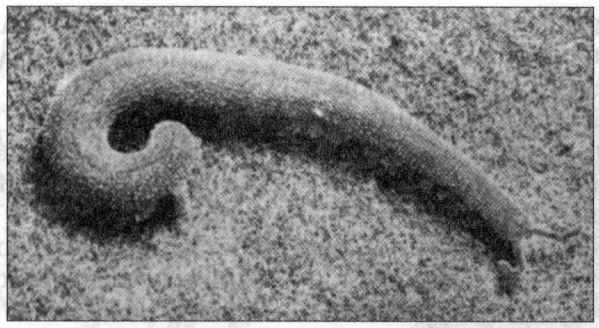
Интерес к онихофорам обусловлен тем, что они позволяют лучше понять эволюцию артропод. Онихофоры обладают признаками, которые роднят их и с членистоногими, и с кольчатыми червями, и все-таки они ближе к членистоногим.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

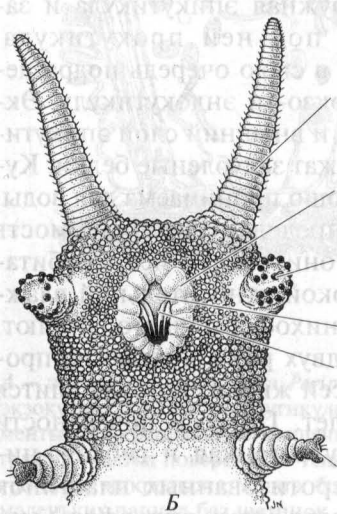
Онихофоры — червеобразные животные с многочисленными парными сегментарными придатками (см. рис. 15.1, *А*). У них мягкое тело, а кожа сухая и бархатистая на ощупь. Большинство онихофор имеют длину 5—15 см. В поперечном сечении их тело более или менее округлое (вентральная сторона несколько уплощена) и несет многочисленные большие и маленькие **папиллы** (см. рис. 15.1, *А*), которые, в свою очередь, покрыты крошечными чешуйками. На крупных папиллах располагается сенсорная щетинка (рис. 15.2, *Б*).

Для онихофор характерно наличие метамерии, что проявляется в упорядоченном и последовательном расположении придатков, остий, нефридиев и ганглиев. Однако внешние признаки сегментации, за исключением

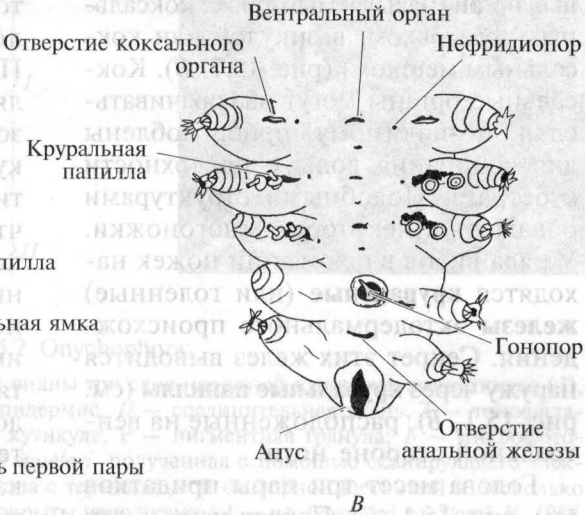
http://jurassic.ru/



А



Б



В

Рис. 15.1. Onychophora:

А — Peripatus; заметны папиллы на поверхности тела, справа видны антенны, под телом животного можно рассмотреть ноги; *Б* — передняя часть *Peripatopsis capensis* (вид с вентральной стороны); *В* — задний конец тела самца *Peripatus corradoi* (вид с вентральной стороны) (*А* — фотография любезно предоставлена *H. Sturm*; *Б* — по *Cuénot L. 1949. 19*: *Les Onycophores.* В кн.: *Grassé P.-P.* (*Ed.*): *Traité de Zoologie. Vol. 6. Masson et Cie, Paris. Pp. 3—75*; *В* — по *Bouvier* из *Cuénot*)

последовательного, посегментного расположения придатков на теле, отсутствуют (см. рис. 15.1, *А*). Тагмозис выражен слабо, маленькая голова на переднем конце тела почти сливается с длинным туловищем.

Туловище снабжено сегментарными придатками, количество которых варьирует от 13 до 43 пар; еще три пары придатков расположены на голове. Все придатки на туловище представлены одинаковыми одноветвистыми, короткими и мясистыми конечностями (см. рис. 15.1, *Б*). Они имеют форму конуса, не расчленены, обладают внутренней мускулатурой и называются **лобоподами**[1]. Своим строением напоминающие простой мешок и лишенные членистости лобоподы — это самые необычные конечности, присущие лишь онихофорам и тардиградам. У самцов меньше ножек, чем у самок. Ножки могут сгибаться в любом месте. Каждая ножка заканчива-

http://jurassic.ru/

ется парой склеротизованных **коготков**, откуда и произошло название Onychophora, т.е. «несущие коготки». Ножки покрыты многочисленными сенсорными папиллами. На субстрат каждая конечность опирается несколькими колючими подушечками, расположенными у основания коготков.

На вентральной стороне в основании каждой ножки находится **коксальный орган** (называемый также коксальным пузырьком, везикулой или коксальным мешком) (рис. 15.1, *В*). Коксальные органы могут выворачиваться и, по-видимому, приспособлены для собирания воды с поверхности субстрата. Подобными структурами обладают и некоторые многоножки. У ряда видов в основании ножек находятся **круральные** (или голенные) **железы** эктодермального происхождения. Секрет этих желез выводится наружу через **круральные папиллы** (см. рис. 15.1, *В*), расположенные на вентральной стороне ноги.

Голова несет три пары придатков (см. рис. 15.1, *Б*). Первая пара — это кольчатые чувствительные антенны. Вторая пара представлена острыми, склерозированными когтевидными **мандибулами**, которые залегают глубоко в ротовой полости[2] и участвуют в измельчении добычи. Третья пара придатков — **ротовые папиллы**, на поверхности которых открываются протоки двух больших **слизистых желез**[3] (см. рис. 15.3, *Б*). Слизистые железы — это модифицированные круральные железы. Молочно-белая слизь, выбрасываемая из папилл, используется для обволакивания добычи и защиты от хищников. Гомология между антеннами, мандибулами и ротовыми папиллами онихофор и головными придатками их членистоногих родственников неясна[4].

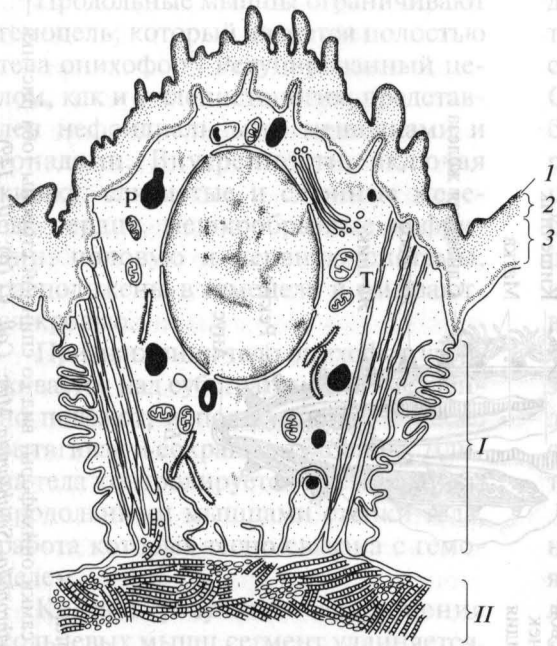
СТЕНКА ТЕЛА И ЛОКОМОЦИЯ

Тело онихофор покрыто тонкой хитиновой кутикулой, или экзоскелетом (рис. 15.2, *А*). Хотя кутикула онихофор гибкая и проницаемая, по составу и строению она напоминает кутикулу членистоногих. Кутикула построена из α-хитина и белка. В ней хорошо выделяются два основных слоя: тонкая наружная эпикутикула и залегающая под ней прокутикула. Последняя в свою очередь подразделяется на экзо- и эндокутикулу. Экзокутикула и внешний слой эпикутикулы содержат задубленые белки. Кутикула хорошо проницаема для воды, что предопределяет необходимость поселения онихофор в местах обитания с высокой относительной влажностью. Онихофоры часто линяют, иногда до двух раз в неделю на протяжении всей жизни, которая длится до шести лет. По всей поверхности тела кутикула тонкая и гибкая, никаких склеротизованных пластинок нет. Благодаря этому онихофоры могут протискиваться в узкие щели. Кутикула и линька членистоногих подробно рассмотрены в гл. 16.

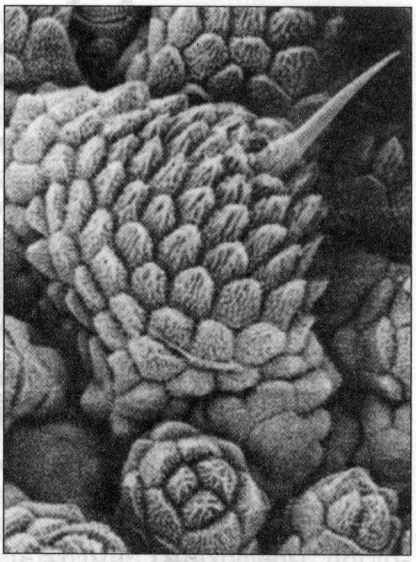
Кутикула секретируется однослойным эпидермисом (см. рис. 15.2, *А*). Мышцы прикрепляются к ней с помощью тонофиламентов, пронизывающих эпидермис (см. рис. 15.2, *А*). В клетках эпидермиса имеется большое количество пигментных гранул разного цвета. Онихофоры могут быть окрашены в синий, зеленый, оранжевый или черный цвет, а папиллы и чешуйки придают поверхности их тела бархатистую, переливчатую окраску.

Под эпидермисом находится толстый слой соединительной ткани. Он в основном состоит из слоев коллагеновых фибрилл, расположенных в виде

http://jurassic.ru/



А



Б

Рис. 15.2. Onychophora:

А — эпидермальная клетка *Peripatus acacioi.*; видны три слоя наружной кутикулы: эпикутикула (*1*), экзокутикула (*2*) и эндокутикула (*3*), *I* — эпидермис, *II* — соединительная ткань, Т — тонофиламенты, прикрепляющие мышечный слой к кутикуле, Р — пигментная гранула; *Б* — микрофотография участка поверхности тела *Peripatopsis moseleyi*, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа; видны большая папилла с терминальной сенсорной щетинкой и несколько маленьких папилл без щетинок, папиллы покрыты чешуйками (*А* — по *Lavallard* из *Storch V. 1984. Onychophora.* В кн.: *Bereiter-Hahn J., Matoltsy A. G. & Richards K. S. Biology of the Integument. 1. Invertebrates. Springer-Verlag, Berlin. P. 704*; *Б* — СЭМ, с любезного разрешения *Storch V. and Ruhberg H. 1977. Fine structure of the sensilla of* Peripatopsis moseleyi. *Cell. Tiss. Res. 177:539—553*)

ортогональной решетки. Часть фибрилл ориентирована параллельно, другая часть — перпендикулярно длинной оси тела.

Под соединительнотканной прослойкой залегают три сплошных слоя гладких неспециализированных мышц (рис. 15.3, *А*). Самое наружное положение занимает слой кольцевых мышц, который непосредственно примыкает к соединительной ткани. Самый внутренний слой состоит из продольно ориентированных мышечных волокон. Между этими двумя главными слоями залегает более тонкий слой, образованный диагональными мышцами. Дорсовентральные мышцы разделяют гемоцель на отделы — два латеральных и один срединный. Мышцы стенки тела продолжаются в конечности и обеспечивают их подвижность. Большинство признаков, характеризующих организацию стенки тела онихофор, за исключением присущей им хитиновой кутикулы и связанной с этим способности к линьке, встречаются и у других мягкотелых двусторонне-симметричных животных, в частности у кольчатых червей, и не свойственны артроподам.

http://jurassic.ru/

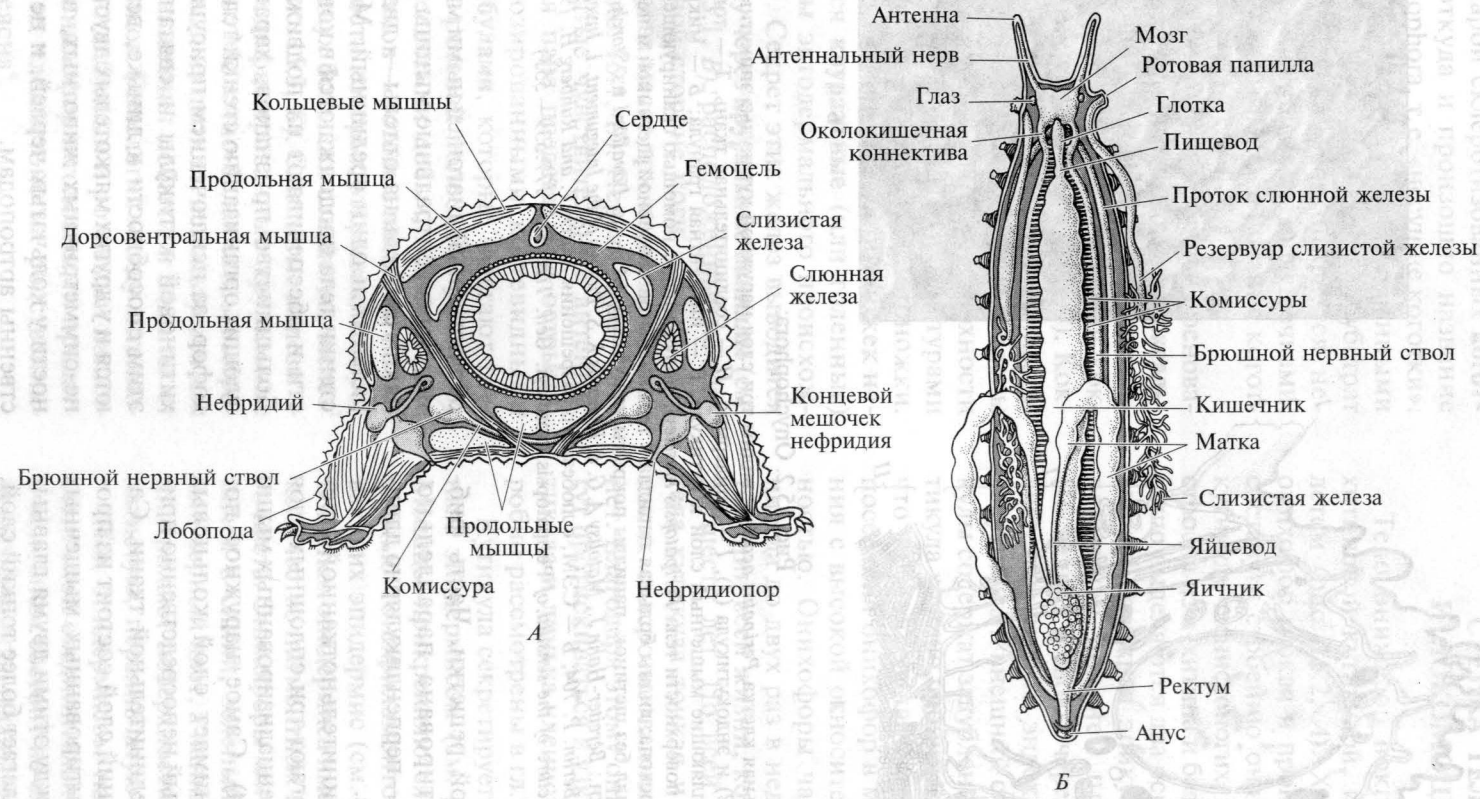


Рис. 15.3. Onychophora:

А — схема поперечного среза через тело онихофоры; *Б* — внутреннее строение самки онихофоры, вид со спинной стороны (оба рисунка — по *Snodgrass R. E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. Smithsonian Misc. Coll. 97 (6): 50—149*)

Продольные мышцы ограничивают гемоцель, который является полостью тела онихофор[5]. Редуцированный целом, как и у членистоногих, представлен нефридиальными мешочками и гонадами. Внутренности, включая кишку, слизистые и слюнные железы, сердце, мешкообразные нефридии, половую и нервную системы, расположены в гемоцеле и омываются кровью.

При движении тело онихофор удерживается над субстратом. Они медленно ползают, используя ноги, а также вытягивая и сокращая туловище. Длина тела контролируется кольцевыми и продольными мышцами стенки тела, работа которых тесно связана с гемоцелем.

Когда в результате сокращения кольцевых мышц сегмент удлиняется, обе ножки этого сегмента отрываются от субстрата и перемещаются вперед, совершая, таким образом, возвратное движение. Эффективное, или рабочее, движение осуществляется при укорочении сегмента, что обусловлено сокращением продольных мышц. Обе конечности одного сегмента совершают эффективное движение одновременно, а не по очереди, как это имеет место у большинства ползающих членистоногих животных.

ПИТАНИЕ

Онихофоры питаются мелкими членистоногими. Из расположенных на ротовых папиллах выводных пор выводится секрет двух слизистых желез. Струйки слизи могут выбрасываться на расстояние до 15 см. Белковая слизь обволакивает добычу и под воздействием воздуха практически сразу же подвергается денатурации, в результате чего становится клейкой, правда, всего лишь на короткий промежуток времени. К гидрофобной кутикуле самих онихофор слизь не прилипает. Слизистые железы представляют собой большие, ветвящиеся органы, расположенные в средней части гемоцеля (рис. 15.3, *Б*). От каждой железы берет начало толстый проток, служащий хранилищем для неиспользованной слизи. Заканчиваются протоки выводными порами на ротовых папиллах. По своему происхождению слизистые железы — это всего лишь модифицированные круральные железы сегмента, на котором развиваются ротовые папиллы.

Рот расположен субтерминально, на дне небольшой пребуккальной ямки на вентральной поверхности головы (см. рис. 15.1, *Б*). Вход в ямку окружен губами[6]. Онихофоры, поглощая добычу, обычно раздирают ее мандибулами и при этом обильно смачивают слюной, содержащей гидролитические ферменты и слизь. Слюну секретируют две слюнные железы, которые общим протоком открываются в самый передний конец передней кишки. Слюнные железы возникли из модифицированных нефридиев головных сегментов. Соответственно они состоят из концевого мешочка, несущего подоциты, и выводного протока. Самый первый этап переваривания пищи можно трактовать как наружное пищеварение.

Пищеварительный тракт состоит из передней, средней и задней кишок. Передняя кишка, которая включает глотку и пищевод, выстлана эпидермальным эпителием, секретирующим кутикулу. Рот открывается в мускулистую глотку, действующую по принципу насоса (см. рис. 15.3, *Б*). Глотка закачивает частично переваренную жидкую пищу через пищевод в среднюю кишку. Протяженная средняя

http://jurassic.ru/

кишка тянется почти по всей длине туловища, а ее гастродермис способен и адсорбировать пищевые вещества, и секретировать пищеварительные ферменты. Средняя кишка имеет энтодермальное происхождение и, следовательно, лишена кутикулярной выстилки. **Перитрофическая мембрана**, похожая на аналогичное образование насекомых и ракообразных, одевает пищевую массу по мере выхода последней в среднюю кишку. Это защищает нежные стенки средней кишки от механических повреждений. Задняя, или прямая, кишка имеет эктодермальное происхождение и выстлана кутикулой. Прямая кишка открывается наружу анальным отверстием, расположенным вентрально на заднем конце тела животного (см. рис. 15.1, *B*).

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ, ДЫХАНИЕ И ВЫДЕЛЕНИЕ

Кровеносная система онихофор (см. рис. 15.3, *A*), подобно членистоногим, представлена обширным гемоцелем и не содержит капилляров. Сердце имеет вид мускулистой, дорсально расположенной трубки с парными сегментарными остиями. Его передний конец открывается в гемоцель, однако неизвестно, открыт или замкнут его задний конец. Кровеносные сосуды отсутствуют или иногда представлены парой антеннальных артерий, так что кровеносную систему онихофор можно считать открытой. Стенка сердца состоит из однослойного мышечного эпителия, подостланного базальной пластинкой, и обильно снабжена трахеями.

Гемоцель онихофор — это обширная, заполненная кровью полость, в которой располагаются внутренние органы. Подобно гемоцелю артропод, он разделен перфорированной горизонтальной диафрагмой, или околосердечной перегородкой, на **дорсальный перикардиальный синус** и **вентральный перивисцеральный синус** (см. рис. 16.7). Перикардиальный синус окружает сердце, а более обширный перивисцеральный синус окружает остальные внутренние органы. Кровоток почти такой же, как и у членистоногих. Во время диастолы кровь из перикардиального синуса поступает в сердце через остии. Во время систолы кольцевые мышцы сердца сокращаются, остии закрываются, и кровь изливается из переднего конца сердца в перивисцеральный отдел гемоцеля. Здесь она омывает находящиеся в гемоцеле ткани и органы и возвращается через перфорированную диафрагму в перикардиальный синус, а оттуда через остии в сердечную полость. Бесцветная кровь лишена дыхательных пигментов, но содержит нефроциты и амебоциты (гемоциты).

Органы дыхания — трубчатые, наполненные воздухом **трахеи**, которые собраны в пучки и доставляют кислород прямо к тканям. Пучки трахей разбросаны по всему телу, но особенно много их в дорсальном отделе. Каждый пучок начинается на поверхности тела коротким трубчатым углублением, или атриумом. На дне атриума расположены многочисленные крошечные отверстия, **дыхальца**, каждое из которых ведет в одну узкую, неветвящуюся трахею. Сами трахеи имеют вид тоненьких трубочек, менее 3 мкм диаметром, выстланных исключительно тонкой кутикулой. Один сегмент тела может нести до 75 таких пучков.

Сегментарные экскреторные органы — это парные **мешкообразные нефридии**. Каждый нефридий состоит из концевого мешочка, несущего подоциты, и выводного протока, открываю-

http://jurassic.ru/

щегося нефридиопором (см. рис. 15.3, *А*). Концевой мешочек по происхождению представляет собой дериват целома, соответственно его крошечная по объему полость — это остаток целомической полости. Проток же является производным метанефридия, у онихофор нефростом протока несет реснички[7]. У кольчатых червей нефростом тоже несет реснички, тогда как у артропод они отсутствуют. В этом отношении нефридий онихофор представляет собой переходную стадию между кольчатыми червями и членистоногими. Нефридиопоры располагаются на вентральной стороне, у основания ног (см. рис. 15.1, *В*). Почти все сегменты туловища содержат по два нефридия.

Нефридии онихофор функционируют так же, как у артропод. Ультрафильтрация из гемоцеля в нефридий осуществляется в концевом мешочке, в протоке же протекают процессы реабсорбции и секреции. Некоторые железы, например слюнные железы и задние мужские дополнительные генитальные (анальные) железы, представляют собой модифицированные нефридии.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Нервная система лестничного типа напоминает аналогичные нервные системы аннелид и артропод. Она состоит из дорсального мозга, окружающих кишку коннективов и двух вентральных нервных стволов, соединенных комиссурами (см. рис. 15.3, *А*, *Б*). У зародыша нервная система развивается из серии парных эктодермальных пластинок.

Цефализация нервной системы у онихофор выражена слабо, лишь в мозге выявляется несколько бóльшая концентрация нейронов. Как и у аннелид, мозг состоит из двух долей, или полушарий, и в голове располагается дорсально. Нет никаких признаков того, что мозг взрослых особей представляет собой характерный для членистоногих синцеребрум (мозг, состоящий из трех частей), хотя у эмбрионов онихофор подобный мозг был обнаружен. От мозга отходят около 15 пар нервов, образованных отростками и сенсорных, и моторных нейронов. Главные из этих нервов — антеннальные и оптические чувствительные нервы, идущие соответственно к антеннам и глазам. Околокишечные коннективы[8] отходят от заднего конца мозга и тянутся по вентральной стороне тела в виде продольных вентральных стволов, несущих метамерно расположенные ганглии. У онихофор в передней части тела сегментарные ганглии не образуют никаких скоплений, что обычно характерно для артропод.

Парные вентральные нервные стволы расположены на большом расстоянии друг от друга (см. рис. 15.3, *А*). Парные сегментарные ганглии (нейромеры) не вздуты и, следовательно, плохо заметны. Ганглии одной пары соединены друг с другом 9 или 10 поперечными комиссурами (см. рис. 15.3, *Б*). К конечностям и стенке тела от стволов отходят смешанные (сенсорные и моторные) нервы.

Онихофоры обладают **сенсиллами** нескольких типов. Каждая сенсилла, как и у членистоногих, состоит из специализированного участка кутикулы и связанных с ним сенсорных нейронов. Тело покрыто чувствительными папиллами (это упоминавшиеся ранее крупные папиллы), несущими на конце сенсорную щетинку, которая связана с расположенными внутри самой папиллы соответствующими

http://jurassic.ru/

сенсорными нейронами (см. рис. 15.2, *Б*). Сенсиллам приписывается функция механорецепторов. Другие сенсиллы, располагающиеся на губах и антеннах, выполняют функции хеморецепторов. В некоторых сенсиллах реснички модифицированы: расположение их микротрубочек не соответствует типичной формуле 9 +2.

Два маленьких глаза располагаются по одному у основания антенн. Это неинвертированные глазки, включающие хитиновую линзу, роговицу и сетчатку. Последняя состоит из фоторецепторных и пигментных клеток. Собственно фоторецепторные клетки представляют собой модифицированные ресничные клетки, с мембраной ресничек которых связан фоточувствительный пигмент. В онтогенеза глаза закладываются как впячивания эпидермы и иннервируются от передней части мозга.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Онихофорам свойственны раздельнополость и половой диморфизм. Самки у них крупнее самцов. Гонады представляют собой парные дериваты целома. С единственным гонопором, расположенным вентрально на заднем конце тела, их связывают два гонодукта (целомодукта) (см. рис. 15.1, *В*). Оплодотворение внутреннее, сперма переносится в сперматофорах[9].

Женская половая система состоит из исходно парных яичников, которые, однако, тесно объединяются по средней линии (см. рис. 15.3, *Б*). Эта объединенная женская гонада прикреплена к горизонтальной диафрагме. Парные женские гонодукты соединяют гонаду с единственным гонопором, который расположен вентрально на заднем конце тела. У живородящих видов каждый гонодукт дифференцирован на проксимальный яйцевод и дистальную матку (см. рис. 15.3, *Б*). Матки, объединяясь, образуют общее влагалище, которое и открывается наружу женским половым отверстием (гонопором). Яйца вынашиваются в матках, которые одновременно могут содержать много эмбрионов. У видов, откладывающих яйца, самки имеют семяприемник для хранения спермы, а их гонопор открывается на конце большого яйцеклада.

Проксимальные отделы мужской половой системы парные, а вот ее дистальная часть представлена одним набором органов. Семенники, семенные пузырьки и семявыносящие канальцы парные и не сливаются. Объединившись, канальцы дают начало единому семяпроводу, который расширяется и переходит в семяизвергательный канал. Последний открывается мужским гонопором вентрально на заднем конце тела (см. рис. 15.1, *В*). Жгутики сперматозоидов сохраняют типичную аксонему (9 +2).

Перенос сперматофоров варьирует в зависимости от вида. У некоторых онихофор (например, у южноамериканского *Peripatopsis*, лишенного семяприемников) сперматофоры прикрепляются к наружной поверхности тела самки. Амебоциты из крови самки секретируют ферменты, гидролизующие ткани стенки тела непосредственно под сперматофором. Через образовавшееся отверстие сперматозоиды поступают в гемоцель и перемещаются к яичнику, в котором и происходит оплодотворение. У других онихофор (например, у *Peripatus*) сперматофор помещается непосредственно в женский гонопор. Детали процесса переноса спермы у онихофор, обладающих семяприемниками, пока непонятны. Самцы представителей некоторых так-

http://jurassic.ru/

сонов обладают структурой, напоминающей пенис, но никто не видел, как он функционирует. Самцы также имеют две пары дополнительных половых желез (задняя пара — это анальные железы), протоки которых открываются рядом с гонопором (см. рис. 15.1, *В*).

Дробление может быть поверхностным (интралецитальным), что характерно для членистоногих, и полным (голобластическим). Тип дробления зависит от количества желтка в яйце. Спиральное дробление у онихофор не отмечено.

Некоторые онихофоры откладывают яйца, но для большинства видов характерно либо матротрофное, либо лецитотрофное живорождение (см. примеч. 6 к гл. 4. — *Примеч. ред.*). Считается, что откладка яиц — это примитивный признак Onychophora. Живорождение в этой группе возникло вторично. У живородящих видов развивающиеся эмбрионы находятся в матке, взрослая самка отрождает ювенильных особей. Продолжительность вынашивания эмбрионов может достигать года и более. У одних видов в матке находятся разновозрастные эмбрионы, у других же они все могут быть одного возраста.

У матротрофных живородящих онихофор яйца, как правило, крошечные и лишены желтка. Развивающийся зародыш усваивает продукты секреции маточного эпителия. Желток, таким образом, не влияет на дробление, которое в этом случае всегда является голобластическим, а не поверхностным. Для транспорта продуктов секреции от маточного эпителия к эмбриону между ними может возникать и тканевое соединение (**плацента**). Если плацента отсутствует, секреторные продукты выделяются непосредственно в просвет матки и там поглощаются эмбрионом.

У лецитотрофных живородящих видов эмбрионы также развиваются в матке, но питаются желтком, который в небольшом количестве присутствует в яйцах. В этом случае имеет место поверхностное дробление.

Яйцекладущие онихофоры имеют крупные, богатые желтком яйца, заключенные в хитиновую скорлупку. Для них всегда характерно поверхностное дробление. Развитие эмбриона у таких видов протекает вне тела матери без каких-либо проявлений с ее стороны заботы о потомстве.

РАЗНООБРАЗИЕ ONYCHOPHORA

Группа Onychophora включает два аллопатрических таксона одинакового ранга.

Peripatopsidae[F]**.** Относительно примитивные онихофоры. Распространены в умеренных широтах Южного полушария (Австралия, Тасмания, Новая Зеландия, Южная Африка и Чили). Имеют 14—15 пар конечностей. Слюнные железы лишены резервуаров. Коксальные органы отсутствуют, круральные железы есть у обоих полов. Гонопор располагается между ножками последней пары. Яичник содержит экзогенные яйца (фолликулы яичника выдаются в гемоцель), плацента не образуется. *Cephalofovea*, *Euperipatoides*, *Metaperipatus*, *Occiperipatoides*, *Ooperipatellus*, *Paraperipatus*, *Peripatopsis*, *Peripatoides.*

Peripatidae[F]. Вторично специализированные формы. Распространены по всему тропическому поясу (Малайзия, Борнео, бассейн реки Конго, Вест-Индия, Центральная Мексика, Центральная Америка и север Южной Америки). Намного боль-

http://jurassic.ru/

ше конечностей (от 22 до 43 пар). Коксальные органы имеются, круральные железы есть только у самцов. Слюнные железы имеют резервуар. Гонопор располагается между ножками предпоследней пары; яичник содержит эндогенные яйца. У некоторых образуется плацента. *Macroperipatus*, *Oroperipatus*, *Peripatus*, *Typhloperipatus*.

ФИЛОГЕНИЯ ONYCHOPHORA

Онихофоры — это монофилетический таксон, представителей которого объединяют следующие признаки: наличие мандибул на втором головном сегменте и ротовых папилл со слюнными железами на третьем; широко расставленные нервные стволы, связанные многочисленными сегментарными комиссурами; пучки трахей. Наличие слюнных желез в третьем головном сегменте, возможно, возникших из нефридиев, является плезиоморфией панартропод. Онихофоры как самостоятельная эволюционная веточка наземных организмов обособились, скорее всего, от какого-то уже относившегося к панартроподам предка, жившего в кембрии.

Особенности строения онихофор свидетельствуют об их близком родстве как с кольчатыми червями, так и с членистоногими животными, однако с последними они связаны теснее. У представителей таксона встречаются признаки Annelida, которых лишены Arthropoda, признаки, общие для этих двух таксонов, и, наконец, признаки, свойственные членистоногим и отсутствующие у кольчатых червей.

1. Общие признаки онихофор и кольчатых червей: мышцы стенки тела представлены сплошными, неспециализированными слоями; кутикула тонкая, гибкая, лишенная склеротизованных щитков; тагмозис выражен слабо; в составе простого мозга отсутствуют нейромеры, имеющие сегментарное происхождение; тело червеобразное.

2. Общие признаки онихофор, кольчатых червей и членистоногих животных: сегментированное тело; наличие парных сегментарных придатков; парные сегментарные метанефридии или их производные; нервная система лестничного типа с дорсально расположенным мозгом и двумя вентральными нервными стволами, несущими ганглии.

3. Общие признаки онихофор и членистоногих: наличие экзоскелета, смена которого осуществляется путем линек; экзоскелет из α-хитина и неколлагенового белка; целом редуцирован, его дериваты преобразовались в гонады и нефридиальные мешочки; открытая кровеносная система, сердце с остиями; гемоцель разделен горизонтальной перегородкой на перикардиальный и перивисцеральный синусы; наличие специализированных придатков (мандибул), участвующих в процессе питания; для дыхания используются трахеи; поверхностное дробление. В настоящее время большинство зоологов считают, что онихофоры, членистоногие и тардиграды являются родственными группами, и объединяют их в монофилетическом таксоне Panarthropoda.

Онихофор часто рассматривают как промежуточное звено между кольчатыми червями и членистоногими. Если молекулярные и другие данные не подтвердят эволюционное родство кольчатых червей и артропод, то сходство между онихофорами и кольчатыми червями придется рассматривать как результат конвергенции. Если же общим предком Protostomia было сег-

http://jurassic.ru/

ментированное целомическое животное, то общие признаки онихофор и кольчатых червей следует считать симплезиоморфиями.

Обладающие мягким телом онихофоры плохо подвергаются фоссилизации (окаменению), они живут в таких местах, где образование окаменелостей вообще затруднено. Оба обстоятельства привели к тому, что бесспорных ископаемых остатков онихофор, которые могли бы помочь в исследовании родственных связей этого таксона, в действительности очень мало. Некоторые кембрийские ископаемые (например, *Aysheaia*, *Hallucigenia* и *Onychodyction*), возможно, обитали в море и позднее дали начало наземным онихофорам.

Филогенетическая система Onychophora

Onychophora
- Peripatopsidae
- Peripatidae

TARDIGRADA[P]

Тардиграды, или тихоходки[10], — это крошечные многоклеточные животные (рис. 15.4). Говоря о живых тихоходках, трудно удержаться от эпитетов «прелестные» или «симпатичные». Они похожи на маленьких плюшевых мишек, когда взбираются на песчинки или листики мха, используя для этого четыре пары своих коротких ножек. Обычно длина их тела колеблется от 100 до 150 мкм, но гигантский *Macrobiotus* — «гризли» среди тардиград — достигает 1,5 мм в длину. Хотя тихоходки широко распространены в разных водных и полуводных местах обитания, заметить их не легко в связи с маленькими размерами и скрытным образом жизни. Эволюционные связи тардиград в настоящее время неизвестны. Они имеют признаки сходства с циклоневралиями (см. гл. 22. — *Примеч. ред.*) и членистоногими. Видимо, эти организмы ближе к членистоногим, хотя убедительные доказательства этого пока не были приведены. Приблизительно для 800 известных видов тардиград характерны морские, пресноводные, а иногда и влажные наземные места обитания. Все они, за исключением одного вида, принадлежат к таксонам Heterotardigrada и Eutardigrada. Третий таксон, Mesotardigrada, включает лишь один род *Thermozodium* (Япония) из горячего источника. Впоследствии этот источник был уничтожен землетрясением.

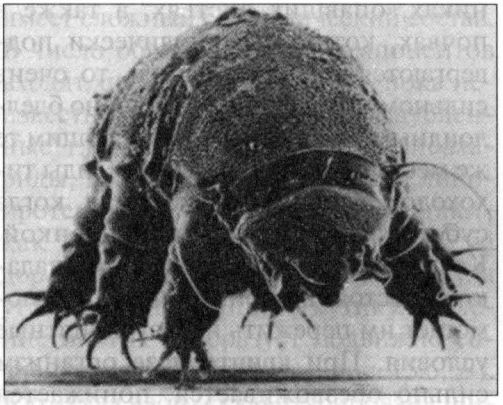


Рис. 15.4. Tardigrada.

Микрофотография гетеротардиграды *Echiniscus arctomys*, сделанная с помощью сканирующего электронного микроскопа, вид спереди. Рот находится на конце переднего выступа, похожего на рыльце

Тихоходок можно обнаружить в разных водных или просто очень сырых местах. Это типичные члены морских песчаных интерстициальных сообществ. Некоторые тардиграды живут в горячих источниках, а некоторые — на ледниках. Многие обитают в пресной или морской воде, не меньше форм можно встретить в наземных мхах, лишай-

http://jurassic.ru/

никах, опавших листьях, а также в почвах, которые периодически подвергаются то пересыханию, то очень сильному увлажнению. Подобно бделлоидным коловраткам, заселяющим те же места обитания, наземные виды тихоходок активны только тогда, когда субстрат покрыт водяной пленкой. Когда пленка испаряется, они впадают в состояние криптобиоза, что помогает им пережить неблагоприятные условия. При **криптобиозе** организм сильно обезвоживается, понижается уровень метаболизма и повышается устойчивость к действию неблагоприятных факторов, например отсутствию воды или крайним значениям температур. Такая сморщенная, не проявляющая никакой активности и находящаяся в состоянии криптобиоза тихоходка (эта стадия часто называется «бочонком») (см. рис. 15.6, *Д*) может оставаться живой очень долгое время. Тардиграды живут до десяти, а иногда и до ста лет, переживая в течение этого времени смену периодов активности и криптобиоза. Криптобиоз облегчает также распространение, поскольку «высушенные» тихоходки легко переносятся ветром и животными.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Двусторонне-симметричное цилиндрическое тело тихоходок обычно немного вздуто (рис. 15.5). На первый взгляд кажется, что оно состоит из пяти сегментов: короткой, образованной одним сегментом головы и туловища, включающего четыре сегмента. Однако истинная сегментация снаружи почти не различима. В состав головы на самом деле может входить три

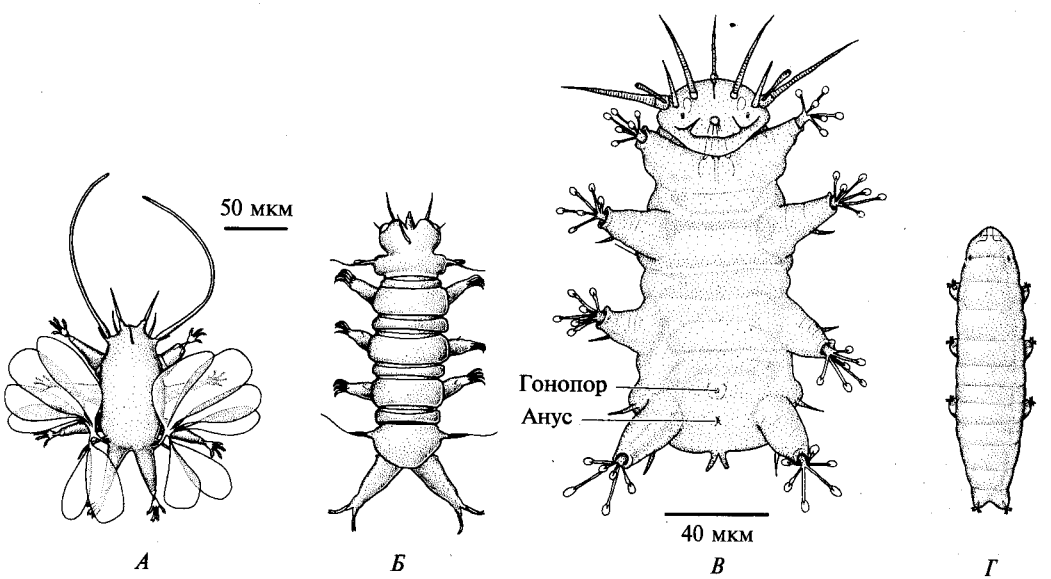


Рис. 15.5. Tardigrada:

А—В — морские гетеротардиграды: *А* — *Tanarctus velatus*, *Б* — *Megastugarctides orbiculatus*, *В* — *Batillipes noerrevangi*; *Г* — *Macrobiotus hufelandi* (Eutardigrada) (*А*, *Б* — из *McKirdy D., Schmidt P. & McGinty-Bayly M. 1976. Interstitielle Fauna from Galapagos. XVI. Tardigrada. Microfauna Meeresbodens 58: 1—43*; *В* — из *Kristensen R. M. 1981. Sense organs of two marine arthrotardigrades. Acta Zool. 62: 27*; *Г* — по *Higgins* из *Nelson D. R. 1982a. Developmental biology of the Tardigrada.* В кн.: *Harrison F. W. & Cowden R. R.* (*Eds.*): *Developmental Biology of Freshwater Invertebrates. Alan R. Liss, New York*, с изменениями)

http://jurassic.ru/

сегмента, а туловища — четыре или пять. Поперечные складки кутикулы обманчивы и не соответствуют границам настоящих сегментов.

Каждый сегмент туловища несет пару коротких ножек, напоминающих ножки онихофор. На конце каждой ножки располагаются от четырех до восьми втяжных коготков или прикрепительных дисков (см. рис. 15.5). Как и у онихофор, конечности подобного типа называются лобоподами. В составе ножки с некоторым трудом можно выделить едва различимые отделы, иногда называемые коксой, или тазиком, и бедром. Внутри ножек располагаются короткие внутренние мышцы. Ножки многих морских видов могут телескопически выдвигаться и складываться.

СТЕНКА ТЕЛА

Тонкая стенка тела состоит только из двух слоев. Один из них — однослойный эпидермис (рис. 15.6, *Б*), для которого характерна **эутелия**. Это означает, что он образован постоянным и генетически предопределенным количеством клеток. Многие ткани тардиград эутеличны, что, возможно, объясняется малыми размерами этих животных. Эутелия является характерным признаком также некоторых очень маленьких гнатифер и циклоневралий, таких как коловратки и нематоды. Тихоходки лишены подвижных ресничек, что свойственно также нематодам и членистоногим.

Эпидермис секретирует кутикулу (экзоскелет), в свою очередь состоящую из четырех слоев. Они залегают в следующем порядке: снаружи расположена эпикутикула, далее следуют экзокутикула и мезокутикула и, наконец, самый внутренний слой — эндокутикула (см. рис. 15.6, *Б*). Кутикула имеет сложный биохимический состав. В число образующих ее компонентов входят хитин (какого типа — пока неизвестно), задубленные и незадубленные гликопротеины, мукополисахариды, полисахариды, липиды и липопротеины. У панцирных видов, таких как *Echiniscus* и *Megastygarctides*, на дорсальной поверхности тела кутикула утолщена, напоминает кутикулу членистоногих и образует подвижно сочлененные склериты (см. рис. 15.5, *Б*). Кутикула часто скульптурирована шипиками, бугорками, порами или другими образованиями подобного типа (см. рис. 15.4).

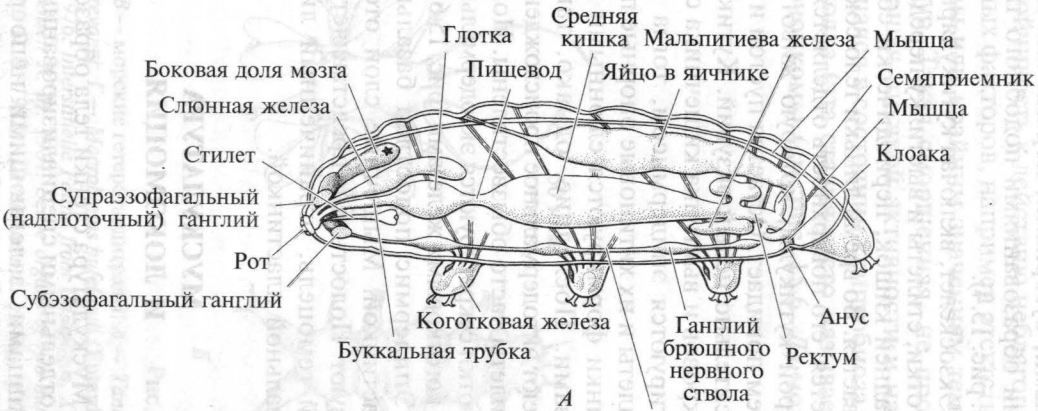
Экзоскелет, включая кутикулярные коготки, стилеты и выстилку передней и задней кишок, периодически сбрасывается. Во время линьки тело сокращается, его поверхность отделяется от старой кутикулы, которую животное затем покидает. Остается пустой и относительно целый экзувий. Кутикула покровов и выстилка кишечника секретируются эпидермисом, тогда как стилеты и их хитиновые опорные пластинки формируются слюнными железами. Последние, однако, также имеют эктодермальное происхождение. Стилеты часто обызвествлены. Новые коготки секретируются эктодермальными коготковыми железами (рис. 15.6, *А*).

Эпидермис подостлан базальной пластинкой. Мышечные слои отсутствуют. Полость тела представляет собой гемоцель, ограниченный лишь базальной пластинкой.

МУСКУЛАТУРА И ЛОКОМОЦИЯ

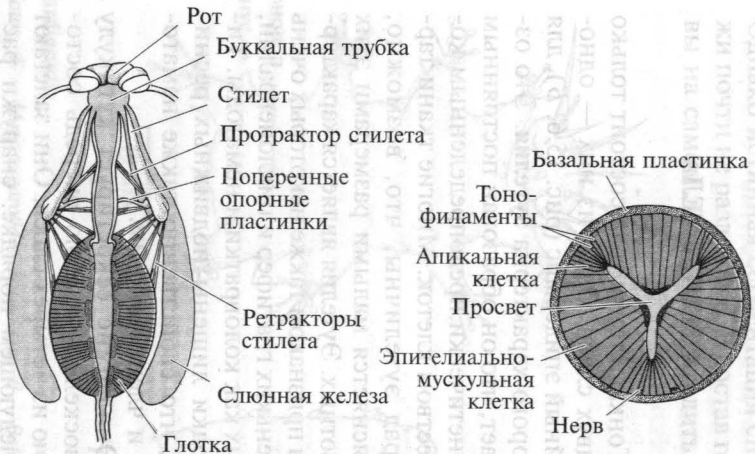
Мускулатура стенки тела образована отдельными специализированными мышцами, залегающими непосредственно в туловище и конечностях.

http://jurassic.ru/



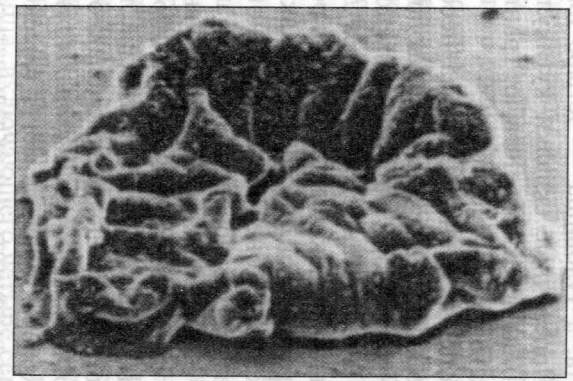
А

Б



В

Г



Д

http://jurassic.ru/

Рис. 15.6. Tardigrada:

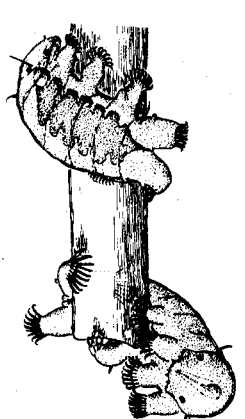
А — *Macrobiotus hufelandi* (Eutardigrada). Вид сбоку; *Б* — срез через кутикулу и эпидермис *Batillipes noerrevangi*; *В* — строение передней кишки, вид со спинной стороны; *Г* — поперечный срез эпителиально-мускульной глотки; *Д* — высохшая, находящаяся в криптобиозе тихоходка *Macrobiotus hufelandi* (*А* — из *Cuénot L. 1949. Les Tardigrades*; *В* — *Grassé P.-P.* (*Ed.*): *Traité de Zoologie. Vol. 6. Masson et Cie, Paris*, с изменениями; *Б* — из *Kristensen R.M. 1976. On the fine structure of Batillipes noerrevangi Kristensen 1976. Zool. Anz. Jena 197*: *129—150*, с изменениями; *В* — скомбинировано по *Pennak R.W. 1978. Fresh-Water Invertebrates o North America. 2nd Edition. John Wiley & Sons, New York*, и *Kristensen R.M. 1982. The first record of cyclomorphosis in Tardigrada based on a new genus and species from Artic meiobenthos. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 20*: *249—270*; *Д* — электронно-микроскопическая фотография из *Greven H. 1971. On the morphology of tardigrades*: *A stereoscan study of* Macrobiotus hufelandi *and* Echiniscus testudo. *Forma Functio 4*: *283*—302)

Подобно тому, как это имеет место у членистоногих, и в противоположность онихофорам сплошные слои мышц в стенке тела отсутствуют. Гладкие мышцы представлены обособленными удлиненными пучками, которые прикрепляются к внутренней поверхности кутикулы (см. рис. 15.6, *А*). Сходно с артроподами и онихофорами, мышцы прикрепляются к кутикуле с помощью тонофиламентов, пронизывающих эпидермальные клетки. Мышечные клетки окружены базальной пластинкой, которая выстилает гемоцель.

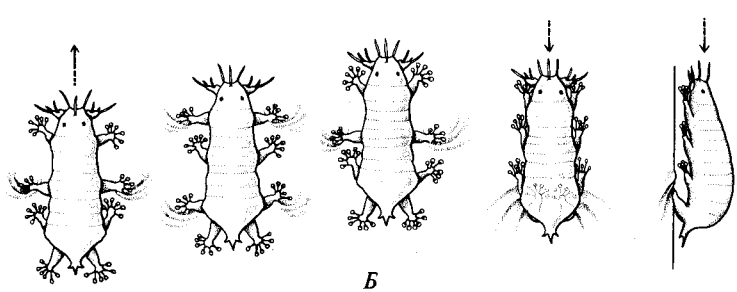
Сокращение мышц вызывает сжатие тела и конечностей. Этому противодействует гемоцель, играющий роль гидроскелета. Тихоходки передвигаются медленно переставляя ножки и зацепляясь за субстрат коготками или прикрепительными дисками. Первые три пары ножек используются для движения вперед, последняя пара обеспечивает движение назад или прикрепление к субстрату (рис. 15.7). Коготки последней пары ножек смотрят вперед, в противоположность коготкам первых трех пар конечностей.

ПОЛОСТЬ ТЕЛА

Хотя гонада, по-видимому, является дериватом целома, основная полость тела представляет собой обширный компартмент соединительной ткани, или гемоцель[11]. Он заполнен бесцветной кровью, содержащей гемоциты.



А



Б

Рис. 15.7. Tardigrada:

А — тихоходки, заползающие на нить водоросли; *Б* — передвижение по поверхности (предметное стекло) морской интерстициальной тихоходки (*Batillipes*) (*А* — из *Marcus E. 1929. Tardigrada*; *Б* — в кн.: *Bronn H.G.* (*Ed.*): *Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd 5, Abt. IV. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt. Pp. 1—608*)

http://jurassic.ru/

Большая часть гемоцеля занята этими клетками, которые запасают питательные вещества и обладают фагоцитарной активностью. Гемоциты могут прикрепляться или свободно плавать в гемоцеле. Сердца нет, и циркуляция крови в гемоцеле осуществляется благодаря движениям тела и конечностей. Ткани (мышцы, эпидермис и нейроны, но не гемоциты), выступающие в гемоцель или примыкающие к нему, изолированы от его просвета тонкими базальными пластинками.

ПИТАНИЕ

Большинство тардиград питается цитоплазмой растительных клеток. Живущие в почве тардиграды поглощают водоросли, а возможно, и детрит. Некоторые же виды поедают нематод или других микроскопических почвенных животных, в том числе и других тихоходок.

Пищеварительный тракт включает эктодермальные переднюю и заднюю кишки и соединяющую их энтодермальную среднюю кишку. Передняя и задняя кишки выстланы кутикулой, а средняя соответственно — нет. Сложно дифференцированная передняя кишка состоит из выстланной плотной кутикулой буккальной трубки, глотки с толстыми мышечными стенками и пищевода (см. рис. 15.6, *А*, *В*).

Передняя кишка снабжена двумя кутикулярными **стилетами**, которые используются для прокалывания клеток растительной или животной добычи. Острые кончики иглообразных стилетов выступают в буккальную трубку и могут выдвигаться и втягиваться с помощью мышц-протракторов и мышц-ретракторов (см. рис. 15.6, *А*, *В*). Стилеты залегают в специальных чехлах и поддерживаются поперечными **стилетными опорными пластинками**. Последние тоже построены из кутикулы и тянутся от стилета к буккальной трубке. Стилетный аппарат, возможно, гомологичен паре головных придатков. Он присущ только тардиградам, хотя сходные структуры имеются и у некоторых растительноядных нематод и коловраток. Мандибулы онихофор — это также модифицированные головные придатки.

Рот расположен на переднем конце терминально (см. рис. 15.6, *А*) или слегка субтерминально. Во втором случае он немного сдвинут на брюшную сторону. Уникальный ротовой конус, снабженный стилетами, может выдвигаться наружу из ротового отверстия. Около рта концентрируются многочисленные сенсиллы. Две слюнные железы, тесно связанные со стилетами, открываются в буккальную трубку (см. рис. 15.6, *В*). Слюнные железы секретируют новые стилеты непосредственно перед линькой, а также выделяют слюну во время питания.

Глотка — это мускулистый насос, который засасывает жидкую пищу в кишечник. Просвет глотки в поперечном сечении Y-образный, или **трехлучевой** (см. рис. 15.6, *Г*). Подобную картину можно наблюдать у брюхоресничных червей и нематод. Ее стенки образованы расходящимися по трем направлениям поперечнополосатыми эпителиально-мускульными клетками. Глотка окружена базальной пластинкой, а ее полость выстлана кутикулой. Трехлучевое расположение — это наиболее эффективный вариант компоновки радиальных мышц, окружающих растяжимый просвет глотки. Возможно, подобная организация глоточного мышечного аппарата возникла независимо у многих животных, глотки которых специализированы на засасывании жидкой пищи (включая

http://jurassic.ru/

представителей Gastrotricha, Loricifera, Bryozoa, Nematoda и Tardigrada[12]).

В процессе питания тихоходка прижимает рот к поверхности добычи, стилеты выдвигаются и протыкают клетку или стенку тела жертвы. Затем с помощью глотки животное высасывает все содержимое добычи. Пища из глотки по короткому пищеводу поступает в среднюю кишку (см. рис. 15.6, *А*).

Энтодермальная средняя кишка (см. рис. 15.6, *А*) выстлана однослойным эпителием, клетки которого несут микроворсинки. В ней протекает гидролиз пищи и осуществляется абсорбция. Пищевая масса в средней кишке может быть заключена в перитрофическую мембрану, секретируемую эпителием средней кишки. Кишечник ведет в короткую, выстланную кутикулой прямую (заднюю) кишку, которая открывается наружу анальным отверстием, смещенным на вентральную поверхность и расположенным между ножками последней пары или немного перед ними (см. рис. 15.5, *В*). Поскольку продукты азотистого обмена из мальпигиевых желез тоже поступают в прямую кишку, а у самок в нее же открываются и яйцеводы — этот отдел пищеварительного тракта вполне можно называть клоакой. Эпителий задней кишки способен осуществлять транспорт и, возможно, участвует в модификации содержимого ректума, в том числе непереваренных остатков пищи и экскреторных продуктов.

ДЫХАНИЕ И ВЫДЕЛЕНИЕ

Благоприятное соотношение поверхности тела и его объема устраняет саму необходимость в приобретении специальных органов дыхания такими маленькими существами, как тихоходки. В газообмене участвует вся неспециализированная в этом отношении поверхность тела.

Обособленные органы выделения у многих тихоходок отсутствуют (Heterotardigrada), однако представители Eutardigrada имеют три большие **мальпигиевые железы**, расположенные на границе средней и задней кишок (см. рис. 15.6, *А*). Они представлены тремя кишечными дивертикулами: двумя латеральными и одним дорсальным. Так как их тонкое строение очень напоминает тонкое строение мальпигиевых сосудов насекомых, предполагают, что они тоже участвуют в удалении азотистых продуктов обмена. Мальпигиевые железы отсутствуют у примитивных морских гетеротардиград, и их появление можно рассматривать как адаптацию к наземному образу жизни. Вероятно, они возникли независимо от мальпигиевых сосудов насекомых и хелицеровых. Настоящие нефридии у тихоходок отсутствуют.

Некоторые наземные гетеротардиграды обладают особыми вентральными органами, расположенными в основании второй и третьей пар ног. Возможно, что они тоже участвуют в экскреции. Выделительную функцию, по-видимому, несет и весь эпидермис, покрывающий тело животного.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Центральная нервная система тихоходок лестничного типа[13] и напоминает ЦНС кольчатых червей, членистоногих и онихофор (см. рис. 15.6, *А*). Кольцо, образованное несколькими ганглиями и нервными тяжами, окружает буккальную трубку. В его состав входят супраэзофагальные ганглии[14]

http://jurassic.ru/

и два ганглия, расположенные сбоку от стилетов. Два массивных коннектива соединяют ганглиозное кольцо с сегментарными ганглиями первой пары конечностей. Супраэзофагальные ганглии несут по две направленные назад доли. Необычным является то, что каждая крупная дорсолатеральная доля мозга связана особым коннективом с первым вентральным сегментарным ганглием. Возможно, мозг тихоходок гомологичен протоцеребруму мозга членистоногих. Некоторые авторы, однако, интерпретируют супраэзофагальные ганглии и их доли как синцеребрум, т.е. сложный мозг, в состав которого входят прото-, дейто- и тритоцеребрум.

Туловище иннервируется двойным вентральным нервным стволом, по ходу которого располагаются четыре или пять пар сегментарных ганглиев. В каждом сегменте туловища имеется одна пара ганглиев. Возможно, в лишенном конечностей генитальном сегменте есть еще одна дополнительная пара ганглиев. Два ганглия каждой пары соединяются поперечной комиссурой (см. примеч. 13. — *Примеч. ред.*). Явная метамерность нервной системы говорит в пользу того, что тело тихоходок состоит из головы и четырех или пяти сегментов.

Эутардиграды и некоторые гетеротардиграды имеют пару маленьких простых глазков. Каждый глазок состоит из чашеобразной пигментной клетки, которая окружает две фоторецепторные клетки. Пигмент красный или черный, а вогнутая часть чаши обращена в сторону поверхности тела, к свету. Эта структура уникальна[15].

Некоторые тихоходки обладают весьма разнообразными кутикулярными сенсорными структурами, или сенсиллами. В первую очередь это, по-видимому, хемо- и механорецепторы. На голове могут располагаться различающиеся по форме и строению чувствительные усики, булавы и папиллы (см. рис. 15.5, *B*). Сенсиллы, имеющие вид щетинок, можно обнаружить и на каждом сегменте туловища.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

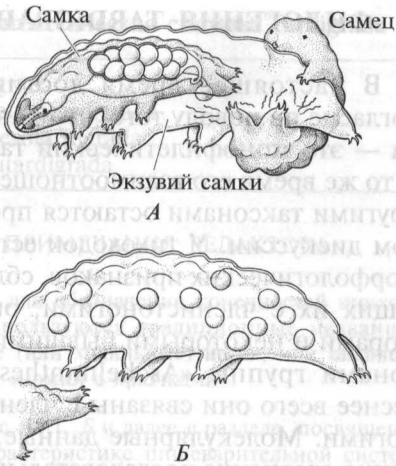
Почти все тихоходки раздельнополы, но есть среди них и несколько гермафродитных видов. Для многих характерен партеногенез. У представителей некоторых родов (например, *Echiniscus*) самцы не обнаружены.

Гонада — семенник или яичник (см. рис. 15.6, *A*) — представляет собой непарный удлиненный мешочек, расположенный дорсально над кишкой и прикрепленный лигаментами к внутренней поверхности стенки тела. По-видимому, этот мешок является дериватом целома. У самца от семенника отходят два семявыносящих протока, которые, тем не менее, наружу открываются единым гонопором, расположенным медианно, непосредственно перед анусом (см. рис. 15.5, *B*). Половая система самца не связана с пищеварительным трактом. Сперматозоиды жгутиковые; аксонема имеет типичное строение, т.е. 9 + 2.

У самок единственный яйцевод либо открывается на поверхности тела рядом с анусом (у гетеротардиград), либо соединяется с прямой кишкой, которая в этом случае становится клоакой (у эутардиград) (см. рис. 15.6, *A*). Иногда имеется один (у некоторых эутардиград) или два (у многих гетеротардиград) семяприемника.

Спаривание и откладка яиц всегда связаны с линькой самки (рис. 15.8). У водных видов самцы помещают сперму в только что сброшенный самкой экзувий, в котором содержатся

http://jurassic.ru/



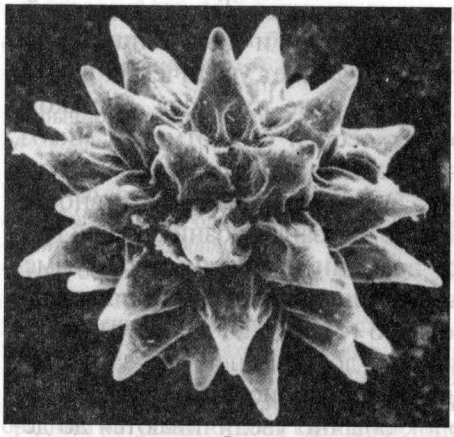


Рис. 15.8. Tardigrada:

А — спаривание *Hypsibius nodosus* (Eutardigrada); *Б* — самка *Hupsibius*, откладывающая яйца в собственный экзувий; *В* — прикрепленное яйцо *Macrobiotus tonollii*, находящееся в состоянии покоя, электронная микрофотография сделана с использованием сканирующего электронного микроскопа (*А, Б* — из *Marcus E. 1929. Tardigrada.* В *Bronn H. G.* (*Ed.*): *Klassen und Ordnungen Tierreichs. Bd 5, Abt. IY. Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt. Pp. 1—608*, с изменениями; *В* — из *Nelson D. R. 1982 a. Developmental Biology of the Tardigrada. B Harrison F. W. and Cowden R. R.* (*Eds*). *Developmental Biology of Freshwater Invertebrates. Alan R. Liss, New York. Copyright © 1982, Alan R Liss. This material is used by permission of Wilty-Liss Inc., a subsidiary of John Wiley & Sons, Inc.*)

яйца (рис. 15.8, *Б*). У большинства наземных видов, однако, имеет место настоящая копуляция: самец вводит сперму в половые пути самки до окончания ее линьки (рис. 15.8, *А*). В этом случае оплодотворение внутреннее, и осуществляется оно непосредственно в яичнике.

В зависимости от видовой принадлежности самка за один раз откладывает от одного до 30 яиц. Самка оставляет яйца в сброшенном экзувии или прикрепляет их к какому-нибудь субстрату. Подобно коловраткам и гастротрихам, некоторые водные тихоходки при благоприятных условиях продуцируют яйца с тонкой скорлупкой, а при наступлении неблагоприятных условий переходят к продукции устойчивых яиц с толстой скорлупкой. Яйца наземных видов, как правило, обладают толстой, рельефной скорлупкой. Последняя выдерживает высыхание, что позволяет яйцам сохраняться даже в пересыхающих мхах (рис. 15.8, *В*).

Дробление голобластическое и равномерное, но не радиальное и не спиральное. Развитие прямое, молодь похожа на взрослых особей, а настоящая личиночная стадия отсутствует. Бластоцель очень маленький и трудно различимый или отсутствует совсем, а гемоцель закладывается в виде новой полости в компартменте соединительной ткани. Гонада формируется из полости целома[16]. Ранние стадии развития очень мало отличаются от более поздних. Зародыши первой стадии имеют рот и никаких других отверстий (см. примеч. 16. — *Примеч. ред.*). У зародышей второй стадии есть уже и рот, и анус. На третьей стадии развития у животных в дополнение ко рту и анусу появляется гонопор. Все развитие занимает 14 дней или немного меньше, а затем маленькие тихоходки разрушают скорлупку

http://jurassic.ru/

с помощью стилетов. Тихоходкам свойственна эутелия, и дальнейший рост достигается за счет увеличения размеров клеток, а не их числа. Однако у взрослых особей был отмечен митоз, так что тихоходки не всегда строго эутеличны. Эта митотическая активность, возможно, связана с возникающей время от времени необходимостью заменять погибшие клетки. За время жизни животного (от 3 до 30 месяцев) может произойти до 12 линек. Из-за частых периодов криптобиоза сроки жизни тихоходок обычно увеличиваются до десятков лет и более.

РАЗНООБРАЗИЕ TARDIGRADA

Heterotardigrada[C]. Вооруженные тардиграды (см. рис. 15.5, *А—В*); примитивные морские Arthrotardigrada и более продвинутые наземные и пресноводные Echiniscoida. Дорсальная кутикула склеротизована и разделена на склериты. На голове имеются хорошо заметные сенсиллы. Ножки заканчиваются коготками или прикрепительными дисками. Гонопор открывается наружу независимо от кишечника. Мальпигиевы железы отсутствуют. *Baltillipes*, *Echiniscus*, *Stygarctus*, *Tanarctus*.

Mesotardigrada[C]. Единственный род *Thermozodium*. Есть мальпигиевы железы. На ногах от 6 до 10 коготков.

Eutardigrada[C]. Голые тардиграды. Пресноводные и наземные формы. Склериты отсутствуют, кутикула на дорсальной поверхности тела тонкая, не склеротизованная. На голове нет заметных сенсилл, ноги заканчиваются коготками (см. рис. 15.5, *Г*; 15.6, *А*). В результате объединения кишечника и яйцевода образуется клоака. Мальпигиевы железы имеются. *Hypsibius*, *Macrobiotus*, *Milnesium*.

ФИЛОГЕНИЯ TARDIGRADA

В настоящее время достигнуто согласие по поводу того, что Tardigrada — это монофилетический таксон. В то же время его взаимоотношения с другими таксонами остаются предметом дискуссии. У тихоходок есть ряд морфологических признаков, сближающих их с членистоногими, онихофорами и некоторыми бывшими таксонами группы «Aschelminthes», но теснее всего они связаны с членистоногими. Молекулярные данные, особенно сравнение последовательностей 18S рРНК, указывает на их близкое родство с членистоногими. Однако эти же данные свидетельствуют и об их родственных отношениях с Cycloneuralia.

Ископаемые тихоходки практически не известны. Есть всего две особи из янтаря мелового периода, одна из которых — это плохо сохранившееся молодое животное. Сходство этих образцов с современными формами говорит о том, что тихоходки мало изменились за последние 60 млн лет. Окаменелости не дают возможности заглянуть в эволюцию тардиград. Некоторые кембрийские ископаемые, такие, как *Aysheaia* из формации Сланцы Берджес, демонстрируют загадочное сходство с современными тихоходками, онихофорами и кольчатыми червями. Представители всех этих трех таксонов имеют мягкие нерасчлененные придатки с коготками на концах, терминально расположенный рот и задний отдел тела, который объединяется с последней парой конечностей[17]. Тардиграды и онихофоры, возможно, связаны и с Anomalocarida — одной из эволюционных ветвей членистоногих животных; их общий признак — двухлучевая симметрия ротового аппарата.

http://jurassic.ru/

Филогенетическая система Tardigrada

Tardigrada
- Heterotardigrada
- Mesotardigrada
- Eutardigrada

ПРИМЕЧАНИЯ РЕДАКТОРА

[1] Часто для обозначения конечностей онихофор используются традиционные названия «**ходные** (или ходильные) **ноги**», или **онхоподы**, т.е. «ножки с крючками».

[2] На рис. 15.1, *Б* и далее в разделе, посвященном характеристике пищеварительной системы, это образование названо *пребуккальной ямкой*. Рот располагается на дне последней.

[3] Довольно часто эти железы называются **защитными**. В случае опасности они выбрасывают струйку слизистого секрета на расстояние до 10—15 см.

[4] Многие исследователи и сейчас считают, что все парные сегментарные придатки членистых животных (Articulata) независимо от их специализации имеют общее происхождение и соответственно гомологичны друг другу (см. также примеч. 2 к гл. 1).

[5] Традиционно полость тела онихофор трактовалась как **смешанная полость тела**, или **миксоцель**, возникающая в онтогенезе в результате разрушения целомических мешков и объединения остатков первичной полости тела и вторичной полости тела (целома). Название *гемоцель*, по сути дела, представляет функциональную характеристику миксоцеля, возникновение которого сопровождается переходом от замкнутой кровеносной системы к незамкнутой. В этом случае главной функцией полости тела становится транспортно-распределительная. Жидкость, заполняющая миксоцель, в значительной мере берет на себя функцию крови и обычно называется **гемолимфой**.

[6] Ротовое отверстие онихофор спереди действительно прикрыто кожной складкой — *верхней губой*, расположенной так же, как и сам рот, на дне пребуккальной ямки. Бугорки, окружающие вход в последнюю, обычно называются **губными папиллами**.

[7] Традиционно считается, что у всех Artropoda и близких к ним форм, обладающих смешанной полостью тела, эктодермальные метанефридии вторично исчезли. Функции органов выделения взяли на себя бывшие половые воронки — *целомодукты*.

[8] Обычно эти коннективы обозначаются как *окологлоточные*.

[9] Обычно сперматофорное оплодотворение рассматривается как один из вариантов *наружно-внутреннего оплодотворения*, реализация которого осуществляется в очень разных формах. В одних случаях самцы оставляют сперматофоры во внешней среде, и самки, случайно обнаружив их, самостоятельно вводят в половые протоки; в других же — передача сперматофора от самца к самке сопровождается сложным брачным ритуалом. Особой сложности половое поведение этого типа достигает у представителей некоторых таксонов головоногих моллюсков и ряда членистоногих животных.

[10] В английском языке в качестве названия представителей этого таксона очень часто используется словосочетание «water bears» — «*водяные медведи*». Так обозначают тардиград и авторы настоящего учебника. По-русски тардиграды обычно называются *тихоходками*. Именно это название и использовано в переводе.

[11] Перечисляя все, что, по мнению авторов, следует рассматривать как «*компартмент соединительной ткани*» (не имеющую названия полость в теле Placozoa, бластоцель зародыша, настоящую соединительную ткань двусторонне-симметричных животных), авторы не включили в этот список кровеносную систему и гемоцель (см. гл. 6). Характеризуя кровеносную систему двусторонне-симметричных животных (см. гл. 9), авторы специально подчеркнули, что «*кровеносная система — это специализированный отдел компартмента соединительной ткани*». Кровеносная система может состоять из сосудов или из сосудов и синусов (см. гл. 9). Самый обширный синус, который и становится основной полостью тела, авторы называют *гемоцелем*. Следуя логике авторов, гемоцель в этом случае следует рассматривать лишь как «специализированный отдел компартмента соединительной ткани», а не собственно компартмент целиком. Но именно это и педалируется в настоящей главе.

Вся эта терминологическая путаница обусловлена отказом авторов от традиционных и хорошо разработанных в эволюционной морфологии понятий «бластоцель», «первичная полость тела», «вторичная полость тела» (целом), «смешанная полость тела» (миксоцель).

http://jurassic.ru/

[12] Трехлучевые глотки характерны и для особей гермафродитного поколения Trematoda (Plathelminthes: Neodermata) — церкарий и марит. В то же время у партеногенетических редий трехлучевой симметрии глотки обнаружить не удалось.

[13] ЦНС тихоходок можно трактовать скорее как брюшную нервную цепочку. Хотя продольные коннективы между сегментарными ганглиями расставлены еще достаточно широко, сами ганглии объединены в компактную массу, так что поперечные комиссуры между ними практически не выражены. По существу, ЦНС тихоходок отражает переход от брюшной нервной лестницы к брюшной нервной цепочке.

[14] В отечественной литературе эти ганглии традиционно обозначаются как *надглоточные*.

[15] В действительности подобные образования уникальны для членистоногих животных. Внешне сходно устроенные глазки встречаются и у представителей других групп беспозвоночных животных. Так, у мирацидиев ряда видов Trematoda (Digenea) непосредственно на поверхности мозга лежат два пигментных бокала, каждый из которых образован всего одной пигментной клеткой. В полости каждого бокала располагается по два фоторецепторных нейрона.

[16] Очень нечетко и противоречиво описано эмбриональное развитие тихоходок. Как говорилось ранее (см. гл. 6), по мнению авторов, сам бластоцель является «компартментом соединительной ткани». Если он плохо выражен или отсутствует, то неизбежно возникает вопрос: из чего и когда возникает «компартмент», в котором закладывается гемоцель? Авторы обходят и другой важный вопрос: когда и как у тихоходок появляется целом, дериватом которого становится гонада?

Согласно традиционным представлениям, в результате гаструляции, протекающей в форме клеточной деламинации, формируется зародыш (гаструла), энтодерма которого представлена сплошной клеточной массой. Никаких полостей — *остатков бластоцеля*, *полости первичной кишки* — в этот момент у эмбриона еще нет. Позднее в результате расхождения энтодермальных клеток формируется *замкнутая* полость кишки, так как бластопор отсутствует. Считается, что первым закладывается и прорывается проктодеум (задняя кишка), а не рот, как это утверждают авторы учебника. Передняя кишка и ротовое отверстие формируются несколько позднее. До этого момента эктодерма и энтодермальная стенка первичной кишки плотно прилегают друг к другу, так что какой-либо видимый просвет между ними отсутствует. В дальнейшем, однако, оба пласта начинают расходиться, и между ними появляется отчетливо выраженная *первичная полость тела*. Еще позднее на стенке первичной кишки формируются четыре пары латеральных выпячиваний, которые позднее отделяются и дают начало целомам. Пожалуй, это единственный случай энтероцельной закладки целомов среди Protostomia. Последующее довольно быстрое разрушение целомических пузырей приводит к превращению полости тела в *миксоцель*, который и берет на себя функции *гемоцеля*. Клетки стенок целомических пузырей дают начало весьма немногочисленным у тихоходок соединительнотканным элементам. Одним из дервиатов целома, по-видимому, становится и гонада, хотя непосредственно половой зачаток (первичные половые клетки), судя по некоторым данным, обосабливаются раньше (еще до закладки целомов) из энтодермы.

[17] Приводимое сравнение страдает неточностями и весьма поверхностно. Прежде всего сомнительной кажется гомологизация щетинок параподий аннелид с коготками онихофор и тихоходок. Но если эта гомология отсутствует, то тогда и весь первый «пункт» теряет какой-либо смысл. По сути дела, только как описку можно воспринимать утверждение, что Annelida имеют «терминальный рот». Этого не может быть хотя бы потому, что непосредственно перед ртом располагается *простомиум*, или ***предротовая*** лопасть. У онихофор ротовое отверстие расположено на вентральной поверхности головы, т.е. тоже не терминально. Ротовое отверстие тихоходок действительно смещено на передний конец головы, но не исключено, что произошло вторично в связи со специализацией их ротового аппарата. Пожалуй, только у насекомых, обладающих прогнатической головой, и крайне специализированных паукообразных действительно можно обнаружить «терминальный» рот. Но это явно результат вторичной перестройки, обусловленной специализацией способов добывания пищи.

Положение о том, что задний конец тела «объединяется» с последней парой конечностей, приложимо только к тихоходкам, у которых последняя пара ног действительно расположена почти терминально и направлена назад. Что же касается кольчатых червей, то их тело заканчивается пигидием, или анальной лопастью. Пигидий, как и предротовая лопасть, не является сегментом и конечностей лишен.

http://jurassic.ru/

ГЛАВА
16

ВВЕДЕНИЕ В ARTHROPODA[P]

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Сегментация

Тагмозис

Цефализация

Сегментарные придатки (конечности)

СТЕНКА ТЕЛА

Реснички и жгутики

Экзоскелет

МУСКУЛАТУРА И ДВИЖЕНИЕ

Функциональная морфология

Физиология

ЦЕЛОМ И МЕЗОДЕРМА

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

ЭКСКРЕЦИЯ

ДЫХАНИЕ

ПИТАНИЕ

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Наружные рецепторы

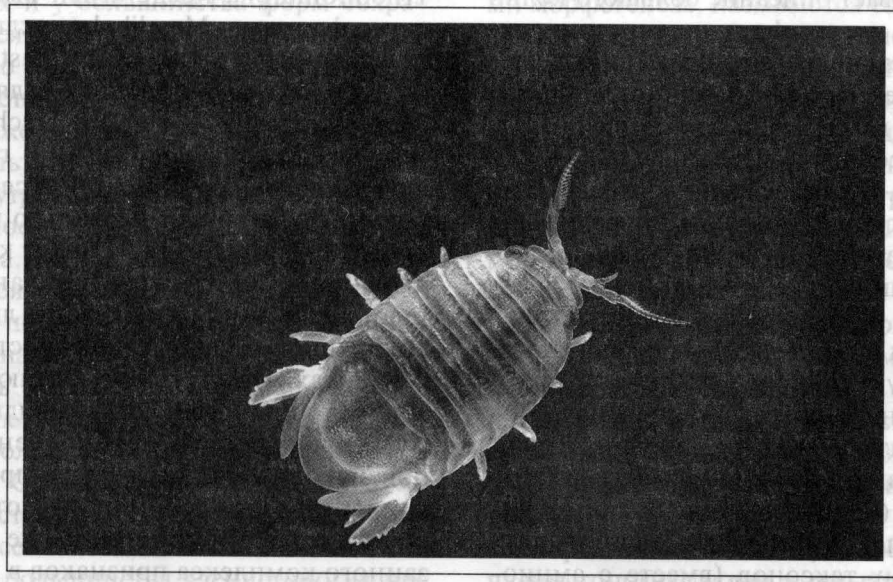
Внутренние рецепторы

РАЗМНОЖЕНИЕ

РАЗВИТИЕ

ФИЛОГЕНИЯ ARTHROPODA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ARTHROPODA



http://jurassic.ru/

Хорошо известные всем и широко распространенные Arthropoda (членистоногие) — это пауки, скорпионы, насекомые, многоножки, крабы и креветки. Однако все эти группы — лишь часть огромного разнообразия сегментированных животных, обладающих экзоскелетом и членистыми конечностями. Фактически бóльшая часть обитающих на Земле видов животных относится к членистоногим, и, хотя сейчас их известно около миллиона, нет сомнений, что описана лишь малая доля ныне существующего видового разнообразия. Некоторые энтомологи полагают, что общее число видов только одних насекомых (Hexapoda) превышает 30 млн, так что значительная их часть все еще ждет своего описания. По-видимому, лишь нехватка специалистов-зоологов с их интересами, навыками и поддержкой сдерживает описание большого количества новых форм членистоногих. Членистоногих значительно больше, чем всех остальных многоклеточных вместе взятых: они составляют около 80 % всех ныне известных видов животных. Потрясающая адаптивная пластичность членистоногих позволила им выживать практически в любых местах. Они исключительно важны, а зачастую и доминируют в морских, наземных и пресноводных сообществах. Они сумели приспособиться даже к воздушной среде: членистоногие — одна из трех ныне живущих групп животных с хорошо развитыми крыльями (птицы, летучие мыши и насекомые). Arthropoda — один из двух крупных таксонов (вместе с амниотическими позвоночными — рептилиями, птицами и млекопитающими), представители которых приспособились к жизни в засушливых условиях. Они, несомненно, оказались наиболее успешными завоевателями суши.

Членистоногие — первичноротые, билатерально-симметричные животные. До последнего времени не было сомнений в их близости к кольчатым червям, поскольку с этой группой у них много общих морфологических признаков. Новые молекулярно-биологические данные, однако, свидетельствуют о значительной разобщенности этих двух таксонов. Фактически членистоногие сближаются с нематодами и циклонеуралиями.

В состав ныне живущих Arthropoda входят два крупных таксона: Chelicerata (мечехвосты, морские пауки, или пантоподы, и все паукообразные) и Mandibulata. Третий таксон — Trilobitomorpha представлен вымершими формами. Mandibulata включает сестринские таксоны Crustacea (крабов, усоногих рачков, водяных блох, или дафний, и др.) и Tracheata (насекомых, двупарноногих и губоногих многоножек, и др.). Все эти таксоны объединяет несколько важных общих признаков, к числу которых относятся сегментированное тело, хитиновый экзоскелет и линьки, членистые парные конечности на сегментах, отсутствие работающих локомоторных ресничек. По-видимому, совокупность перечисленных признаков свидетельствует о происхождении всех членистоногих от общего предка. Приобретение же указанного комплекса признаков в процессе эволюции получило название **артроподизация**.

http://jurassic.ru/

Arthropoda, Tardigrada и Onichophora обычно рассматриваются как близкие группы, которые вместе составляют таксон Panarthropoda (см. рис. 16.15). Panarthropoda — сегментированные первичноротые животные, тело которых одето кутикулой, состоящей из α-хитина и белка. Их рост сопровождается добавлением новых сегментов в задней части тела. Onichophora и Tardigrada были рассмотрены в гл. 15.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

СЕГМЕНТАЦИЯ

Артроподы, подобно кольчатым червям, являются сегментированными (метамерными) животными (рис. 16.1, *А*; 16.2), состоящими из последовательно расположенных модулей сходного строения, или сегментов (сомитов). Сегментация отчетливо проявляется в эмбриональном развитии членистоногих и у большинства форм сохраняется во взрослом состоянии. Особенно ярко сегментация выражена у представителей примитивных групп, в то же время у продвинутых форм в результате слияния части сегментов или утраты некоторых из них расчлененность тела может быть плохо заметна. У ряда членистоногих наблюдается тенденция к редукции или даже полному исчезновению внешних признаков сегментации. Эта особенность выражена, например, у некоторых групп паукообразных. Однако наиболее ярко она проявляется у клещей. Самые специализированные их представители совсем лишены наружной сегментации.

У большинства членистоногих метамерность проявляется как в наружном, так и во внутреннем строении. В типичном случае экзоскелет подразделен на жесткие, хорошо заметные снаружи кольца, расположение которых соответствует сегментам тела. Соседние кольца отделены друг от друга узкими гибкими участками, а расположенные на теле парные конечности также строго приурочены к определенным сегментам. Метамерно повторяющиеся элементы включают и внутренние системы органов — нервную, мышечную, кровеносную и выделительную. У высокоорганизованных членистоногих проявляется тенденция к слиянию соседних скелетных колец. В этом случае различить снаружи отдельные сегменты невозможно. Утрата внешних проявлений сегментации сопровождается и потерей признаков метамерии в строении внутренних органов.

В пределах одного организма структуры, возникающие в процессе развития в разных сегментах, но из сходных эмбриональных зачатков и характеризующиеся сходными особенностями морфогенеза, называются **сериальными гомологами**. Это, например, антенны и ноги кузнечика[1]. У предков артропод все сегменты и их конечности были похожи или даже идентичны по своему строению, функциям и положению. Такой вариант строения получил название **гомономии**, или гомономной сегментации (см. рис. 19.9). Действие естественного отбора привело к изменению этого первичного единообразия. Почти все современные членистоногие **гетерономны**, т.е. имеют сегменты и конечности, специализированные для выполнения большого числа различных функций (см. рис. 19.19).

Передний и задний участки тела членистоногих, **акрон** и **тельсон** соответственно, не являются сериальными гомологами находящихся между

http://jurassic.ru/

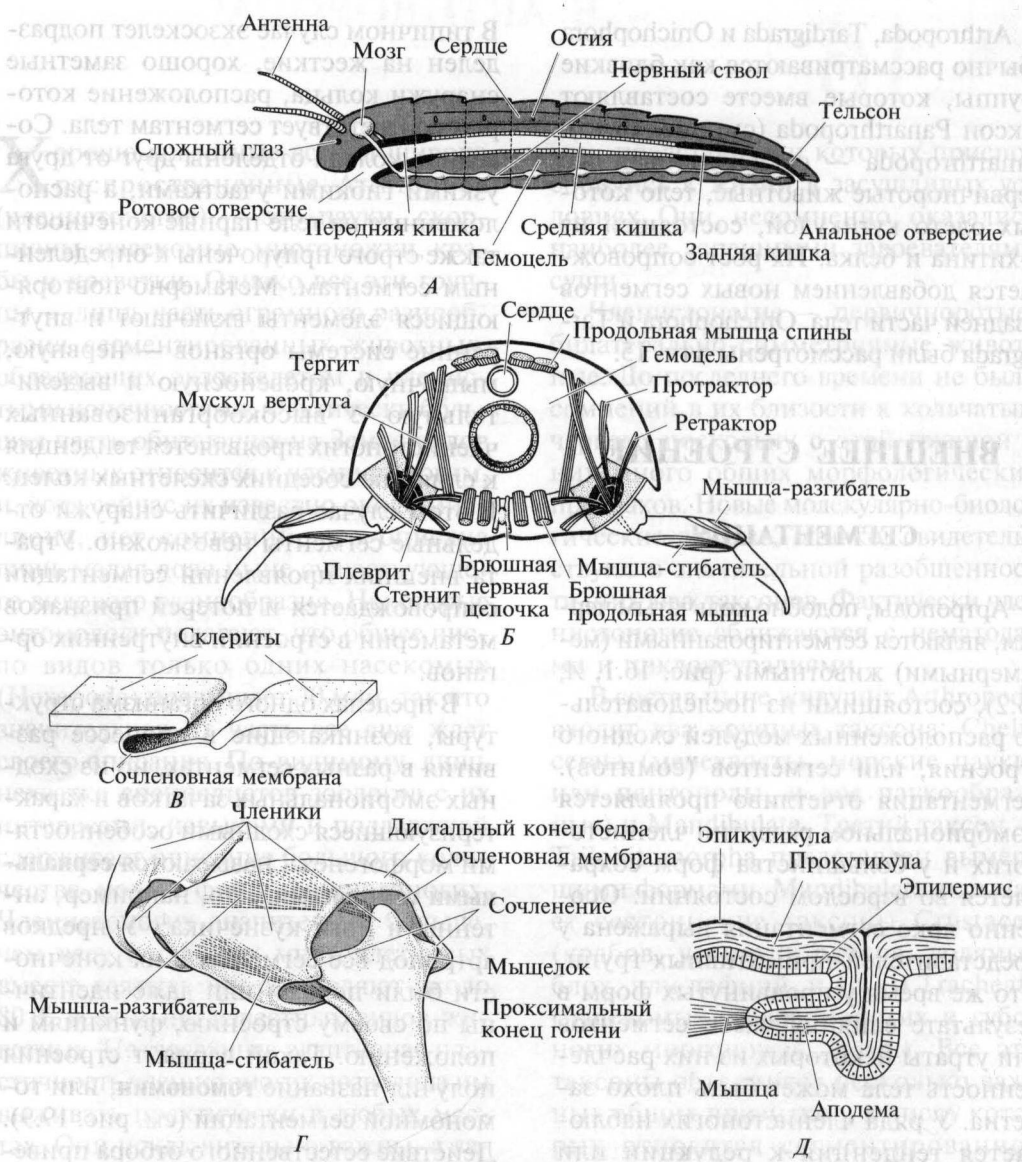


Рис. 16.1. Генерализованная схема строения членистоногих:

А — сагиттальный разрез; *Б* — поперечный разрез; *В* — межсегментное соединение, обратите внимание на складку сочленовной мембраны под склеритом; *Г* — двухмыщелковое соединение в ноге насекомых, показаны мыщелки и места прикрепления мышц; *Д* — аподема (*В* — по *Weber* из *Vandel*; *Б*, *Г* — из *Snodgrass, 1935*, с изменениями; *Д* — по *Janet из Vandel*)

ними сегментов. Первый истинный сегмент несет ротовое отверстие и находится непосредственно за акроном, который, таким образом, характеризуется предротовым (преоральным) положением. Сходным образом тельсон расположен позади анального отверстия (постанальное положение). Так же, как и у кольчатых червей, в процессе роста тела новые сегменты фор-

http://jurassic.ru/

мируются в результате активного митотического деления телобластов[2] в зоне роста, залегающей непосредственно перед тельсоном. По мере нарастания сегментов тельсон вместе с зоной роста постепенно смещается назад, поэтому самые «старые» сегменты, т.е. сформировавшиеся раньше других, располагаются ближе к переднему концу тела, а наиболее молодой сегмент, обособившийся последним, непосредственно прилежит к тельсону спереди. Акрон и тельсон имеются у личинки, но они не формируются из телобластов, как другие сегменты. Многие зоологи полагают, что акрон и тельсон являются гомологами соответственно простомиума и пигидия кольчатых червей[3].

ТАГМОЗИС

Морфологическая эволюция членистоногих характеризуется несколькими основными тенденциями: тагмозисом, усилением гетерономности, цефализацией и слиянием сегментов[4]. **Тагмозис** (или тагмизация) — это тенденция к выделению групп сегментов, имеющих сходное строение, выполняющих сходную функцию и несущих близкие по строению конечности. Каждая группа сегментов такого рода получила название **тагма** (мн. ч. — тагмы). Наиболее простым (и, по-видимому, наиболее ранним с эволюционной точки зрения) проявлением тагмозиса является деление тела на переднюю головную и заднюю туловищную части (см. рис. 16.1, *А*). Этот простейший и наиболее древний вариант строения членистоногих был модифицирован почти у всех современных таксонов. У представителей большинства из них туловище разделилось на **грудной** (торакальный) и **брюшной** (абдоминальный) отделы. Результатом стало формирование трех тагм (рис. 16.2). У многих артропод некоторые или все грудные сегменты объединились с головой и сформировали вторичную тагму — **головогрудь** (цефалоторакс). У всех гексапод (насекомых) тело подразделено на голову, грудь и брюшко. В то же время хелицеровые имеют головогрудь (см. примеч. 2 к гл. 18. — *Примеч. ред.*) и брюшко, а у ракообразных состав всех трех тагм может заметно варьировать. Представители указанных трех крупных таксонов претерпевали тагмозис независимо друг от друга. Соответственно отделы их тела не гомологичны, несмотря на то что имеют одинаковые названия.

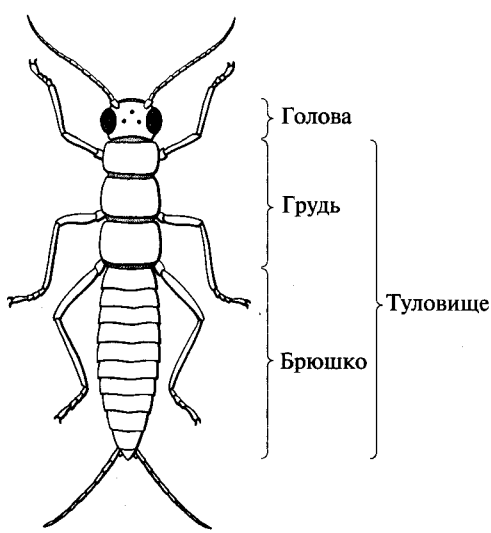


Рис. 16.2. Основные тагмы членистоногих — голова, грудь и брюшко.

Голова состоит из нескольких слитых сегментов, граница между которыми снаружи неразличима; грудь в данном случае составлена из трех несущих ходные конечности сегментов, а брюшко — из восьми сегментов, лишенных конечностей, и тельсона (из *Snodgrass R.E. 1935. Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill, New York. 667 pp.*)

http://jurassic.ru/

ЦЕФАЛИЗАЦИЯ

У древних гомономно сегментированных артропод головной отдел плохо отграничивался от тела, а конечности головных сегментов (кроме антенн) были сходны с конечностями сегментов тела. **Цефализация**, или развитие передней тагмы (головы, цефалона или цефалоторакса), выполняющей рецепторную и нейроинтеграционную функции, а также функцию захвата пищи, является одной из ведущих тенденций эволюции артропод. Голова предковой для артропод формы состояла из акрона и нескольких сегментов, несущих конечности. Строение головы трилобитов, хелицеровых и мандибулят[5] в целом соответствует этому прототипу (рис. 16.3). Голова или ее эквивалент (цефалоторакс) содержит мозг, переднюю кишку и несет придатки, выполняющие сенсорную функцию и (или) участвующие в питании. Глаза располагаются на акроне.

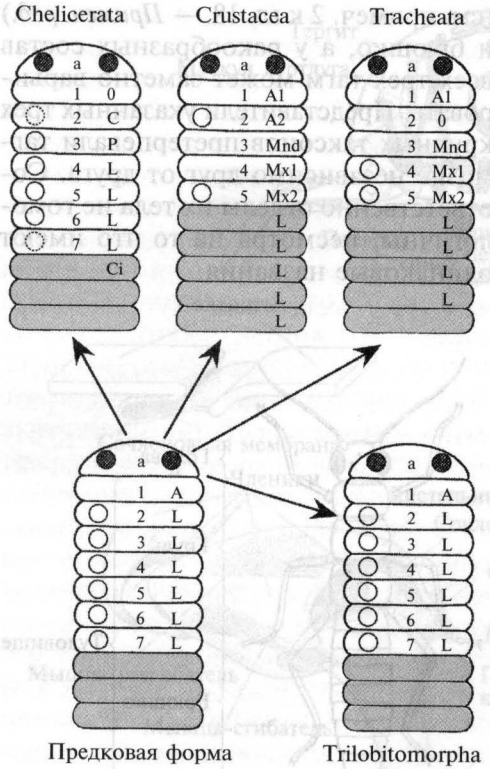


Рис. 16.3. Эволюция головы членистоногих.

Незакрашенные сегменты участвуют в формировании головы; закрашенные серым сегменты формируют туловище. Светлые кружки — расположение мешковидных нефридиев; пунктирные кружки — места расположения эмбриональных нефридиев, которые исчезают у взрослых животных; черные кружки — расположение сложных глаз. Обозначения: A — антенна; a — акрон; C — хелицера; Ci — хилярий; L — ходная нога; Mnd — мандибула; Mx — максилла; P — педипальпа; 0 — сегмент утерян (из *Ax P. 2000. Multicellular Animals: The Phylogenetic System of the Metazoa. Vol. 2. Springer, Berlin. 396 pp.*)

Передние конечности и органы чувств, расположенные на голове, иннервируются мозгом, который возникает в результате объединения нескольких сегментарных ганглиев (см. рис. 16.10). Из-за того что в мозге осуществляется интеграция сигналов, поступающих от органов чувств, и в ответ на это генерируется моторный сигнал, органы чувств концентрируются преимущественно на голове. Это позволяет свести к минимуму время передачи сигналов от органа чувств к месту, где осуществляется его обработка. Ротовое отверстие и специализированные ротовые конечности также расположены на голове. Представители каждого таксона высокого ранга современных артропод имеют особый набор головных конечностей, которые выводятся из конечностей предковой формы, как это показано на рис. 16.3. Цефалоторакс хелицеровых включает акрон и шесть сегментов, которые последовательно несут хелицеры, педипальпы и четыре пары ходных ног. Голова ракообразных состоит из пяти сегментов, несущих две пары антенн, пару мандибул и две пары максилл. Трахейнодышащие имеют голову, состоящую из четырех сег-

http://jurassic.ru/

ментов, которые снабжены антеннами, мандибулами, максиллами и нижней губой (на рисунке обозначена как Mx2)[6]. Наличие мандибул позволяет объединять Crustacea и Tracheata в таксон Mandibulata.

СЕГМЕНТАРНЫЕ ПРИДАТКИ (КОНЕЧНОСТИ)

Наличие **парных, членистых, посегментно расположенных конечностей** следует рассматривать как аутапоморфию членистоногих. Исходно каждый сегмент их тела несет две конечности (см. рис. 16.1, *Б*; 19.9). Подобная картина метамерного расположения конечностей наблюдается у многощетинковых червей (полихет), у которых сегменты снабжены сериальными гомологами — парными параподиями.

Однако в отличие от параподий конечности артропод состоят из линейно расположенных члеников (см. рис. 16.1, *Г*; 19.3, *Б*). Каждый членик представляет собой цилиндр, покрытый твердой кутикулой. Отдельные членики конечности соединяются между собой, а первый крепится к телу. Соседние членики, входящие в состав конечности, соединены гибкой кутикулой, которая позволяет им менять положение относительно друг друга (см. рис. 16.1, *В*, *Г*). Расположенные внутри цилиндров мышцы, сгибатели и разгибатели, проходят через подвижные сочленения (суставы) и, сокращаясь, вызывают движение всей конечности (см. рис. 16.1, *Б*).

Полагают, что предковые формы артропод имели гомономную сегментацию. Большинство ныне живущих представителей, напротив, гетерономны и имеют разнообразные специализированные конечности (см. рис. 19.2, *Б*). Очень часто группы специализированных в том или ином направлении конечностей локализованы в определенных отделах тела (тагмах). Так, придатки головы обычно превращаются в органы чувств или входят в состав ротового аппарата. Конечности груди и брюшка обычно преобразуются в локомоторные и половые придатки, реже — в органы дыхания, или участвуют в измельчении пищи. Иногда на некоторых участках тела или даже целых тагмах конечности могут подвергаться полной редукции. В первую очередь это относится к сегментам брюшка, конечности которых обычно демонстрируют тенденцию к уменьшению своих размеров, очень глубокую специализацию[7] или исчезают совсем.

Одна из возможных причин очевидного эволюционного успеха членистоногих, по-видимому, и состоит в их способности модифицировать исходный прототип членистой конечности в специализированные структуры, морфологическое и функциональное разнообразие которых практически бесконечно. Отдельный организм, как правило, имеет определенный набор конечностей разных типов. Для таксона же в целом может быть характерно очень большое их разнообразие. В этом смысле членистоногие подобны швейцарским армейским ножам, каждая конкретная модель которых снабжена определенным набором специальных приспособлений. Важнейший аспект эволюции артропод — функциональная специализация их конечностей.

Конечности многих членистоногих (таких как гексаподы, или насекомые, многоножки и паукообразные) образованы одним рядом последовательно расположенных члеников, образующих одну ветвь, или **рамус**. Такие придатки называются **одноветвистыми** (uniramous) (см. рис. 16.1, *Б*; 21.1, *Д*).

http://jurassic.ru/

У других (ракообразных, трилобитов) конечности состоят из двух крупных ветвей и называются **двуветвистыми** (biramous) (см. рис. 19.3, *Б*). Предки членистоногих, вероятно, имели двуветвистые, а возможно даже, и многоветвистые конечности. Основание двуветвистой конечности обычно образовано проксимально расположенным **протоподитом** (protopodit), который часто подразделен на два членика — **коксу** (coxa) и **базис** (basis) (см. рис. 19.3, *Б*). Две ветви конечности начинаются от базиса. Ветвь, занимающая латеральное положение, называется **экзоподитом**, а лежащая ближе к срединной плоскости тела — **эндоподитом**. Одноветвистая конечность современных хелицеровых и трахеат, вероятно, возникла из такой двуветвистой конечности в результате утраты экзоподита[8].

Туловищные конечности членистоногих обычно подразделены на членики, чаще всего их около семи, но точное число различается у представителей разных таксонов. Различаются и названия, которые используются для их обозначения. Некоторые придатки могут вторично утрачивать те или иные членики, другие же характеризуются альтернативной тенденцией: их членики подразделяются на два или большее число вторичных колец. Примером такой расчлененности может служить лапка насекомых. Иногда исходный членик может быть подразделен на множество очень коротких члеников. В результате формируются длинные, гибкие антенноподобные придатки. Однако такое строение имеют не только настоящие антенны. Подобная организация характерна и для других конечностей, выполняющих сенсорную функцию и расположенных как на переднем, так и на заднем концах тела.

Конструктивно конечность членистоногих представляет собой сложный рычаг, способный эффективно выполнять разнообразную работу. Подвижность конечности членистоногих, состоящей из серии члеников, каждый из которых сам по себе не способен изгибаться, обеспечивается поперечнополосатой мускулатурой, способной к значительно более быстрым сокращениям, чем косо исчерченная мускулатура кольчатых червей.

СТЕНКА ТЕЛА

Наружный слой стенки тела членистоногих образован не живой тканью, а секреционной кутикулой (экзоскелетом), состоящей из α-хитина и белков. Коллаген, обильно представленный в кутикуле аннелид, в кутикуле артропод отсутствует. Живые компоненты стенки тела у членистоногих редуцированы и достаточно просто устроены. Так как экзоскелет берет на себя и опорную, и защитную функции, соединительная ткань (помимо крови) развита плохо. Вместо сплошных слоев неспециализированных кольцевых и продольных мышц, характерных для аннелид, появляются специализированные мышцы, которые соединяют соседние участки экзоскелета или заходят в конечности.

Непосредственно под кутикулой залегает секретирующий ее эктодермальный эпидермис. Последний представлен однослойным эпителием, клетки которого формируют базальную пластинку или более развитую базальную мембрану, построенную из фибриллярных белков и внеклеточного матрикса и содержащую мышцы, гемоцель и внутренние органы[9] (рис. 16.4). Полость тела членистоногих представляет собой обширное пространство в

http://jurassic.ru/

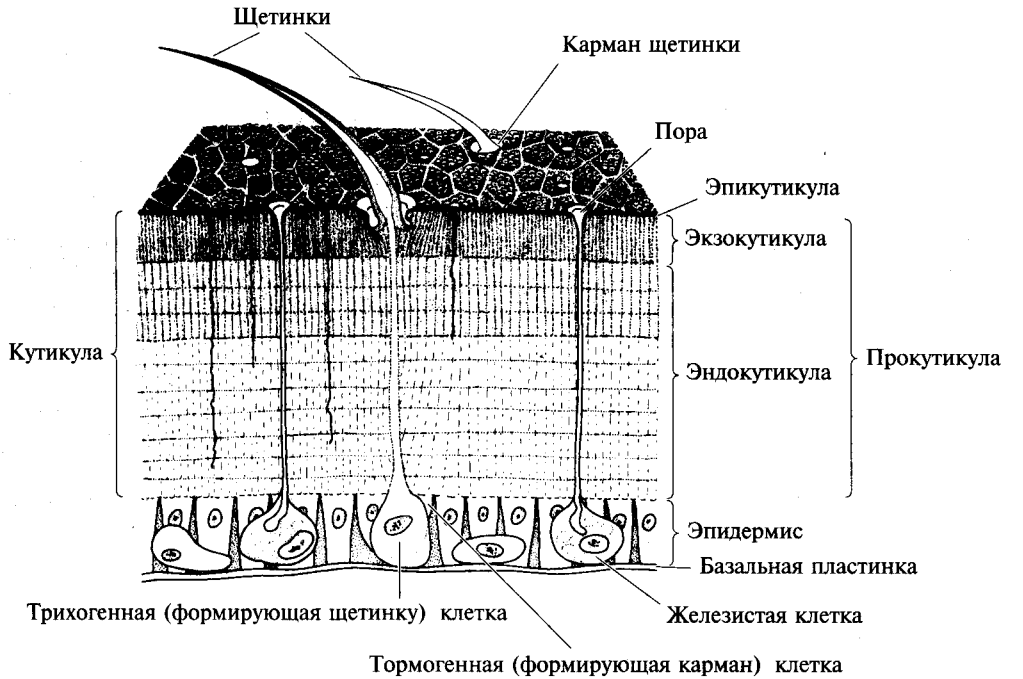


Рис. 16.4. Схематический разрез через покровы артропод (из *Hackman R. H. 1971*, по *Florkin M. and Scheer B.T.* (*Eds*): *Chemical Zoology. Vol. VI. Academic Press, New York*)

компартменте соединительной ткани, связанное происхождением с бластоцелем эмбриона. Это именно гемоцель, заполненный кровью, а не целомическая полость. Выстилают гемоцель базальные пластинки кишки — с одной стороны и эпидермиса — с другой. Мезотелиальная выстилка отсутствует.

РЕСНИЧКИ И ЖГУТИКИ

Реснички на поверхности тела отсутствуют, поскольку имеется экзоскелет, препятствующий их использованию в качестве локомоторных образований. Сперматозоиды представителей некоторых таксонов сохраняют жгутики. Модифицированные реснички в качестве основного структурного элемента присутствуют в большинстве органов чувств.

ЭКЗОСКЕЛЕТ

Наличие экзоскелета, или кутикулы, — один из важнейших отличительных признаков организации артропод. Его присутствие накладывает глубокий отпечаток на особенности анатомии, физиологии, экологии и поведения этих животных. Приобретение экзоскелета и обусловленные этим событием увеличение подвижности и изменение характера роста — вероятно, одно из ключевых условий эволюционного успеха членистоногих. Кутикула артропод состоит из протеина и α-хитина, ковалентно связанных друг с другом. Хитин — это полисахарид, образованный связанными между собой мономерами N-ацетилглюкозамина. Глюкозамин, в свою очередь, представляет собой молекулу глюкозы, несущую аминогруппу.

http://jurassic.ru/

Кутикула защищает тело от механического воздействия и проникновения патогенов. Она выполняет собственно опорную функцию и обеспечивает поддержание формы тела. Кутикула может быть жесткой — в этом случае ей передаются усилия, генерируемые взаимодействующими мышцами-антагонистами. Но она может быть мягкой и гибкой — из такой кутикулы формируются подвижные сочленения. Экзоскелет членистоногих периодически должен сбрасываться (**линька**) для того, чтобы животные могли расти. Рост во многих случаях сопровождается увеличением числа сегментов и образованием новых придатков (конечностей).

Поскольку способностью выделять кутикулу обладает любой участок эпидермиса, она не только полностью покрывает наружную поверхность тела, но и выстилает поверхности некоторых внутренних органов, иногда достаточно глубоко расположенных в теле. Все внутренние структуры, которые формируются на основе впячиваний эмбриональной эктодермы, выстланы эпидермисом и кутикулой. Передняя и задняя кишки, легочные мешки и трахеи, например, глубоко вдаются в тело членистоногих, но являются производными эктодермы. Их поверхность покрыта экзоскелетом, который, как и поверхностная кутикула, тоже должен сбрасываться при линьках.

Кутикула может быть тонкой и гибкой или толстой и жесткой, причем оба типа экзоскелета могут встречаться у одной особи. Сначала формирующаяся кутикула мягкая и гибкая. Это состояние сохраняется до тех пор, пока она не начинает затвердевать в результате **склеротизации** (sclera — твердый) или **минерализации**. В процессе склеротизации последовательно протекает ряд химических реакций, известных как задубливание, в ходе которых возникают поперечные ковалентные связи между молекулами белка, присутствующими в составе кутикулы. При этом экзоскелет становится твердым и прочным и, как правило, окрашивается в темный цвет. Прочность кутикуле придает также включение в ее состав солей кальция — процесс, известный как минерализация. Склеротизация кутикулы присуща всем артроподам. У хелицеровых и гексапод — это единственный механизм, обеспечивающий приобретение кутикулой прочности. У ракообразных и двупарноногих многоножек (Diplopoda) к склеротизации добавляется еще и минерализация экзоскелета.

ПОДРАЗДЕЛЕННОСТЬ КУТИКУЛЫ

Членистоногие обладают способностью двигаться благодаря тому, что жесткая кутикула разделена на отдельные пластинки — **склериты**. Соседние склериты и членики соединены участками мягкой и гибкой кутикулы, которая называется **сочленовной мембраной** (см. рис. 16.1, *В, Г*). Мышцы начинаются на внутренней поверхности одного склерита, пересекают участок, ограниченный сочленовной мембраной, и крепятся к другому склериту. Сокращение мышцы приводит к тому, что взаимное положение двух соседних склеритов изменяется.

Кутикула типичного сегмента тела разделяется на четыре основных элемента, степень склеротизации которых может быть различна. Сочленовная мембрана соединяет все четыре склерита в замкнутое кольцо, окружающее сегмент[10]. В состав кольца входят дорсально расположенный **тергит**, два латеральных **плеврита** и вентральный

http://jurassic.ru/

стернит (см. рис. 16.1, *Б*). Исходно каждый сегмент тела имеет все четыре элемента кутикулярного кольца, но эта схема часто нарушается в результате вторичных слияний или, наоборот, дополнительного расчленения склеритов, а иногда и полной утраты некоторых из них. Конечности обычно подвижно соединены с латеральными плевритами.

У большинства артропод сочленовная мембрана, соединяющая соседние сегменты, образует складку, скрытую под задним краем склеритов первого из этих двух сегментов. Наличие такой складки позволяет соседним сегментам немного раздвигаться (см. рис. 16.1, *В*). Наряду с этим склериты соседних сегментов могут сливаться. В результате формируются сплошные жесткие участки склеротизованного экзоскелета. Голова насекомых, например, покрыта слившимися склеритами нескольких головных сегментов и представляет собой цельную, лишенную швов головную капсулу, или краниум (cranium).

Экзоскелет конечностей подразделен на цилиндрические членики, соединенные между собой сочленовными мембранами, формирующими подвижные суставные соединения (см. рис. 16.1, *В, Г*). Такой способ объединения скелетных элементов получил название членистого соединения (отсюда название членистоногие — Arthropoda, означающее «несущие членистые конечности»), а отдельные элементы конечностей при этом оказываются соединенными подвижно. Соединение с помощью гибкой сочленовной мембраны позволяет членикам конечностей или сегментам тела менять положение относительно друг друга, однако в некоторых случаях членики могут быть соединены жестко, что исключает подобную подвижность. Чтобы избежать путаницы, отметим, что отдельные элементарные блоки, из которых построено тело членистоногих, обычно называются сегментами (или сомитами), в то время как аналогичные блоки, составляющие конечности, носят название члеников. Сегменты тела и членики конечностей очень различаются по своему строению и происхождению и не являются гомологами.

Разные суставные соединения характеризуются специфическими особенностями строения, что позволяет им выполнять движения лишь вполне определенного типа. Например, одномыщелковое соединение характеризуется единственной точкой контакта (мыщелком) между двумя члениками. В месте контакта один членик несет выступ (мыщелок), а на другом ему соответствует углубление. Такая конструкция позволяет осуществлять широкий спектр разнообразных движений. Подобным образом устроены бедренные и плечевые суставы человека. Двумыщелковое соединение характеризуется двумя точками контакта, что ограничивает подвижность только одной плоскостью (см. рис. 16.1, *Г*). Двумыщелковое соединение представляет собой шарнир, подобный коленному и локтевому суставам скелета человека.

Несмотря на то что скелет членистоногих в целом называют экзоскелетом, его отдельные части могут располагаться внутри тела, образуя своего рода **эндоскелет**. В одних случаях такие внутренние элементы формируются как впячивания (складки) экзоскелета, глубоко погружающиеся в глубь тела. Эти так называемые **аподемы** (см. рис. 16.1, *Д*) являются прямым продолжением экзоскелета. В других случаях элементы внутреннего скелета формируются в результате скле-

http://jurassic.ru/

ротизации соединительной ткани. Такие внутренние скелетные пластинки не связаны непосредственно с экзоскелетом[11]. Оба описанных варианта внутренних скелетных образований служат для прикрепления мышц. Им передаются усилия, генерируемые при сокращении мускулатуры.

СОСТАВ КУТИКУЛЫ

Основные компоненты экзоскелета сходны у всех членистоногих, но различаются в деталях у представителей разных таксонов. Экзоскелет секретируется подлежащим эпидермисом и состоит из нескольких слоев, различающихся по своему химическому составу и выполняемым функциям. Два основных слоя в составе экзоскелета артропод представляют собой тонкую наружную эпикутикулу и значительно более толстую внутреннюю прокутикулу (см. рис. 16.4).

Эпикутикула — это тонкий гидрофобный слой, состоящий из белков, липопротеинов, липидов и иногда воска. Хитин в его составе отсутствует. У наземных насекомых и паукообразных эпикутикула включает наружный восковой слой, наличие которого делает всю кутикулу непроницаемой для воды и газов. Воск, секретируемый железистыми клетками, входящими в состав эпидермиса или находящимися непосредственно под ним, доставляется на поверхность кутикулы по их протокам. Наличие воскового слоя защищает организм от потери воды в местах обитания с пониженной влажностью. У пресноводных видов этот слой исключает или заметно ограничивает неизбежное из-за разницы осмотического давления поступление в организм воды из внешней среды. Однако существуют участки покровов (например, кутикулярная выстилка трахей и поверхность жабр), которые в силу присущих им функций должны обладать высокой проницаемостью для газов и аммония. Здесь эпикутикула тонкая, а восковой слой отсутствует. Водонепроницаемые покровы — одна из адаптаций, определившая повсеместный эволюционный успех гексапод и хелицеровых в наземных биоценозах.

Прокутикула построена из белка и хитина, связанных друг с другом в сложный гликопротеиновый комплекс. Она значительно толще эпикутикулы и определяет толщину и прочность экзоскелета. В свою очередь прокутикула подразделяется на экзокутикулу и эндокутикулу. На определенных участках поверхности, где необходимы прочность и жесткость (например, в склеритах), белки **экзокутикулы** могут подвергаться склеротизации и становиться твердыми. В сочленовных мембранах, где, наоборот, экзокутикула должна сохранять гибкость, склеротизация не происходит. Значительно меньше белка и относительно больше хитина в составе **эндокутикулы**. У ракообразных эндокутикула часто подвергается минерализации в результате отложения карбоната кальция.

Окраска тела членистоногих может определяться пигментами, локализующимися либо в самой кутикуле, либо в субэпидермальной соединительной ткани. Кутикулярные пигменты откладываются в кутикуле по мере ее секреции, и их положение в покровах в дальнейшем не может изменяться. Субэпидермальные пигменты содержатся в клетках **хроматофорах**, деятельность которых контролируется нейрогормонами (см. рис. 19.44). Окраска животного может меняться в зависимости от сокращения или расправления хроматофоров[12]. Если кутикула тонкая и прозрачная, окраска живот-

http://jurassic.ru/

ного может определяться цветом подлежащих тканей и даже гемоглобином в крови. Наконец, цвет покровов не всегда определяется присутствием пигментов. Эпикутикула часто несет тончайшую параллельную штриховку, что вызывает рефракцию света определенной длины волны и создает эффект блестящей, переливающейся окраски даже в том случае, когда пигменты в кутикуле полностью отсутствуют[13].

В число важных кутикулярных структур входят разнообразные **щетинки** (setae[14]). Щетинка представляет собой подвижно сочлененный с покровом хитиновый вырост (см. рис. 13.5, *Б*; 16.4; 19.3, *Б*), формирование которого осуществляется специальной трихогенной клеткой эпидермиса. Щетинки чаще всего имеют вид гибких волосков, полых или, наоборот, сплошных. Их морфологическое и функциональное разнообразие почти безгранично. Модифицированные тем или иным образом щетинки, как правило, являются важнейшим структурным компонентом наружных рецепторов членистоногих (см. рис. 18.8, *В*). Ветвящиеся или перистые щетинки используются для увеличения площади поверхности плавательных конечностей и как фильтр для извлечения пищевых частиц из воды (см. рис. 19.5). Из очень тонких щетинок может формироваться плотный, напоминающий войлок покров, который водные насекомые, находясь под водой, используют для удерживания воздушного слоя вокруг тела. Плотные, негнущиеся щетинки играют роль шипов. Щетинки членистоногих отличаются по химическому составу от состоящих из β-хитина щетинок кольчатых червей (см. рис. 13.5, *А*). Острые, нечленистые и неподвижные выросты кутикулы не являются щетинками и представляют собой настоящие шипы.

С кутикулой связаны различные железы (секреторные клетки). Они располагаются в эпидермисе или погружены под базальную пластинку в соединительную ткань. Их длинные, пронизывающие кутикулу протоки открываются на поверхности тела. **Кожные железы** могут быть как одноклеточными, так и многоклеточными. Особенно многочисленны они в тех участках, где располагаются склеротизованные участки кутикулы. Считается, что они продуцируют особые ферменты, которые обеспечивают задубливание белков кутикулы. Некоторые кожные железы выполняют и другие, в том числе не известные до сих пор, функции. **Трихогенные клетки** формируют щетинки, а **тормогенные клетки** ответственны за образование сочленовных ямок, в которых подвижно крепятся щетинки (см. рис. 13.5, *Б*).

ЛИНЬКА

Особенности организации кутикулы членистоногих исключают возможность ее растяжения в процессе роста животного. После того как кутикула сформировалась и затвердела, последующее нарастание становится невозможным[15]. В связи с этим для увеличения размеров тела членистоногие должны освободиться от старого экзоскелета и заменить его новым, большего размера. Этот процесс получил название **линьки (экдизиса)**, которая является очень важным, критическим моментом в жизни членистоногих. До момента прохождения последней линьки экдизис представляет собой почти непрерывный процесс: животные могут тратить почти 90 % своей жизни на подготовку к линькам, саму линьку и последующие процессы. Представители некоторых других таксо-

http://jurassic.ru/

нов, таких как Nematoda, Nematomorpha, Kinorhyncha, Loricifera и Priapulida, также характеризуются наличием кутикулы, смена которой происходит под контролем гормональной системы.

Среди членистоногих, вероятно, наиболее детально процесс линьки исследован у десятиногих ракообразных. Линочный цикл ракообразных включает четыре основные стадии, которые обозначаются буквами: межлиночный период (C), предлиночный период (D), собственно линька (E) и постлиночный период (A и B).

Для **межлиночного периода** (стадия C) не характерны процессы, тем или иным образом связанные с линькой (рис. 16.5, *А*). Он может быть коротким или, наоборот, продолжительным в зависимости от особенностей биологии рассматриваемого вида. В этот период животные осуществляют свою повседневную деятельность: питание, накопление запасных питательных веществ и размножение, если они достигли половозрелости. Именно в это время происходит рост тканей организма.

Предлиночный период (предлинька, стадии D_1-D_4) — подготовительная фаза, в течение которой происходят наиболее существенные изменения. Животные вступают в нее в том состоянии, в котором они находились на протяжении межлиночного периода. В конце же предлиньки у них имеется и старая кутикула, уже отслоившаяся от поверхности тела, но пока еще покрывающая его, и новая кутикула, формирование которой частично завершено. В течение предлиньки животные не питаются и используют накопленные энергетические запасы. Уровень содержания кальция в крови растет в основном за счет вторичного использования кальция, накопленного в старой кутикуле. Для инициации

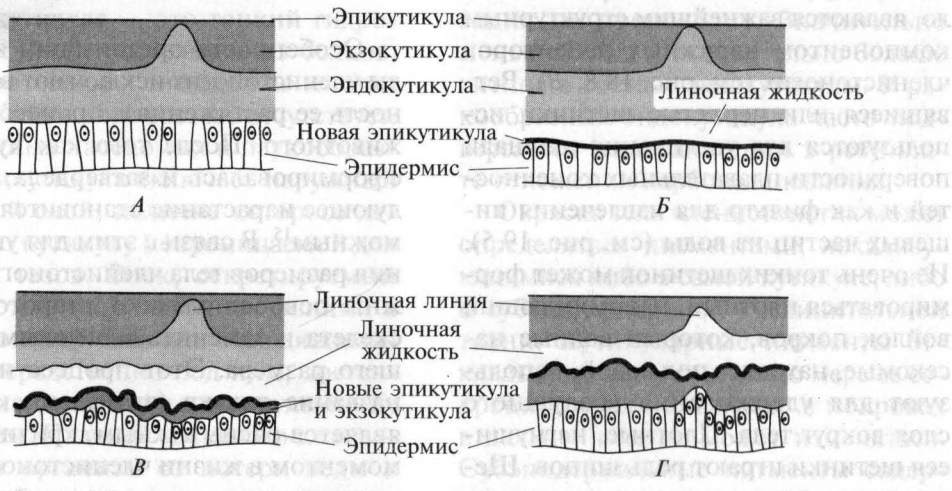


Рис. 16.5. Линька членистоногих:

А — полностью сформированный экзоскелет и подлежащий эпидермис в межлиночный период; *Б* — отделение эпидермиса и секреция линочной жидкости и новой эпикутикулы на первых этапах предлиночного периода; *В* — растворение старой эндокутикулы и секреция новой прокутикулы; *Г* — окончание предлиночной стадии; на поверхности тела еще сохраняется старый экзоскелет, под которым уже присутствует новый. В начале постлиночной фазы строение покровов соответствует стадии *Г*, но старая кутикула уже отсутствует

http://jurassic.ru/

предлиночного периода эпидермис секретирует новую эпикутикулу, а в промежуток между новой и старой кутикулами поступает **«линочная жидкость»** (рис. 16.5, *Б*), представляющая собой смесь ферментов хитиназ и протеаз. Жидкость постепенно растворяет старую кутикулу и между ней и формирующейся новой кутикулой образуется полость (рис. 16.5, *В*, *Г*). Новая эпикутикула проницаема для продуктов гидролиза старой кутикулы, которые реадсорбируются эпидермисом, однако она надежно защищает последний от воздействия энзимов линочной жидкости. На протяжении всей этой стадии наряду с гидролизом старой эндокутикулы (рис. 16.5, *В*) осуществляется секреция новой экзокутикулы (рис. 16.5, *Г*). В это время животное оказывается заключенным в двойную оболочку, образованную остатками старого экзоскелета и формирующимся новым, причем оба состоят в значительной степени только из эпикутикулы и экзокутикулы (см. рис. 16.5, *Г*), поскольку новая эндокутикула еще не сформировалась, а старая уже разрушена в результате гидролиза.

Экдизис (линька, стадия Е) характеризуется сбрасыванием старого экзоскелета. Этот период обычно протекает быстрее других, хотя он наиболее сложен и сопряжен с максимальным риском для особи. В связи с этим животные часто линяют в каких-нибудь убежищах, норках. В некоторых строго определенных участках старого экзоскелета экзокутикула очень тонкая, поэтому после завершения гидролиза эндокутикулы в них сохраняется практически лишь тонкий слой эпикутикулы. Эти участки называются **линочными линиями** (см. рис. 16.5, *Г*), и их положение на теле особей каждого конкретного вида строго постоянное[16].

Заглатывание воды (видами, обитающими в воде) или воздуха (наземными формами) позволяет увеличить давление крови в гемоцеле. При этом тело линяющего животного раздувается, новая, еще эластичная кутикула расправляется, а старая кутикула лопается по линочным линиям. Животное выбирается из старой кутикулы и часто поедает ее, восполняя затраты солей кальция и органических компонентов, использованные на построение новой кутикулы. Новая кутикула вначале мягкая, складчатая и неполная. До того момента, когда она окончательно затвердеет, часто возникает необходимость ее дополнительно растянуть, чтобы компенсировать будущий рост тканей.

На ранних этапах **постлиночного периода** (постэкдизис, стадии А и В) новая кутикула состоит из эпикутикулы и экзокутикулы; она мягкая и гибкая (стадия А) и пока не позволяет животному поддерживать форму тела. Формирование новой эндокутикулы (стадия В), кальцификация и склеротизация скелета осуществляются у животного, тело которого раздуто за счет воды или воздуха. Кальций поступает в кутикулу из крови. По мере кальцификации кутикулы его концентрация в крови падает. Параллельно идет процесс склеротизации протеинов кутикулы. Затвердение экзоскелета сопровождается удалением избытка воды и уменьшением объема мягких тканей тела. В результате они возвращаются в исходное состояние и занимают меньший объем, чем это позволяет вновь сформированный экзоскелет. Освободившееся пространство и становится тем резервом, который будет использован в процессе роста животного в наступающий межлиночный период. Во время первой стадии постлиночного периода живот-

http://jurassic.ru/

ные остаются в укрытиях и не питаются. У наземных артропод в это время эпидермальные (кожные) железы секретируют восковой слой, защищающий эпикутикулу снаружи. К концу постлиночного периода новая кутикула оказывается полностью сформированной, хотя процесс кальцификации продолжается и в межлиночный период.

Линька — опасное время для организма по нескольким причинам. Многие не могут освободиться от экзувия[17] и оказываются «пойманными» своей старой кутикулой. Впоследствии они погибают сами или становятся добычей хищников. Если экзувий благополучно сброшен, это еще не гарантия выживания. В связи с тем, что мышцы еще не имеют прочной опоры, непосредственно после периода линьки и на протяжении всего постлиночного периода движения организма затруднены или вообще невозможны. Все это время обладающие мягким телом малоподвижные животные оказываются легко доступными для хищников. Было установлено, что 80—90 % смертности членистоногих в той или иной степени связаны с линькой.

Время между двумя успешными линьками называется межлиночным периодом, а организм в этот период находится на определенной **возрастной стадии**. Жизнь членистоногих представляет собой последовательную смену возрастных стадий, разделенных линьками. Продолжительность межлиночного периода увеличивается по мере того, как организм становится старше и крупнее. Некоторые членистоногие, такие как омары и линяющие крабы, продолжают линять в течение всей жизни, в том числе и после того, как становятся половозрелыми. Другие, в частности насекомые и пауки, имеют достаточно фиксированное количество возрастных стадий, а после достижения половозрелости линьки прекращаются.

Для членистоногих животных рост не обязательно означает увеличение размеров. Истинный рост заключается в увеличении количества клеток, массы тканей и биомассы организма в целом. Он осуществляется постепенно и непрерывно в межлиночный период, когда размеры животного изменяться не могут. В противоположность этому увеличение размеров происходит ступенчато в процессе линьки и не сопровождается увеличением биомассы организма. У большинства других животных эти две составляющие ростового процесса неразрывно связаны и протекают одновременно, а у артропод они в онтогенезе последовательно сменяют друг друга.

На всех этапах линька контролируется гормонами. Эти процессы тщательно изучены, но наиболее детальные исследования проведены на насекомых и ракообразных. Основная схема, по-видимому, одинакова у всех членистоногих, но ее детали могут различаться у представителей разных таксонов. Мишенью для стероидного гормона **экдизона** являются клетки эпидермиса, которые ответственны за секрецию кутикулы. Экдизон контролирует линьку у всех артропод. Его продуцируют железы внутренней секреции (проторакальные железы у насекомых и Y-орган у ракообразных); с кровью гормон доставляется к эпидермису. Синтез и выделение экдизона регулируются нейрогормонами, которые, в свою очередь, поступают из различных источников у представителей разных таксонов артропод.

Расположенные на поверхности тела органы чувств членистоногих всегда включают структуры, являющиеся специализированными участками

http://jurassic.ru/

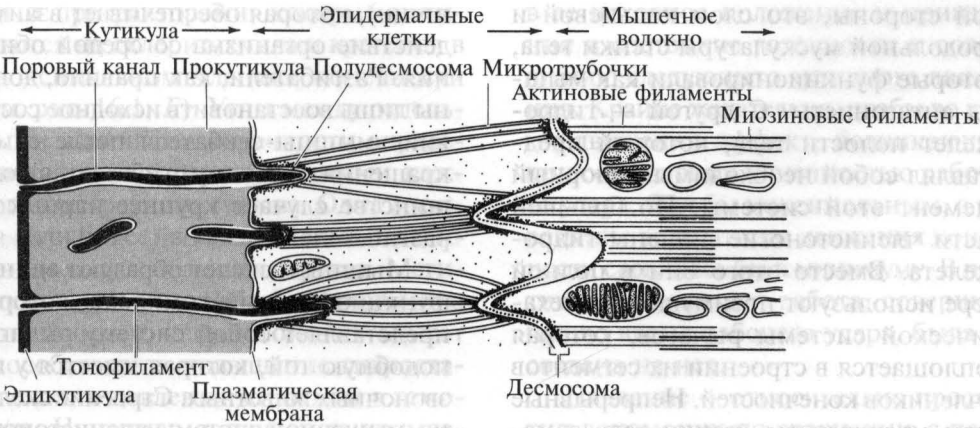


Рис. 16.6. Схема прикрепления мышц насекомых к экзоскелету. Соотношение размеров отдельных структур не сохранено (по *Caveney, 1969*, из *Chapman R. F. 1982. The Insects: Structure and Function. 3-rd Ed. Harvard University Press, Cambridge, MA. P.249*)

экзоскелета. В процессе линьки это обстоятельство может создавать особые проблемы. У артропод на основе щетинок, связанных с дендритами чувствительных нейронов, возникло несколько широко распространенных типов сенсорных структур. Новые щетинки закладываются под старыми, но дендриты остаются связанными со старыми щетинками до самой смены кутикулы.

Обязательное соединение мышц с экзоскелетом порождает также особую проблему в процессе линьки. Все это время между мышцами и экзоскелетом (старым или новым) должна поддерживаться механическая связь. Без нее животные не смогли бы двигаться, избегать хищников и освобождаться от старой кутикулы. Однако даже при наличии такой связи движения в процессе линьки затруднены, пока кутикула остается мягкой. Мышечные волокна тянутся не до самой кутикулы, а заканчиваются в эпидермисе. Связь же их с кутикулой осуществляется при помощи особых «сухожилий», представляющих собой группы специализированных эпидермальных клеток (клетки сухожилий) и формируемых ими волокон (рис. 16.6). Последние представляют собой два последовательно соединенных пучка белковых фибрилл, способных передавать усилие. Один пучок, состоящий из внутриклеточных микротрубочек, пересекает «клетки сухожилий» от их основания до апикальной поверхности и связывает эти клетки с миофиламентами мышц с помощью десмосом. Второй пучок внеклеточных **тонофиламентов** секретируется апикальной частью «клеток сухожилий» и соединяет их с кутикулой. Тонофиламенты не разрушаются вместе со старой кутикулой. Соответственно соединение между мышцей и экзоскелетом сохраняется на всем протяжении линьки.

МУСКУЛАТУРА И ДВИЖЕНИЕ

Целомические предки членистоногих для локомоции использовали три основных структурных элемента. С од-

http://jurassic.ru/

ной стороны, это слои кольцевой и продольной мускулатуры стенки тела, которые функционировали как мышцы антагонисты. С другой — гидроскелет полости тела, который представлял собой необходимый опорный элемент этой системы. По большей части членистоногие лишены гидроскелета. Вместо этого они в полной мере используют преимущества механической системы рычагов, которая воплощается в строении их сегментов и члеников конечностей. Непрерывные слои мускулатуры стенки тела замещаются у них сложным и разнообразным набором небольших специализированных мышц сгибателей и разгибателей, крепящихся к экзоскелету (см. рис. 16.1, *Б*). Поперечнополосатые мышцы артропод соединяют соседние склериты тела или конечностей. При сокращении мышцы один склерит перемещается относительно другого (сближается или удаляется).

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Каждое подвижное соединение элементов экзоскелета (сочленений сегментов тела или члеников конечности) снабжено мышцами, образующими группы-антагонисты. При сокращении мышца ликвидирует последствия действия своей мышцы-антагониста и одновременно возвращает ее в исходное растянутое состояние. Сгибатели и разгибатели — наиболее часто встречающиеся у членистоногих пары мышц-антагонистов. Сгибатели уменьшают угол между двумя склеритами или члениками, в то время как разгибатели увеличивают его (см. рис. 16.1, *Г*). Мышцы-сгибатели обычно выполняют такую работу (например, ходьба или захват, сдавливание и удержание пищи), которая обеспечивает взаимодействие организма со средой обитания. Разгибатели, как правило, должны лишь восстановить исходное состояние мышцы-сгибателя после ее сокращения. Поэтому сгибатели в большинстве случаев крупнее парных им разгибателей.

Мышцы и скелет образуют единый функциональный комплекс, который представляет собой систему рычагов, подобную той, которая имеется у позвоночных животных. Строение скелетно-мышечной системы членистоногих определяется формой и изгибами тела, местом прикрепления конечностей к телу и положением члеников относительно друг друга в конечности. Продольные мышцы, связывающие сегменты тела, обычно изгибают его на вентральную сторону, растягивая дорсальную поверхность (см. рис. 16.1, *Б*). В целом, направление движения члеников или сегментов определяется не только положением и направлением мышц-антагонистов, но и особенностями строения самого суставного сочленения, а также относительным развитием склеритов и сочленовных мембран по обе стороны от места сочленения. Та сторона тела, которая характеризуется мелкими склеритами и более развитой сочленовной мембраной (например, соединения сегментов на вентральной поверхности брюшка креветок), изгибается под действием сокращения мощных вентральных продольных мускулов-сгибателей. Соответственно распрямление брюшка креветок осуществляется значительно менее развитыми дорсальными продольными мышцами, при этом мощно развитые дорсальные склериты предотвращают изгибание брюшка на дорсальную сторону.

Положение конечностей относительно тела определяется ретрактора-

http://jurassic.ru/

ми и протракторами, которые начинаются на склеритах тела и крепятся в проксимальном членике конечности (см. рис. 16.1, *Б*). Углы между отдельными члениками конечности определяются внутренними мышцами каждого конкретного сустава. Одна мышца (или более) в каждом таком соединении — разгибающая; другая — сгибающая (см. рис. 16.1, *Г*). Разгибанию конечностей членистоногих может способствовать повышение гидростатического давления жидкости в гемоцеле. Например, у пауков выпрямление конечностей осуществляется почти исключительно за счет возрастающего давления крови, в то время как сгибание осуществляется традиционным способом, при помощи мышц-сгибателей. Пауки не могут разогнуть свои конечности в том случае, если в стенке тела образовалось отверстие и замкнутость гемоцеля нарушена. В этом случае поднять давление крови в гемоцеле невозможно.

Артроподы используют членистые конечности, тело и крылья для передвижения. У водных видов конечности могут выполнять функцию весел при плавании; у наземных представителей — это ходные ноги. Впрочем, животные, обитающие в воде, могут использовать свои конечности также для передвижения по плотному субстрату. Членистоногие, освоившие воздушную среду обитания, для полета используют крылья.

При любом типе локомоции работа конечностей (или крыльев) включает циклическое чередование фазы активного движения (активного удара) и фазы возвратного движения (удара). Во время **фазы активного движения** конечность выполняет работу, связанную с перемещением животного. **Фаза возвратного движения** необходима для возвращения конечности в ее исходное положение и приведения в состояние готовности к совершению следующего активного движения. Крайне желательно, чтобы во время движения эффект, возникающий при совершении конечностью рабочего удара, был бы максимальным, а вот влияние возвратного движения конечности сводилось бы к минимуму. В противном случае вся работа, совершенная во время рабочего удара, была бы сведена на нет.

Плавание — относительно простой тип локомоции по сравнению с передвижением по твердому субстрату или полетом. Лучше всего плавают ракообразные, которые в большей степени приспособлены к жизни в воде, нежели другие членистоногие. Конечности плавающих ракообразных в типичном случае располагаются на вентральной стороне тела и веслообразно уплощены. Такая форма позволяет максимально увеличить площадь поверхности, непосредственно контактирующей с водой, и соответственно силу трения. Края таких конечностей обычно несут перистые щетинки, что еще более увеличивает площадь поверхности (см. рис. 19.15, *А*). В фазе рабочего движения конечность смещается назад и располагается в плоскости, перпендикулярной направлению движения, щетинки при этом полностью расправлены, что дополнительно увеличивает рабочую площадь поверхности и сопротивление. Во время фазы возвратного движения конечность обычно поворачивается так, что ее плоскость располагается почти параллельно направлению движения; щетинки в это время плотно сложены — все это вместе взятое сильно уменьшает площадь рабочей поверхности и сопротивление воде.

Для движения по твердому субстрату используются также конечно-

http://jurassic.ru/

сти сегментов тела. И в этом случае чередуются рабочая и возвратная фазы, однако в контакт с субстратом вступает лишь самая дистальная часть конечности. В фазе рабочего удара конечность упирается в субстрат, и по мере ее отклонения назад тело животного перемещается вперед. Во время фазы возвратного движения конечность отрывается от субстрата и заносится вперед. Контакт с субстратом в это время отсутствует, и изменение положения конечности не оказывает влияния на положение тела животного.

Фаза рабочего движения начинается с того, что ходная нога смещается под углом вперед, и с помощью концевого отдела, направленного в сторону от тела, вступает в тесный контакт с субстратом и фиксируется на его поверхности. На ранней стадии фазы рабочего удара суставные соединения конечности сгибаются таким образом, что животное перемещается вперед по направлению к точке ее фиксации. В конце фазы конечность оказывается направленной назад, поскольку конец ноги все еще удерживается за субстрат, а тело уже сместилось вперед. Суставы конечности при этом разгибаются, что дополнительно продвигает тело вперед от точки прикрепления к субстрату. Нога при этом полностью распрямляется. Во время возвратного движения конечности ее дистальный конец приподнимается над субстратом, и вся конечность заносится вперед. При этом она полностью разгибается.

ФИЗИОЛОГИЯ

Сокращение скелетных мышц членистоногих контролируется несколькими механизмами и обычно отличается от аналогичных процессов у позвоночных животных. Большое количество мускульных волокон (клеток) скелетных мышц позвоночных организованы в кластеры, которые называются моторными единицами. Каждая из них иннервируется единственным моторным нейроном. В мышце может быть много моторных единиц. Когда нейрон деполяризуется, все клетки моторной единицы сокращаются одновременно и максимально сильно в соответствии с принципом «все или ничего». Мышца же в целом, однако, может демонстрировать **градуальный ответ**, суть которого в том, что сила ее сокращения различается в зависимости от количества вовлеченных в сокращение моторных единиц. Слабые движения выполняются с использованием немногих моторных единиц. Действия, которые требуют более сильного сокращения, могут выполняться той же мышцей, но для этого задействуется бóльшее количество моторных единиц. Такая система регуляции хорошо работает у крупных животных с крупными мышцами, имеющими большое количество мускульных волокон и моторных единиц.

Небольшие животные также должны обеспечивать градуальный ответ своих скелетных мышц. Некоторые крупные мышцы членистоногих состоят из моторных единиц, однако большая часть мышц имеет иную организацию, поскольку они слишком малы и содержат мало мышечных волокон. Необходимым условием организации мышц по принципу моторных единиц является наличие большого количества последних в составе одной мышцы. Представьте себе размер мышц мельчайшего насекомого, которое вам хорошо знакомо. Вероятно, это плодовая мушка из генетической лаборатории (впрочем, многие насекомые зна-

http://jurassic.ru/

чительно мельче ее). Очевидно, что сгибающие мышцы конечностей плодовой мушки очень тонкие и должны содержать очень мало волокон, но это обстоятельство исключает возможность градульного ответа такой мышцы, поскольку для его реализации необходима активизация разного числа моторных единиц. Вместо этого скелетные мышцы членистоногих иннервируются небольшим числом нейронов, зато каждый из них может формировать множество контактов с одним и тем же мускульным волокном. Более того, один и тот же нейрон может иннервировать не одно, а несколько мышечных волокон. В ответ на единичный импульс мышечные волокна *сокращаются не полностью*, как это происходит с моторными единицами в мышце позвоночных. Другими словами, их функционирование не соответствует модели «все или ничего». Деполяризация мембраны мускульного волокна распространяется по его поверхности от точки нейромышечного контакта (синапса). Протяженность участка, на котором осуществляется деполяризация, зависит от частоты импульсов, посылаемых нейроном. Чем дальше распространяется импульс по волокну, тем большее количество саркомеров вовлекается в сокращение и соответственно тем оно сильнее. Степень сокращения зависит от протяженности участка мембраны волокна, подвергшегося деполяризации, т. е. от количества отреагировавших на сигнал саркомеров, а не от количества моторных единиц. Дозированная ответная реакция достигается и в этом случае, но она определяется только количеством вовлеченных в сокращение саркомеров отдельного волокна, а не количеством активных волокон.

Иннервация мускульных клеток у членистоногих является **полинейронной**. Это означает, что каждая клетка в типичном случае контактирует с аксонами не одного, а нескольких типов мотонейронов. Более того, имеется два совершенно разных типа мышечных клеток. Мотонейроны представлены двумя главными классами клеток — возбуждающими и тормозящими. Возбуждающие, в свою очередь, могут быть фазными и тоническими. Каждая мышца может иннервироваться всеми тремя типами моторных нейронов или только некоторыми из них. **Возбуждающие нейроны** вызывают сокращение клетки, **тормозящие** блокируют сокращение. Мускульная клетка сама по себе может быть адаптирована к фазному или тоническому сокращению. **Фазные мускульные клетки** (быстрое сокращение) иннервируются фазными, а **тонические мускульные клетки** (медленное сокращение) — соответственно тоническими нейронами. Мускул в целом может состоять из клеток одного какого-либо типа, но большинство содержат клетки обоих типов. Фазные и тонические мускульные клетки различаются по своей ультраструктуре и физиологическим особенностям. Например, «медленные» клетки имеют более длинные саркомеры и содержат больше актина, чем «быстрые». Определения «быстрый» и «медленный» относятся не к скорости проведения сигнала, а скорее к скорости, с которой мускул отвечает на стимуляцию.

Фазные нейроны генерируют серии непосредственно следующих друг за другом (высокочастотных) возбуждающих импульсов, которые вызывают быстрое сокращение фазных мышечных клеток мышц в результате короткий серии также быстро следующих друг за другом сокращений. Мышца сокращается быстро и быстро расслабля-

http://jurassic.ru/

ется после этого. **Тонические нейроны** генерируют длинные серии низкочастотных импульсов, которые следуют друг за другом с небольшой задержкой. Тонические мышечные клетки отвечают на эти сигналы продолжительным непрерывным сильным сокращением. При этом они не реагируют на единичные нервные импульсы. У членистоногих «медленные» сокращения обычно позволяют развивать значительно большие усилия, нежели «быстрые». Например, «быстрые» и «медленные» мышцы брюшка американского омара *Homarus americanus* развивают усилие 838 и 4511 г/см^3 соответственно.

Тормозящие нейроны гиперполяризуют мембрану мышечной клетки и тем самым уменьшают вероятность сокращения даже в том случае, когда возбуждающий нейрон посылает противоположную по смыслу команду (деполяризация). Например, подвижный палец клешни лангуста снабжен замыкающей и размыкающей мышцами, которые контролируются возбуждающими и тормозящими нейронами. Обе мышцы контролируются одним и тем же возбуждающим нейроном. Однако тормозящие нейроны у них разные. Поэтому если, например, лангуст хочет открыть клешню, команда на сокращение подается на обе мышцы. Однако на мышцу-замыкатель помимо этого подается тормозящий сигнал, который предотвращает ее сокращение в ответ на возбуждающий сигнал. В результате только мускул-размыкатель реагирует на импульс и клешня открывается.

ЦЕЛОМ И МЕЗОДЕРМА

Хорошо развитый целом, характерный для кольчатых червей и многих других групп билатерий, подвергся значительной редукции у членистоногих. Это связано с заменой внутреннего гидроскелета на прочный экзоскелет. Первичными функциями целома были локомоция (в этом случае он играет роль гидроскелета), экскреция (образование ультрафильтрата крови) и репродукция (в целоме созревают и сохраняются гаметы). У артропод наличие наружного скелета приводит к замещению целома скелетно-мускульной локомоторной системой. При этом необходимость в формировании больших замкнутых полостей, выполняющих функцию гидроскелета, отпадает. Соответственно у членистоногих редуцированный целом утрачивает значение главной полости тела.

Артроподы, однако, не утратили целом полностью; его дериваты сохраняются в составе выделительной и половой систем. В ходе эмбрионального развития метамерные, парные мезодермальные зачатки закладываются в зоне концентрации телобластов (см. примеч. 2. — *Примеч. ред.*) в задней части эмбриона. В этих мезодермальных клеточных массах могут появляться небольшие полости целомической природы. Впрочем, большинство этих целомов вскоре разрушаются или объединяются с бластоцелем и таким образом принимают участие в формировании гемоцеля[18]. Некоторые эмбриональные целомические мешки, однако, сохраняются и дают начало органам выделения и гонадам. Большая часть мезодермы утрачивает эпителиальную организацию и не формирует мезотелий.

Исключение составляют выстилка гонад и концевые мешочки экскреторных органов. Из мезодермы формируются различные мезодермальные органы и мощная локомоторная мускулатура.

http://jurassic.ru/

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

Кровеносная система артропод включает сердце, артерии, синусы, кровь и гемоцель (см. рис. 18.2, *А*). Ткани тела омываются кровью, которая снабжает их питательными веществами. Функции кровеносной системы заключаются в транспорте питательных веществ, продуктов метаболизма, гормонов и, в некоторых случаях, газов. В отсутствии целома гемоцель членистоногих принимает активное участие в реализации самых разнообразных функций.

Гемоцель — это полость в компартменте соединительной ткани. В эмбриогенезе он формируется из бластоцеля (см. гл. 4, 6 и 9. — *Примеч. ред.*), но существенный вклад в его формирование вносят мезодермальные элементы. Гемоцель заполнен кровью (см. примеч. 18. — *Примеч. ред.*). Он гомологичен просвету кровеносной системы других билатерий, у которых полости в соединительной ткани также ограничены базальной пластинкой и которые связаны происхождением с бластоцелем. Гемоцель членистоногих не выстлан эндотелием или какими-нибудь другими клетками и обычно представлен полостями, а не узкими сосудами. Тонкая, неклеточная базальная пластинка в типичном случае покрывает поверхность органов, которые залегают в гемоцеле, и отделяет их от омывающей крови. Полости, ограниченные сближенными базальными пластинками, приобретают вид узких протяженных каналов, или сосудов. Кровь движется в теле по определенному пути, в том числе и по сосудам (артериям, венам и даже капиллярам). Между артериями, по которым кровь течет в периферическом направлении, и венами, несущими возвратный поток, располагаются крупные синусы гемоцеля. Кровеносная система такого типа обычно называется «открытой» (см. примеч. 12 к гл. 12, т. 2. — *Примеч. ред.*). Если артериальная часть кровеносной системы связана с венозной посредством капилляров, кровеносная система называется «закрытой». Однако у членистоногих она в любом случае лишена клеточной выстилки — эндотелия.

Гемоцель членистоногих представляет собой обширную полость, занимающую почти весь объем тела и содержащую внутренние органы и мышцы, которые, таким образом, погружены в кровь. Это пространство в какой-то мере разделено перфорированной горизонтальной септой, известной как **дорсальная диафрагма** (рис. 16.7), но никогда не образует отделы, соответствующие сегментации тела. Дорсальная диафрагма делит гемоцель на два заполненных кровью синуса. Дорсальный участок, называемый **перикардиальным синусом**, окружает сердце. Его нельзя назвать истинной перикардиальной полостью, поскольку по происхождению он не связан с целомом и лишен мезотелия. Перикардиальный синус содержит кровь, чего никогда не бывает в настоящих перикардиальных полостях целомического происхождения. Вентральный участок — **перивисцеральный синус** — окружает внутренние органы, в том числе кишку, мышцы, жировое тело, гонады, мальпигиевы сосуды. У некоторых членистоногих, например таких как насекомые, еще одна, **вентральная диафрагма** отделяет больший по размеру перивисцеральный синус от меньшего **перивентрального синуса**. Последний занимает самое вентральное положение и окружает брюшной нервный ствол.

http://jurassic.ru/

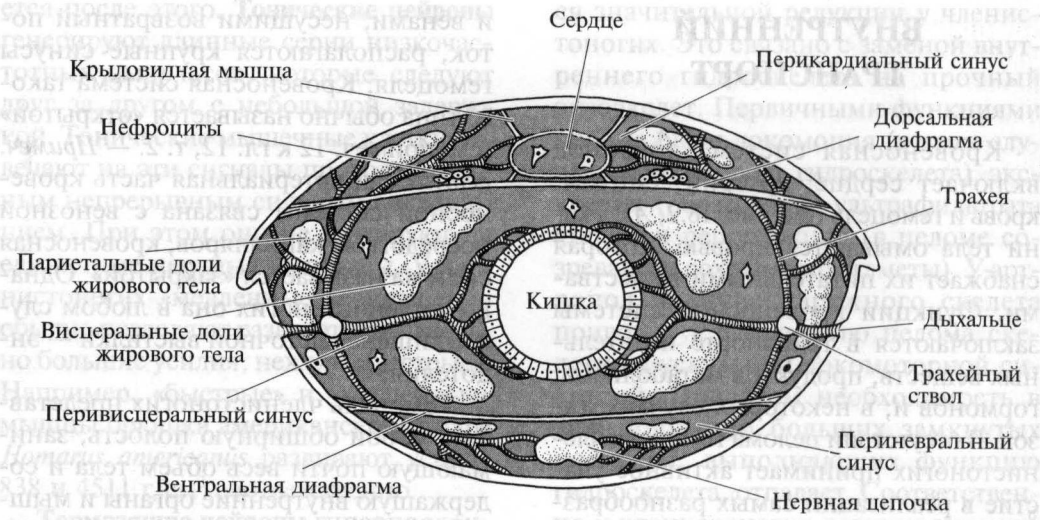


Рис. 16.7. Поперечный разрез через брюшко насекомого (из *Daviers R.G. 1988. Outlines of Entomology. 7-th Ed. Chapman and Hall, London*, с изменениями)

Диафрагмы перфорированы, что позволяет крови проходить из одного синуса в другой и, в конце концов, достигать сердца.

Типичное сердце членистоногих располагается дорсально вдоль средней линии тела и представляет собой мышечную трубку, лежащую в перикардиальном синусе (см. рис. 18.20). Длина сердца варьирует у представителей разных таксонов, но у примитивных форм оно тянется практически по всей длине тела (см. рис. 16.1, *А*). Стенка сердца образована кольцевыми мышцами. Перистальтические сокращения мышц распространяются от заднего конца трубки к переднему, что создает направленный вперед ток крови внутри сердца. Стенка сердца перфорирована: она несет парные отверстия — **остии**, снабженные клапанами, которые позволяют крови проникнуть из перикардиального синуса в полость сердца, но предотвращают ее отток в обратном направлении. У древних форм пара остий сердца присутствовала в каждом сегменте тела, однако у большинства современных видов количество остий уменьшилось и их посегментное расположение оказалось утраченным. Эластичные **поддерживающие лигаменты**, или сократимые **крыловидные мышцы**, начинаются от наружной поверхности сердца и направляются к ближайшему участку экзоскелета или соединительной ткани (см. рис. 16.7). При их сокращении сердце расширяется.

В раннем онтогенезе в каждом сегменте формируются парные целомические мешки. Сердце закладывается в дорсальном мезентерии, разделяющем парные мешки, так же, как это происходит у аннелид, позвоночных и других целомических животных, имеющих кровеносную систему. Позже целомические мешки и мезентерии разрушаются и замещаются гемоцелем. В результате у взрослых артропод сердце окружено не парными целомами, а гемоцелем.

Артерии представляют собой трубчатые выросты, отходящие от сердца и открывающиеся в гемоцель. Самую

http://jurassic.ru/

крупную из них иногда называют аортой. Основные артерии — это передняя аорта, парные сегментарные артерии и у представителей некоторых таксонов задняя аорта. У членистоногих, сохранивших древнее состояние признака, в каждом сегменте имеются по две сегментарные артерии. Однако у более продвинутых форм количество пар артерий меньше количества сегментов. Соответственно посегментное расположение парных артерий у них отсутствует.

У ракообразных и хелицеровых кровь выполняет функцию транспорта кислорода к тканям тела, но у насекомых эта функция переходит к трахейной системе[19], которая структурно не связана с кровеносной. В крови многих ракообразных имеются дыхательные пигменты, повышающие эффективность переноса кислорода. Аналогичные пигменты обнаружены лишь у отдельных представителей Chelicerata и Tracheata. Наиболее распространенный дыхательный пигмент членистоногих — содержащий медь гемоцианин. Он встречается у большинства ракообразных и обнаружен у некоторых многоножек. У ряда ракообразных и насекомых имеется гемоглобин. Как и у большинства других беспозвоночных (но в отличие от позвоночных), дыхательные пигменты присутствуют непосредственно в плазме крови и очень редко встречаются в ее клетках.

Кровь переносит питательные вещества от пищеварительного тракта к тканям тела. В ней могут накапливаться продукты, являющиеся запасными энергетическими веществами. Так, например, в крови насекомых отмечена высокая концентрация углевода трегалозы. В целом кровь членистоногих бедна клеточными элементами. Последние представлены несколькими типов амебоцитов. Кровь многих артропод способна к свертыванию. Утрата конечностей в результате травмы или аутотомии — весьма обычное явление у членистоногих. Так или иначе способность крови закупоривать образовавшееся раневое отверстие можно рассматривать как важную адаптацию. Свертывание крови инициируется гемоцитами, когда они подвергаются резкому изменению условий. У ракообразных при этом гемоциты продуцируют особый фермент, который трансформирует белок крови фибриноген в фибрин. Последний и формирует плотные сгустки, используемые для изоляции раневых отверстий.

Движение крови осуществляется по относительно единообразной для всех артропод схеме. Во время **диастолы** сердце расширяется и заполняется кровью. Сокращение крыловидных мышц или поддерживающих лигаментов расширяет полость сердца, в результате чего формируется отрицательное давление в его просвете. Остии открываются, и поток крови устремляется из перикардиального синуса в полость сердца. **Систола**, или фаза сокращения сердечного цикла, обеспечивается сокращением кольцевых мышц стенки сердца и имеет несколько последствий. Давление крови возрастает, и она с силой выбрасывается из просвета сердца через артерии в синусы гемоцеля. Кроме того, увеличение давления во время систолы возвращает в исходное положение клапаны остий, которые не имеют собственного закрывающего механизма. Это в свою очередь исключает возможность попадания крови из сердца в перикардиальный синус. Наконец, во время систолы растягиваются (возвращаются в исходное состояние) крыловидные мышцы и поддерживающие

http://jurassic.ru/

лигаменты. Таким образом, кольцевые мышцы сердечной трубки выступают в роли антагонистов крыловидных мышц и поддерживающих лигаментов. В растянутых лигаментах накапливается запас энергии, которая впоследствии используется для осуществления диастолы.

Под давлением, возникающим в сердце, поток крови выбрасывается через открытые концы артерий и попадает в гемоцель. Здесь кровь течет в сторону заднего конца тела по перивисцеральному (и, если имеется, перивентральному) синусу. По мере продвижения кровь омывает внутренние органы. При этом осуществляется обмен питательными веществами и продуктами обмена. Затем кровь перемещается в дорсальном направлении и проходит через перфорации в дорсальной (и, если имеется, вентральной) диафрагме. В результате поток достигает перикардиального синуса. Во время диастолы кровь поступает в полость сердца через остии. Многие паукообразные и ракообразные имеют специальные каналы, по которым обогащенная кислородом кровь из органов дыхания возвращается прямо в перикардиальный синус. Этот механизм не позволяет ей смешиваться с бедной кислородом кровью перивисцерального гемоцеля (см. рис. 18.20).

ЭКСКРЕЦИЯ

У артропод обнаружены два совершенно различных типа органов выделения. Наличие органов того или иного типа четко коррелирует со средой обитания животных. **Мешковидные нефридии** характерны для водных членистоногих, в первую очередь ракообразных и некоторых хелицеровых, но встречаются также у многих наземных представителей Chelicerata и даже у некоторых Tracheata (многоножек — Chilopoda, Diplopoda и Hexapoda — Collembola). Водным членистоногим, которые не сталкиваются с проблемой экономии воды, свойственно удаление азотистых продуктов обмена по типу аммонотелии. Они выводятся через любые проницаемые участки поверхности тела — чаще всего через жабры. В этом случае экскреторные органы главным образом выполняют функцию поддержания ионного баланса и сохранения постоянного объема жидкости в организме, но не выведения продуктов обмена веществ. Обычно они лучше всего развиты у пресноводных видов, которые должны компенсировать значительный приток воды, поступающий в организм по градиенту осмотического давления.

Мешковидные нефридии членистоногих имеют различные названия: концевые мешки, саккули, коксальные железы, зеленые железы, антеннальные железы и максиллярные железы[20]. По происхождению все они связаны с целомической полостью и метанефридиальной системой целомического предка артропод. В процессе индивидуального развития нефридии формируются из парных целомических пузырьков, возникающих в мезодермальных зачатках сегментов. Мешковидные нефридии представляют собой фильтрационные почки, в строении которых можно выделить два основных элемента: мешковидную часть, представляющую собой небольшой обособленный целом — **концевой мешочек**, и отводящий из целомического мешочка жидкость **нефридиальный проток**, или **трубку**. Последняя по происхождению является метанефридием[21]. Нефридий омывается кровью, которая находится под определенным дав-

http://jurassic.ru/

лением, создаваемым за счет работы сердца (см. рис. 16.8, *А*; 19.6). Стенка концевого мешочка состоит из базальной пластинки мезотелия и подоцитов, которые формируют здесь фильтрационный аппарат (рис. 16.8, *Б*).

Давление, поддерживаемое в гемоцеле, способствует тому, что кровь фильтруется через коллагеновую сеть базальной пластинки. В результате этого ультрафильтрат (первичная моча) скапливается в концевом мешочке. Трубка соединяет мешочек с нефридиопором на поверхности тела. Ультрафильтрат по мере своего продвижения по трубке метанефридия к нефридиопору модифицируется. Необходимые для организма компоненты ультрафильтрата реабсорбируются, в то же время в него дополнительно поступают продукты метаболизма, которые необходимо выводить из тела. Таким образом, состав конечной мочи, выделяемой из организма, сильно отличается от состава первичного фильтрата.

Хорошо развитые мешковидные нефридии пресноводных ракообразных, обитающих в условиях гипоосмотичной внешней среды, выполняют преимущественно осморегуляторную функцию. Они сохраняют ионы и удаляют избыточную воду, производя большое количество мочи. Большие объемы ультрафильтрата формируются в концевом мешочке и затем перемещаются по протоку к нефридиопору. Сорбция ионов осуществляется специализированным эпителием нефридиального протока, для накапливания конечной мочи служит специальный мочевой пузырек (см. рис. 19.6, *Б*). Реабсорбция ионов может быть весьма интенсивной. В протоках антеннальных желез лангуста, например, концентрация хлоридов в моче снижается очень значительно: если в концевом мешочке

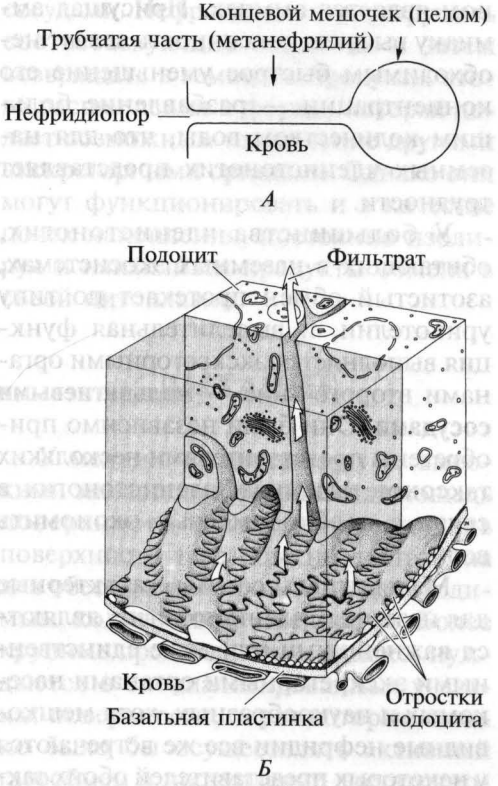


Рис. 16.8. Схема строения мешковидного нефридия артропод, являющегося дериватом целома:

А — обобщенная схема строения, на отдельных участках выстилку концевого мешка образуют подоциты и базальная пластинка; *Б* — участок стенки концевого мешка нефридия лангуста, показано направление потока ультрафильтрата через базальную пластинку и подоциты (из *Kümmel G. 1967. Die Podocyten. Zoolog. Beitr. N.F. 13: 245—263*)

она составляет примерно 200 мкМ/л, то в районе нефридиопора снижается до 10 мкМ/л.

Одна из причин того, что ракообразные не преуспели в освоении наземных местообитаний, может как раз состоять в их неспособности удалять продукты азотистого обмена, экономя при этом воду. Конечным продуктом азотистого обмена ракообразных, включая наземных мокриц, в основ-

http://jurassic.ru/

ном является аммиак. Присущая аммиаку высокая токсичность делает необходимым быстрое уменьшение его концентрации — разбавление большим количеством воды, что для наземных членистоногих представляет трудности.

У большинства членистоногих, обитающих в наземных экосистемах, азотистый обмен протекает по типу урикотелии, и выделительная функция выполняется экскреторными органами второго типа — **мальпигиевыми сосудами**. Они были независимо приобретены представителями нескольких таксонов наземных членистоногих в связи с необходимостью экономить воду.

Мальпигиевы сосуды, характерные для наземных членистоногих, являются важнейшими или даже единственными экскреторными органами насекомых и паукообразных, хотя мешковидные нефридии все же встречаются у некоторых представителей обоих таксонов. Многоножки и некоторые паукообразные, в том числе отдельные виды пауков, имеют как мешковидные нефридии, так и мальпигиевы сосуды. Приобретение выделительной системы, функционирование которой не связано с большими затратами воды, можно рассматривать как предпосылку к успешной колонизации суши; такие системы встречаются не только у наземных членистоногих, но и у позвоночных. В то время как позвоночные для этой цели используют почки, которые представляют собой модифицированные метанефридии[22], наземные членистоногие приобретают мальпигиевы сосуды. Эффективная работа экскреторной системы трахеат, паукообразных и амниотических позвоночных — один из ключевых моментов, обеспечивших всем им успех в освоении суши.

Мальпигиевы сосуды выводят азот в форме нерастворимых[23] мочевой кислоты или гуанина. Эти вещества синтезируются как конечные продукты метаболизма азота, в частности метаболизма нуклеиновых кислот. Оба вещества практически нерастворимы в воде и существенно менее токсичны, чем аммиак. Поэтому у организма не возникает проблем, связанных с необходимостью снижения их токсичности путем разбавления.

Мальпигиевы сосуды представляют собой слепо замкнутые на концах трубчатые дивертикулы стенки кишечника, которые локализуются на границе средней и задней кишок. Они глубоко вдаются в гемоцель и соответственно омываются снаружи кровью (см. рис. 16.9; 21.8, *A*, *B*). Это секреционные почки, не требующие для своего функциони-

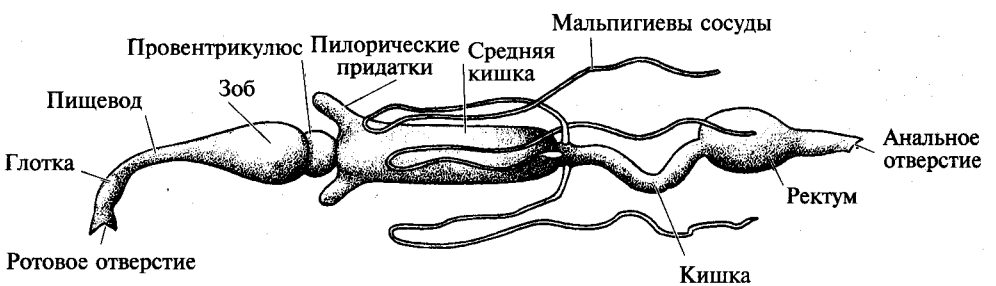


Рис. 16.9. Схема строения типичной пищеварительной системы гексапод (из *Snodgrass, 1935*)

http://jurassic.ru/

рования ни целомов, ни создания давления крови, ни специальных приспособлений для ультрафильтрации. Ткани организма в процессе метаболизма выделяют содержащие азот конечные продукты обмена в виде *легко растворимых мочевой кислоты и гуанина* (*курсив наш. — Ред.*) в кровь[24]. Молекулы этих веществ абсорбируются эпителием мальпигиевых сосудов и выделяются в просвет их трубочек. Оттуда эти вещества транспортируются в полость кишки, где кристаллизуются в виде нерастворимого осадка в условиях низкого pH. Осадок включается в состав фекальных масс и выводится через анальное отверстие (см. рис. 21.9). Благодаря мышцам, входящим в состав стенок мальпигиевых сосудов, последние совершают ундулирующие движения, что обеспечивает постоянную смену крови вокруг их поверхности. Это позволяет поддерживать высокое значение градиента концентрации мочевой кислоты между омывающей сосуды кровью и заполняющей их жидкостью.

Наличие мальпигиевых сосудов у представителей неродственных групп трахеат и паукообразных, вероятно, представляет собой пример конвергенции у наземных членистоногих. И те, и другие, независимо друг от друга заселяя сушу, столкнулись с одной и той же задачей — необходимостью максимально экономить воду. Результатом стало сходное решение этой проблемы представителями двух групп[25].

Нефроциты — экскреторные клетки, широко распространенные у членистоногих. Эти крупные клетки, способные к активному пиноцитозу, располагаются в гемоцеле (см. рис. 16.7). Их функция состоит в нейтрализации продуктов обмена и токсинов, которые не могут быть выведены из организма нефридиями и мальпигиевыми сосудами. Нефроциты могут разрушать соответствующие вещества и затем возвращать в гемоцель продукты этого расщепления в форме, которая делает возможным их удаление другими экскреторными органами. Однако они могут функционировать и в качестве почек накопления, постоянно изолируя и накапливая продукты обмена в своей цитоплазме.

ДЫХАНИЕ

У мелких членистоногих (с высокими значениями отношения площадь поверхности/объем тела) площадь поверхности тела обычно достаточна для обеспечения организма необходимым количеством кислорода. Более крупные представители, однако, нуждаются в специализированных участках поверхности, через которые можно было бы осуществлять активный газообмен и поступление достаточного количества кислорода для поддержания метаболизма. Структуры, обеспечивающие газообмен, сильно различаются у разных артропод, они более подробно проанализированы в последующих главах при рассмотрении отдельных групп членистоногих. Дыхательные поверхности артропод представляют собой участки эпидермиса и должны поддерживаться во влажном состоянии. Кутикула этих участков тонка и проницаема, а эпикутикула, лишенная воскового слоя, смачивается и не обладает водоотталкивающими свойствами. Водные членистоногие характеризуются простыми или складчатыми жабрами, которые представляют собой выпячивания поверхности тела. Наземные представители используют специализированные впячивания покровов — складчатые легкие или трахеи.

http://jurassic.ru/

Механизмы транспорта газов между дыхательными поверхностями и тканями тела также могут различаться. В одних случаях для переноса используется кровеносная система, у других организмов органы дыхательной системы сами могут доставлять кислород непосредственно к тканям.

Разнообразно устроенные **жабры** имеются у ракообразных и водных насекомых[26]. У представителей Crustacea функцию жабр обычно выполняют модифицированные конечности (см. рис. 19.36; 19.37). У мечехвостов (Xiphosura) имеются **жаберные книжки**, которые состоят из плоских, листообразных ламелл, отходящих от вентральной поверхности брюшка (см. рис. 18.2, *A*)[27]. Перенос кислорода к тканям тела осуществляет хорошо развитая кровеносная система.

Легочные книжки есть у многих Arachnida. Они представляют собой мешковидные впячивания покровов, в полости которых имеются многочисленные вторичные складки. Вдающиеся в полость легочных мешков складки имеют вид плоских, листовидных ламелл, функция которых состоит в увеличении площади поверхности, через которую осуществляется газообмен (см. рис. 18.20). Транспорт кислорода от легких к тканям также осуществляется с обязательным участием кровеносной системы.

Трахеи встречаются у представителей Arachnida, Onichophora и Tracheata. Эти трубчатые впячивания эпидермиса и кутикулы начинаются отверстиями (**дыхальцами**, или стигмами) на поверхности тела и тянутся глубоко внутрь. Трахеи ветвятся на еще более тонкие трубочки, доставляя кислород в конечном счете прямо к отдельным клеткам тела (см. рис. 21.10). Такое строение дыхательной системы в большинстве случаев делает ненужным использование кровеносной системы в качестве посредника для транспорта кислорода. Считается, что трахеи, как и мальпигиевы сосуды, были приобретены различными наземными членистоногими независимо в процессе их эволюции. Наличие трахей у паукообразных и насекомых, скорее всего, есть результат конвергенции, а не свидетельство происхождения этих групп от общего предка. Предполагают, что в одном случае трахеи могли возникнуть из аподем — таких же глубоких впячиваний экзоскелета, а в другом — путем разрастания легочных книжек.

ПИТАНИЕ

Подобно большинству билатерий, пищеварительный тракт членистоногих состоит из трех основных отделов — передней, средней и задней кишок. Каждый из этих отделов характеризуется определенными особенностями гистологического строения, функционирования и формирования в процессе эмбриогенеза (см. рис. 16.1, *A*). Передняя и задняя кишки развиваются из эктодермальных стомодеума и проктодеума соответственно, и только средняя кишка имеет энтодермальное происхождение. Как дериваты эктодермы, передняя и задняя кишки выстланы эпидермисом и кутикулой. Эпителий средней кишки называется гастродермисом, и для него не характерна секреция кутикулы.

В целом, передняя кишка ответственна за заглатывание, хранение и начальную переработку пищи — подготовку к ее последующему химическому перевариванию. Механическая обработка (измельчение) пищи также связана с передней кишкой, но она может осуществляться и до по-

http://jurassic.ru/

ступления пищи в пищеварительный тракт. Функции средней кишки состоят в секреции ферментов, гидролизе (химическом расщеплении) пищи и абсорбции продуктов гидролиза. Обычно средняя кишка образует слепо замкнутые выросты; их часто называют пищеварительными железами, гепатопанкреасом, печенью или дивертикулами средней кишки[28]. Выросты увеличивают площадь поверхности, на которой осуществляется абсорбция и протекает внутриклеточное пищеварение. Выросты средней кишки могут быть очень крупными и занимать большую часть объема гемоцеля. У некоторых артропод ферменты из средней кишки поступают в передний отдел кишечника и даже могут выделяться из ротового отверстия. Это приводит к тому, что химическая обработка пищи начинается в передней кишке, а иногда и до заглатывания пищевого объекта. В одних случаях внекишечное пищеварение лишь дополняет переваривание пищи в средней кишке, а в других практически полностью заменяет его. В задней кишке формируются и накапливаются фекальные массы. Кроме того, в этом отделе из непереваренных остатков извлекаются (реабсорбируются) нужные организму вещества и вода. У некоторых членистоногих задняя кишка выполняет также респираторную функцию.

Пищеварительный тракт членистоногих подвергается региональной специализации в соответствии с выполняемыми каждым ею отделом функциями (см. рис. 16.9; 21.8, *А*, *В*). Передняя кишка обычно состоит из глотки, пищевода, зоба и провентрикулюса, или преджелудка. Эпителий передней кишки часто формирует склеротизированные кутикулярные структуры, такие, как зубы или щетинки (см. рис. 21.8, *Б*). Средняя кишка обычно не характеризуется дополнительным подразделением на отделы, но всегда несет по крайней мере одну пару слепых пищеварительных выростов. Специальные клапаны отделяют переднюю кишку от средней (см. рис. 21.8, *Б*) и среднюю от задней. Поблизости от клапана, отделяющего переднюю кишку от средней, эпителий выделяет вокруг пищевой массы тонкую, проницаемую **перитрофическую мембрану**. Она защищает нежные стенки средней кишки от механического воздействия пищевых частиц и играет важную роль в распределении пищеварительных ферментов в просвете средней кишки. Задняя кишка часто подразделяется на собственно заднюю кишку и ректум. У гексапод задняя кишка активно участвует в реабсорбции воды, обеспечивая таким образом ее возвращение обратно в кровь. Это делает механизм экономии воды у насекомых еще более эффективным (см. рис. 21.9). Приобретение подобной влагосберегающей адаптации внесло свой вклад в обеспечение общего эволюционного успеха насекомых в наземных сообществах. Толстая кишка млекопитающих обладает аналогичной способностью и используется для выполнения сходных функций.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система членистоногих близка по своему строению к нервным системам Annelida и других сегментированных первичноротых животных. Именно сходство строения нервных систем членистоногих и кольчецов долгое время рассматривалось как одно из основных свидетельств тесного эволюционного родства этих двух таксонов. В свете молекулярных данных,

http://jurassic.ru/

которые не подтверждают это родство, общие признаки в строении нервной системы представителей обеих групп могут рассматриваться как проявление конвергентного сходства, отражающего наличие оптимальной организации нервной системы сегментированных первичноротых животных.

Центральная нервная система артропод, как и у аннелид, включает дорсальный супраэзофагальный ганглий[29], или мозг, расположенный в голове, две коннективы, огибающие кишечник позади мозга, два проходящих вентрально продольных нервных ствола, несущих посегментно расположенные ганглии, чувствительные и моторные нервы в каждом сегменте тела (см. рис. 16.1; 21.7; 16.11)[30].

Мозг членистоногих (супраэзофагальный ганглий) представляет собой сложное образование, включающее слившиеся парные ганглии (нейромеры) двух или трех передних сегментов головы (рис. 16.10). **Передний мозг**, или протоцеребрум (**protocerebrum**), представляет собой парный ганглий акрона и занимает переднее положение. От него отходят чувствительные (оптические) нервы к различным типам глаз артропод (см. рис. 16.11; 21.7); он выполняет функцию обработки зрительной информации. Правую и левую части протоцеребрума связывает комиссура, расположенная перед ротовым отверстием и потому называемая преоральной.

Средний мозг, или дейтоцеребрум (**deutocerebrum**), представляет собой пару нейромеров, относящуюся к первому головному сегменту (см. рис. 16.10, *А*). Средний мозг имеется в том случае, когда в составе головы присутствует соответствующий сегмент. У ракообразных и трахейнодышащих от него отходят чувствительные и моторные нервы соответственно к антеннам (A I) или сяжкам. Комиссура дейтоцеребрума, как и в предыдущем случае, занимает преоральное положение. Лишенные антенн хелицеровые не имеют дейтоцеребрума в составе мозга (см. рис. 16.10, *Б*).

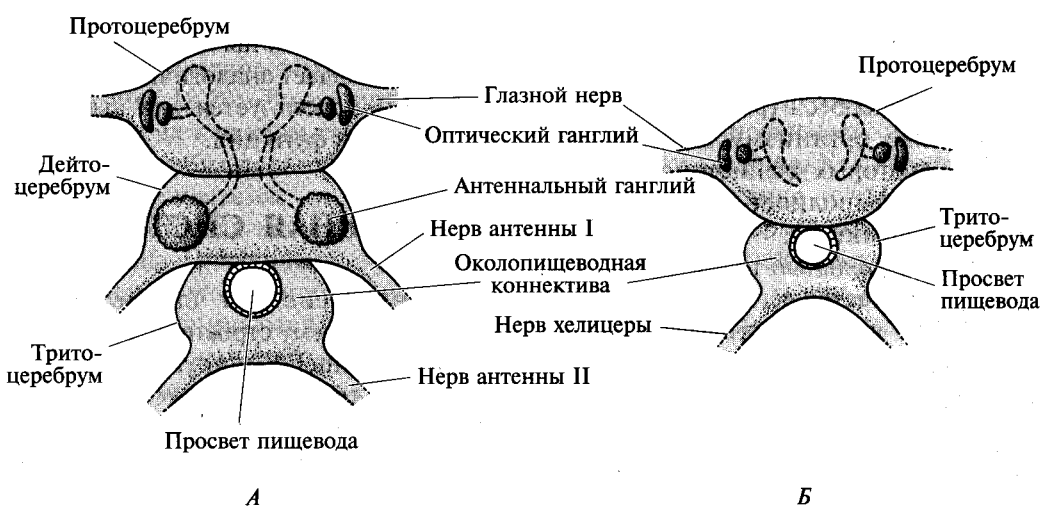


Рис. 16.10. Мозг артропод:
А — ракообразные; *Б* — хелицеровые (из *Hanstrom* по *Vandel*)

http://jurassic.ru/

Рис. 16.11. Обобщенная схема строения центральной нервной системы насекомого. Вид с брюшной стороны (из *Klausnitzer B. 1996. Insects. In Westheide W. and Reiger R.M. (Eds.): Spezielle Zoologie I. Einzeller und Wirbellose Tiere. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. Pp. 601—681*, с изменениями)

Третья пара нейромеров мозга членистоногих представлена **задним мозгом**, или тритоцеребрумом (**tritocerebrum**). Эти ганглии относятся ко второму головному, т.е. к первому, постантеннальному сегменту. У хелицеровых на первом сегменте располагаются хелицеры, у ракообразных — антенны II, у трахеат этот редуцированный сегмент не несет придатков. Комиссура, связывающая правый и левый нейромеры тритоцеребрума, располагается посторально, т.е. позади ротового отверстия. Таким образом, тритоцеребрум представляет собой ганглий сегмента, исходно располагавшегося за

http://jurassic.ru/

ротовым отверстием. Однако в процессе эволюции нервные центры этого сегмента сместились вперед.

Коннективы, огибающие пищеварительный тракт, отходят от задней части тритоцеребрума с вентральной стороны и соединяют его с первой парой сегментарных ганглиев. Коннективы могут сливаться с тритоцеребральной комиссурой, формируя вместе с ней единое кольцо вокруг кишечной трубки (см. рис. 16.10), а могут отходить и независимо от нее (см. рис. 21.7). В последнее время исследованию эволюции головы и мозга артропод уделяется очень большое внимание. Не исключено, что традиционные представления об элементах нервной системы и сегментарном составе передней части тела членистоногих в ближайшее время будут пересматриваться.

Ганглий (нейромер) образован нервной тканью, состоящей из тел нервных клеток, их аксонов, а также клеток глии. В типичном случае в ганглии членистоногих тела нервных клеток образуют кортикальный (периферический) слой, а их отростки занимают медуллярную зону, т.е. центральную часть ганглия. В местах концентрации аксонов, так называемых нейропилях, локализуется большинство синапсов. Ганглии членистоногих располагаются парами. В пределах каждой пары оба ганглия соединены поперечной комиссурой. В соответствии с эволюционной тенденцией, обозначаемой как **медиальное слияние**, два ганглия одной пары смещаются к средней линии тела и в конце концов могут сливаться, формируя единый, на первый взгляд, медиально расположенный ганглий, впрочем, часто двулопастной. На самом деле, такой единый ганглий всегда сохраняет признаки исходного парного происхождения, и его правая и левая части соединены исключительно короткой комиссурой. Все это относится и к основным ганглиям мозга членистоногих, и к сегментарным ганглиям брюшной нервной цепочки, и к соединяющим последние парным коннективам.

Нервная система членистоногих подразделяется на центральную нервную систему (ЦНС), состоящую из мозга и брюшного нервного ствола, и периферическую нервную систему (ПНС), в состав которой входят сегментарные нервы, соединяющие ЦНС с мышцами и органами чувств, расположенными на соответствующих сегментах. Чувствительные и моторные нейроны ПНС доставляют информацию от органов чувств в ЦНС и передают моторные сигналы от ЦНС к мышцам. Вставочные нейроны приурочены к ЦНС, где они служат связующим звеном между чувствительными и моторными нейронами. В дополнение к соматической нервной системе, которая обеспечивает взаимодействие организма с внешним миром, имеется **соматогастрическая нервная система** со своими собственными чувствительными и моторными нейронами, обеспечивающая контроль за внутренними органами и их нормальное функционирование[31].

В эволюционных преобразованиях мозга членистоногих исключительно важную роль играл процесс цефализации, в результате чего постепенно возрастало значение переднего отдела нервной системы как важного контролирующего центра. Мозг интегрирует поступающую сенсорную информацию с посылаемыми на периферию моторными сигналами. Это позволяет ему координировать работу сегментарных конечностей. Развитие мозга напрямую связано с формированием на голове таких совершенных органов

http://jurassic.ru/

чувств, как антенны и глаза. Мозг предковых форм, по-видимому, состоял только из протоцеребрума — ганглия, принадлежащего акрону. В процессе эволюции он увеличивался за счет включения в свой состав ганглиев последующих сегментов. На ранних стадиях сформировался супраэзофагальный ганглий, состоящий из трех частей, однако на этом процесс цефализации не остановился. У многих артропод с мозгом структурно и функционально оказались связаны ганглии дополнительных головных сегментов. Так, во многих случаях ганглии задних головных сегментов (сегментов мандибул, максилл, нижнегубного и др.) сливаются вместе и формируют **субэзофагальный ганглий**, который иннервирует все придатки задней части головы (см. рис. 16.11). Супра- и субэзофагальный ганглии соединены коннективами, образующими нервное кольцо вокруг передней части пищеварительного тракта. Обе крупные ганглиозные массы тесно интегрированы структурно и нейрологически и функционируют вместе как единый мозг.

У наиболее продвинутых членистоногих грудные и даже часть брюшных ганглиев сливаются с субэзофагальным ганглием. В результате формируется крупный передний контролирующий центр, состоящий из исходного супраэзофагального ганглия, лежащего дорсально по отношению к пищеварительному тракту, и сильно увеличенного и сложного по составу субэзофагального ганглия, залегающего вентрально, под кишечником. Такой сложный субэзофагальный ганглий иногда обозначают как **грудной ганглий**. У пауков (и жгутоногих — Amblypygi) все сегментарные ганглии входят в состав субэзофагального ганглия. Последний соединяется с супраэзофагальным ганглием, и вместе они формируют крупную ганглиозную массу, занимающую большую часть объема головогруди (см. рис. 18.20; 18.7, *Б*)[32].

У примитивных членистоногих сегменты туловища гомономны и каждый снабжен парой членистых конечностей. Такая конечность иннервируется своим собственным сегментарным ганглием, который располагается в нижней части гемоцеля недалеко от оснований конечностей. Три пары сегментарных нервов, содержащие и чувствительные, и моторные нейроны, соединяют ганглий сегмента с соответствующими конечностями. Координация работы правой и левой конечностей одного сегмента достигается благодаря наличию комиссуры — пучка аксонов, пересекающего сегмент в поперечном направлении и соединяющего правый и левый ганглии. Координация работы конечностей, принадлежащих последовательно расположенным сегментам тела, достигается за счет коннективов, которые ориентированы в продольном направлении и связывают ганглии соседних сегментов. Две ленты, образуемые последовательно расположенными коннективами, образуют продольные брюшные нервные стволы (см. рис. 16.11). Впереди они соединяются с субэзофагальным ганглием мозга. Вся нервная система артропод (и аннелид), таким образом, имеет характерную «лестничную» форму. В качестве боковых, «несущих», элементов «лестницы» выступают два продольных тяжа, образованных коннективами, а «ступеньками» являются поперечные комиссуры. Продольные коннективы у представителей многих групп сливаются по средней линии тела. В этом случае формируется единый нервный ствола, вдоль которого и расположены ганглии (см. рис. 18.7, *А*).

http://jurassic.ru/

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Членистоногим, как и другим многоклеточным, для выживания необходимо постоянно получать информацию из внешней среды, а также из внутренней среды самого организма. Для этого у них имеются специализированные сенсорные системы. Стимулы внешней среды распознаются наружными рецепторами, а стимулы от внутренних органов — внутренними рецепторами.

НАРУЖНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ

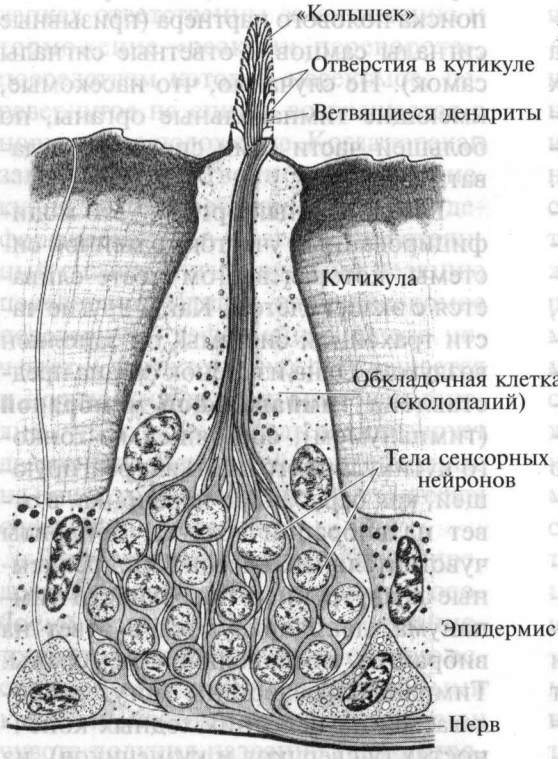
Наружные рецепторы (они называются экзорецепторы, экстерорецепторы) воспринимают свет (фоторецепторы), вкус и запахи (хеморецепторы), разного рода механические стимулы (механорецепторы, представляющие органы равновесия, тактильные и виброрецепторы). Экзоскелет артропод изолирует их организм, в том числе нервную систему, от непосредственных воздействий внешней среды. Поэтому для обеспечения мозга сенсорной информацией о внешней среде необходимо, чтобы экзоскелет тем или иным образом пропускал поступающие сигналы. Некоторые участки поверхности экзоскелета модифицируются так, что он становится частью сенсорной системы, причем количество вариантов подобных модификаций очень велико. Таким образом, кутикула не является барьером для внешних сигналов. Специализируясь, она дает начало весьма совершенным структурам, с помощью которых воспринимается извне и передается внутрь разнообразная информация.

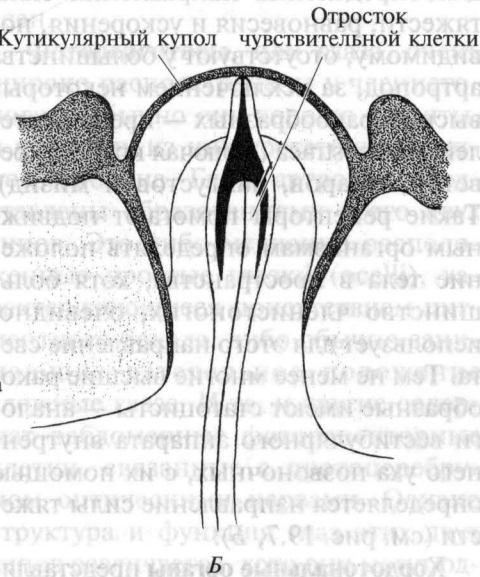
Экзорецепторы представляют собой сенсиллы, включающие модифицированный участок кутикулы, с которым связана видоизмененная ресничка, чувствительные нейроны и поддерживающие клетки. Специализированные участки кутикулы способны преобразовать внешний стимул в изменение мембранного потенциала нейронов, что и воспринимается центральной нервной системой. Каждый экзорецептор устроен так, что может специфически воспринимать лишь стимул определенного рода, например прикосновение, феромон, звук, вибрацию, свет, вычленяя его из числа всех остальных. Сенсилла обычно представляет собой полую щетинку, однако часто это бывают кутикулярные стерженьки, пластинки, чешуйки, мембраны или ямки в кутикуле. Возможно (хотя это еще не подтверждено наверняка), что все щетинки артропод представляют собой различного рода сенсорные образования. Тело артропод буквально усеяно рядами специализированных сенсилл. Некоторые из них рассмотрены далее.

Простые **механорецепторы** состоят из полой щетинки с одним или большим количеством чувствительных нейронов внутри. Отклонение щетинки от ее обычного положения вызывает деполяризацию мембраны нейрона, и мозг (или соответствующий ганглий) получает импульс, сигнализирующий об этом отклонении. Интенсивность воздействия, необходимого для отклонения щетинки и активации нейрона, связана с размером щетинки. Тонкие щетинки реагируют на легкое прикосновение, например слабое движение воздуха, крупные и жесткие щетинки могут реагировать только на сильное воздействие. Среди исключительно чувствительных рецепторов выделяются **трихоботрии** — механорецепторы, которые могут реагировать на слабые и медленные потоки воздуха (см. рис. 18.8, *Д*).

http://jurassic.ru/

Хеморецепторы реагируют на химический состав веществ на расстоянии (дистантная хеморецепция — восприятие запаха, или обоняние) или при непосредственном контакте с веществом (контактная хеморецепция — вкус). Для реализации хеморецепторной функции кутикула должна быть тонкой, проницаемой или перфорированной. Только в этом случае молекулы химического агента могут попасть на мембрану чувствительного нейрона. Взаимодействие между стимулирующей молекулой и специфическим рецептором мембраны нейрона изменяет мембранный потенциал, что и служит сигналом, посылаемым в мозг. Хеморецепторная сенсилла (см. рис. 18.8, *В*; 16.12, *В*),





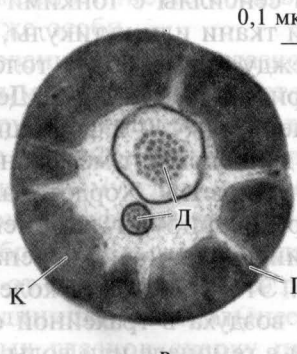


Рис. 16.12. Сенсиллы:

А — хеморецепторный орган «колышек» на антеннах кузнечика; *Б* — колоколовидный орган; *В* — поперечный срез обонятельной щетинки антенны самца бабочки; толстая кутикулярная стенка (К) перфорирована порами (П) и содержит два дендрита (Д) (*А* — из *Slifer et al.*; *Б* — из *Snodgrass, 1935*; *В* — из *Steinbrecht R.A. Arthropoda: Chemo-, hygro-, thermoreceptors — no Bereiter-Hahn J., Matoltsy A.G. and Richards K.S. (Eds.): Biology of the integument. 1. Invertebrates, Springer-Verlag, Berlin. P. 528*)

http://jurassic.ru/

которая часто напоминает механорецепторную щетинку, представляет собой полое образование, заключающее в себе хеморецепторный нейрон (см. рис. 18.8, *В*). Более сложно устроенные хемосенсорные образования — «колышки» — включают многочисленные чувствительные нейроны (рис. 16.12, *А*).

Органы равновесия, используемые для определения направления силы тяжести, равновесия и ускорения, по-видимому, отсутствуют у большинства артропод, за исключением некоторых высших ракообразных — представителей Malacostraca (включая крабов, креветок, омаров, лангустов и мизид). Такие рецепторы помогают подвижным организмам определять положение тела в пространстве, хотя большинство членистоногих, очевидно, использует для этого направление света. Тем не менее многие высшие ракообразные имеют статоцисты — аналоги вестибулярного аппарата внутреннего уха позвоночных, с их помощью определяется направление силы тяжести (см. рис. 19.7, *Б*).

Хордотональные органы представляют собой сенсиллы с тонкими тяжами живой ткани или кутикулы, натянутой между двумя более толстыми кутикулярными пластинками. Дендрит прикреплен к тяжу, и деформация последнего деполяризует мембрану чувствительной клетки. Хордотональные органы регистрируют изменения в натяжении, вызванные перепадами давления. Это могут быть колебания давления воздуха в трахейной системе, крови в гемоцеле или воды, в которой обитают водные насекомые.

Некоторые членистоногие могут определять вибрации воздуха как звук, используя модифицированные щетинки или тимпанальные органы. По строению они соответствуют хордотональным органам, приспособленным к восприятию звуковых волн в воздушной среде. Такие сенсиллы имеются у насекомых из разных таксонов (цикад, сверчков, кузнечиков и низших чешуекрылых). Их представители могут воспринимать звуковые сигналы, посылаемые особями того же вида. Такого рода сигналы играют важную роль в территориальных отношениях (территориальные сигналы) и в процессах поиска полового партнера (призывные сигналы самцов и ответные сигналы самок). Не случайно, что насекомые, имеющие тимпанальные органы, по большей части сами способны издавать звуки.

Тимпанальный орган — это модифицированный участок трахейной системы, которая в этом месте сливается с экзоскелетом. Как и другие части трахейной системы, он заполнен воздухом. Одна из стенок органа представлена **тимпанальной мембраной** (тимпанумом), состоящей из тонкого кутикулярного листка и реагирующей, как барабанная перепонка, в ответ на вибрации воздуха. Дендриты чувствительных клеток, прикрепленные к внутренней поверхности тимпанума, деполяризуются в ответ на вибрацию тимпанальной мембраны. Тимпанальные органы могут располагаться на передних ходных конечностях (у сверчков и кузнечиков), на первом сегменте брюшка (у саранчи и цикад) или на заднем сегменте груди (у молей). Некоторые моли, хотя не производят звуки сами, имеют тимпанальные органы, улавливающие локационные охотничьи звуковые сигналы летучих мышей. Получив информацию об этом сигнале, бабочки пытаются избежать встречи с хищником. Некоторые членистоногие используют специальные щетинки для восприятия звуков. У ряда видов мух

http://jurassic.ru/

такие щетинки расположены на антеннах.

Колоколовидные органы представляют собой весьма специализированные чувствительные образования, в которых щетинка формирует кутикулярный купол. К нему с внутренней стороны прикреплен дендрит чувствительной клетки (см. рис. 16.12, *Б*), возбуждающийся при деформации сферы. У тараканов колоколовидные органы на лапках ответственны за активацию и торможение «реакции переворота», посредством которой насекомое, перевернутое на спину, возвращается в нормальное положение. Когда таракан занимает естественное положение, купол колоколообразных органов деформирован и в мозг идет постоянный сигнал, ингибирующий реакцию переворота. Однако если насекомое перевернуть, деформация купола исчезает. Соответственно прекращается и подача импульсов в мозговой ганглий, что в свою очередь активизирует движения конечностей, направленные на поиск точки опоры на субстрате для совершения переворота.

Гигрорецепторы служат для определения влажности, что имеет особое значение для наземных членистоногих. Эти органы чувств обычно ассоциированы с терморецепторными клетками, поэтому комплексный орган чувств получил название **термогигрорецепторный орган**. Гигрорецепторы обнаружены у представителей всех исследованных отрядов гексапод. Обычно они локализованы на антеннах, где может помещаться от 2 до 70 таких рецепторов. Каждый из них состоит из полого кутикулярного выроста, содержащего несколько поддерживающих клеток и три чувствительные клетки. Эти последние представляют собой гигрорецептор, реагирующий на наличие влаги, гигрорецептор, регистрирующий ее отсутствие, и терморецептор. При увеличении влажности частота сигналов, исходящих от первой клетки, увеличивается, а от второй, наоборот, — уменьшается. Терморецепторная клетка увеличивает частоту сигнала при снижении температуры. Однако механизм, посредством которого каждая рецепторная клетка воспринимает соответствующий стимул, до сих пор не ясен.

Фоторецепторы, или глаза, очень широко распространены у членистоногих. Обычно они хорошо развиты, и у многих из них достаточно сложное строение. Глаза артропод представлены образованиями всего двух типов. Это либо медианно расположенные простые глазки́ (ocelli), характеризующиеся присутствием пигментного бокала, либо обычно занимающие латеральное положение сложные глаза. И те, и другие содержат рабдомерные фоторецепторные клетки, связанные с протоцеребрумом оптическими нервами. Однако структура и функция глаз этих двух типов различается, хотя они могут одновременно присутствовать у одной и той же особи.

Строение простых глазков с пигментным бокалом варьирует в различных группах артропод — от относительно простых рецепторов, подобных науплиальному глазу ракообразных, до сложных, формирующих зрительный образ главных глаз пауков. В отличие от сложных глаз все рецепторные единицы (ретинальные клетки) простых глазков сверху прикрыты одной общей линзой. Медианные простые глазки́ имеются у паукообразных, пикногонид, ракообразных и гексапод. Многоножки в процессе эволюции утратили медианные глазки́; имеющиеся у них глаза ведут свое

http://jurassic.ru/

происхождение от латеральных сложных глаз.

Типичный, включающий пигментный бокал простой глазок состоит из чашеобразно изогнутого слоя содержащих пигмент клеток. Дно бокала выстлано также чашевидно изогнутым слоем фоторецепторных клеток, известных как ретина (см. рис. 6.8, *Г*, *Д*). Вогнутая поверхность слоя направлена к внешней среде, т.е. к источнику света. Пигментный бокал исключает возможность попадания света на ретину с разных направлений, что позволяет животному определять направление источника света. Над отверстием бокала может располагаться кутикулярная линза (cornea).

Простые глазки́ тесно связаны с экзоскелетом и эпидермисом, на основе которых они и формируются. Линза представляет собой утолщение кутикулы (см. рис. 18.8, *А*, *Б*), в то время как ретина и пигментные клетки дифференцируются из эпидермального слоя. Простые глазки́ членистоногих в основном сравнительно мелкие, не способны формировать зрительные образы и могут использоваться только для определения направления источника света[33]. Однако некоторые из них, такие как главные глаза пауков, достаточно крупные, имеют многочисленные ретинальные клетки и способны формировать зрительный образ.

Простые глазки́ обычно называют медианными независимо от того, где конкретно они расположены на теле животного. Предки артропод, вероятно, имели не менее четырех пар таких фоторецепторов. У современных членистоногих их количество варьирует. Науплиальные глазки́ ракообразных возникли на основе двух пар медианных простых глазков. Пауки имеют всего одну пару (главные глаза; см. рис. 18.27, *В*, *Г*), а гексаподы — обычно три непарных простых глазка (см. рис. 21.1, *А*). У представителей некоторых таксонов простые глазки снабжены специальным слоем отражающего пигмента. Это образование получило название **тапетум**, или зеркальце (см. рис. 18.8, *А*).

Сложные глаза составлены из множества морфологически обособленных единиц, воспринимающих свет, — омматидиев. В отличие от простых глазков каждая такая единица обычно (но не всегда) имеет свою собственную линзу (cornea). Сложные глаза называются латеральными независимо от их конкретного положения на головной тагме. Сложные глаза были у трилобитов и встречаются у представителей большинства современных групп членистоногих: мечехвостов, паукообразных, ракообразных, насекомых, у некоторых многоножек. Однако не все представители указанных таксонов ими обладают. Сложные глаза, как правило, распластаны по поверхности головы и не выступают над ее уровнем, такие сложные глаза называются «сидячими» (см. рис. 21.3). Однако у некоторых ракообразных, в частности у крабов и креветок, глаза располагаются на вершинах особых глазных стебельков, что позволяет значительно расширить поле зрения (см. рис. 19.2, *Б*).

Предки членистоногих, вероятно, имели до пяти пар латеральных сложных глаз. Для современных же представителей, как правило, характерно наличие лишь одной пары. У паукообразных количество глаз варьирует, но их латеральные глаза в значительной степени модифицированы, и их принадлежность к сложным глазам не очевидна. Большинство пауков, например, имеют три пары сложных глаз (вторичные глаза) и одну пару простых глазков (главные глаза).

http://jurassic.ru/

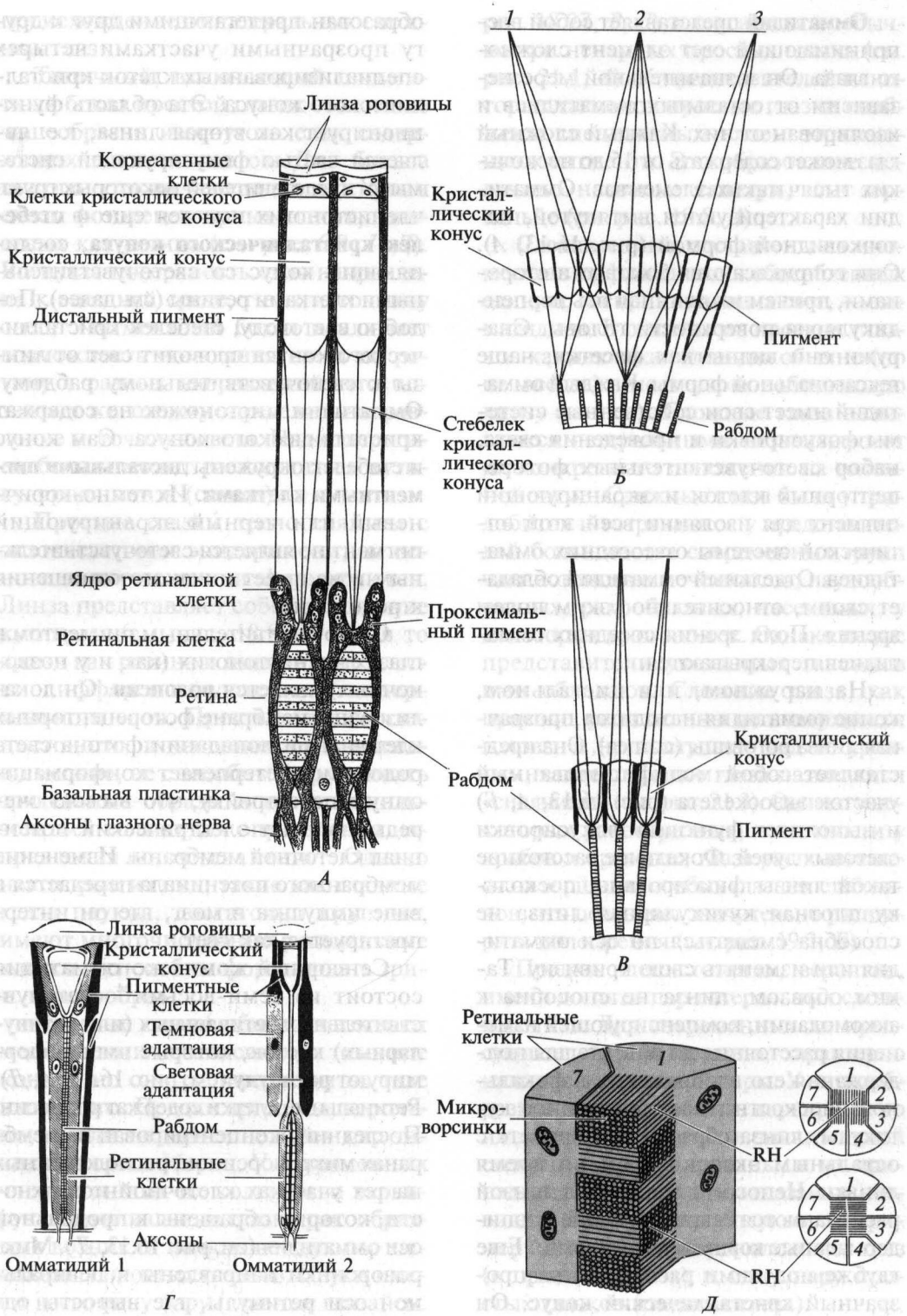
Омматидий представляет собой воспринимающий свет элемент сложного глаза. Он в значительной мере независим от остальных омматидиев и изолирован от них. Каждый сложный глаз может содержать от 15 до нескольких тысяч таких элементов. Омматидии характеризуются вытянутой, палочковидной формой (рис. 16.13, *А*). Они соприкасаются боковыми сторонами, причем их длинная ось перпендикулярна поверхности головы. Снаружи они видны как **фасетки**, чаще гексагональной формы. Каждый омматидий имеет свои собственные системы фокусировки и проведения света, набор светочувствительных фоторецепторных клеток и экранирующий пигмент для изоляции всей этой оптической системы от соседних омматидиев. Отдельный омматидий обладает своим, относительно узким полем зрения. Поля зрения соседних омматидиев перекрываются.

На наружном, или дистальном, конце омматидия находится прозрачная линза роговицы (cornea). Она представляет собой модифицированный участок экзоскелета (рис. 16.13, *А*, *Г*) и выполняет функцию фокусировки световых лучей. Фокальное расстояние такой линзы фиксировано, поскольку плотная кутикулярная линза не способна смещаться по оси омматидия или изменять свою кривизну. Таким образом, линза не способна к аккомодации, компенсирующей изменения расстояния до объекта для поддержания его изображения в фокальной плоскости. Как производное кутикулы, линза сбрасывается вместе с остальным экзоскелетом во время линьки. Непосредственно под линзой располагаются секретирующие ее эпидермальные **корнеагенные** клетки. Еще глубже под ними располагается прозрачный **кристаллический конус**. Он образован прилегающими друг к другу прозрачными участками четырех специализированных клеток кристаллического конуса. Эта область функционирует как вторая линза, т.е. является частью фокусирующей системы. У представителей некоторых групп членистоногих имеется еще и **стебелек кристаллического конуса**, соединяющий конус со светочувствительными клетками ретины (см. далее). Подобно световоду, стебелек кристаллического конуса проводит свет от линзы к светочувствительному рабдому. Омматидии многоножек не содержат кристаллического конуса. Сам конус и стебелек окружены **дистальными пигментными клетками**. Их темно-коричневый или черный экранирующий пигмент не является светочувствительным и не имеет никакого отношения к родопсину.

Светочувствительным пигментом в глазах членистоногих (как и у позвоночных) является **родопсин**. Он локализован в мембране фоторецепторных клеток. При попадании фотона света родопсин претерпевает конформационную перестройку, что в свою очередь изменяет электрический потенциал клеточной мембраны. Изменение мембранного потенциала передается в виде импульса в мозг, где он интерпретируется как свет.

Сенсорный комплекс омматидия состоит из семи-восьми[34] светочувствительных **ретинальных** (или **ретинулярных**) клеток, которые вместе формируют **ретинулу** (см. рис. 16.13, *А*, *Д*). Ретинальные клетки содержат родопсин. Последний сконцентрирован на мембранах микроворсинок, расположенных на тех участках клеточной поверхности, которые обращены к продольной оси омматидия (см. рис. 16.13, *Д*). Микроворсинки направлены к центральной оси ретинулы, где выросты од-

http://jurassic.ru/



http://jurassic.ru/

Рис. 16.13. Сложные глаза:

А — обобщенная схема строения двух омматидиев сложного глаза речного рака *Astacus*, продольный разрез; *Б* — схема строения сложного глаза суперпозиционного типа. Темновая адаптация: лучи света, исходящие из точек *1* и *2*, воспринимаются рецепторами по принципу суперпозиции (наложения). Дистальный пигментный слой тонкий, и световые лучи, попадающие сначала в разные омматидии, далее концентрируются в одном. Световая адаптация: лучи от источника света *3* воспринимаются только одним омматидием; протяженность дистального пигментного экрана увеличена настолько, что лучи не могут пересекать границы между соседними омматидиями и, пройдя один омматидий, попадать на рабдом другого; *В* — сложный глаз аппозиционного типа. Во всех случаях каждый рабдом стимулируется только тем светом, который попадает в этот конкретный омматидий; *Г* — омматидий сложных глаз насекомых, для которых характерно дневное (аппозиционное) (1) и ночное (суперпозиционное) (2) зрение. В фоторецепторе, адаптированном к ночному зрению, показаны два варианта распределения пигмента: слева — глаз адаптирован к работе почти в полной темноте; справа — в условиях относительно яркого освещения; *Д* — объемная схема, иллюстрирующая строение рабдома сложного глаза *Procambarus clarkii*. Микроворсинки двух ретинальных клеток располагаются перпендикулярно друг другу. На схемах поперечных разрезов, сделанных на двух уровнях, показана организация рабдома (RH), сформированного семью ретинальными клетками одного омматидия (*А* — по *Bernhards* из *Waterman*; *Б*, *В* — по *Kuhn* из *Prosser et al.*; *Г* — по *Eguchi* из *Burr A.H. 1982. Evolution of eyes and photoreceptor organelles in the lower phyla.* В *Ali M.A.* (*Ed.*): *Photoreception and Vision in Invertebrates. Plenum Press, New York. Pp. 131—178*)

ной клетки заходят в промежутки между микроворсинками другой и формируют **рабдом** (см. рис. 16.13, *А*, *Д*). Таким образом, рабдом представляет собой совокупность микроворсинок, принадлежащих клеткам ретинулы. То, что все микроворсинки оказываются плотно упакованными в центральной части ретинулы, обеспечивает здесь же и высокую концентрацию родопсина. Это в свою очередь увеличивает вероятность того, что свет, проходящий через рабдом, попадет на молекулы пигмента. Ретинальные клетки в своей проксимальной части содержат и экранирующий пигмент[35].

От проксимального конца каждой ретинальной клетки отходит аксон. Таким образом, семь или восемь аксонов (см. примеч. 34. — *Примеч. ред.*) выходят из каждого омматидия и формируют синапсы в оптическом ганглии, который обычно располагается в протоцеребруме. Совокупность аксонов, идущих от всех омматидиев, составляет **оптический нерв**, который тянется от глаза к протоцеребруму.

Сложный глаз в условиях яркого освещения формирует **мозаичное изображение**. В относительно узкое поле зрения каждого омматидия попадает не весь рассматриваемый объект, а лишь один небольшой фрагмент — световое пятно, которое и воспринимается этим конкретным омматидием. Мозг, объединяя импульсы, поступающие от всех омматидиев, «составляет» из отдельных световых пятен, воспринятых разными омматидиями, результирующий образ. Омматидии значительно крупнее, чем светочувствительные элементы (палочки и колбочки) в глазах позвоночных. Соответственно и формируемое изображение оказывается крупнозернистым, т.е. составленным из более крупных точек.

Сложные глаза членистоногих хуже приспособлены для рассматривания предметов на значительных расстояниях, нежели крупные глаза птиц и млекопитающих. Для большинства членистоногих значительно более важен мир, расположенный в пределах 20 см, и их сложные глаза оказываются достаточ-

http://jurassic.ru/

но эффективным инструментом именно в этом масштабе. Сложные глаза хорошо приспособлены для определения движения. Это знает каждый, кто пытался поймать муху рукой. Когда движущийся объект пересекает общее поле зрения сложного глаза, последовательно стимулируется серия омматидиев, что и воспринимается мозгом как движение. Поверхность сложного глаза может быть сильно выпуклой, что значительно увеличивает поле зрения. Особенно ярким примером могут служить стебельчатые глаза. Покрывающие его линзы омматидиев распределены по дуге, превышающей 180°.

Сложные глаза членистоногих могут функционировать как при интенсивной, так и при очень слабой освещенности, практически в темноте. У большинства артропод сложные глаза способны в определенных пределах адаптироваться к работе и при сильном свете, и в сумерках, однако в целом они устроены так, что наиболее эффективно могут функционировать лишь при каких-то определенных условиях освещенности — либо на свету, либо почти в темноте. Глаза, адаптированные к дневному свету, получили название аппозиционных, глаза же, приспособленные для зрения в темноте, называются суперпозиционными. Эти два типа глаз отличаются некоторыми деталями строения: наличием или отсутствием стебелька кристаллического конуса, особенностями распределения экранирующего пигмента в дистальной и проксимальной зонах омматидия и расстоянием между кристаллическим конусом и рабдомом.

Аппозиционные глаза характеризуются отсутствием стебелька кристаллического конуса, а клетки конуса примыкают к рабдому. Экранирующий пигмент в проксимальных и дистальных пигментных клетках максимально диспергирован практически по всему их объему. Это обеспечивает полную оптическую изоляцию соседних омматидиев друг от друга (см. рис. 16.13, *Б, 3, В, Г*). Распространение света, проникающего через линзу омматидия, ограничено экранирующим пигментом последнего. В этом случае свет стимулирует рабдом только этого конкретного омматидия и не может даже частично стимулировать рабдомы соседних омматидиев. В аппозиционных глазах пчел и саранчи, например, менее 1 % света, достигающего рабдома, поступает через соседние омматидии.

Глаза аппозиционного типа эффективно функционируют в условиях яркого света и обеспечивают максимально возможное разрешение формируемого образа. Каждая световая точка стимулирует только один омматидий, который соответственно посылает в мозг один сигнал. Эта световая точка и воспроизводится как одна точка в создаваемом мозгом мозаичном изображении.

Аппозиционными глазами в первую очередь обладают членистоногие, обитающие в условиях хорошего освещения. Это главным образом наземные и поселяющиеся на мелководье виды, ведущие дневной образ жизни. Экранирующий пигмент в них хорошо развит, длина кристаллического конуса практически равна фокальному расстоянию, а нижний конец кристаллического конуса и верхний конец рабдома практически соприкасаются (см. рис. 16.13, *В, Г, 1*). Ретинальные клетки относительно длинные и тянутся от кристаллического конуса до базальной пластинки ретинального слоя. Эти особенности направлены на то, чтобы ограничить распространение света, поступившего через фасетку, лишь одним омматидием и направить световой пучок по оси омматидия к его рабдому.

http://jurassic.ru/

Строение **суперпозиционных глаз** таково, что позволяет собирать и концентрировать свет, падающий на разные фасетки, в одном омматидии. Не соприкасающиеся друг с другом кристаллический конус и рабдом соединены стебельком кристаллического конуса. Экранирующие пигменты в дистальной и проксимальной зонах омматидия сконцентрированы в небольшом объеме в цитоплазме соответствующих клеток, что минимизирует экранирующий эффект. Сплошная пигментная изоляция омматидиев отсутствует (см. рис. 16.13, *Б, 1, Г, 2*). В результате свет может проходить из одного омматидия в другой, а рабдом реагирует на свет, поступивший через линзы различных омматидиев. Длина кристаллического конуса почти вдвое уступает фокальному расстоянию; в результате между нижним концом конуса и рабдомом имеется значительный промежуток. Это позволяет лучам света, идущим под наклоном, попадать от кристаллического конуса одного омматидия на рабдом другого. Ретинальные клетки значительно короче, чем в фоторецепторах аппозиционного типа, и расположены в основании омматидия. Все указанные адаптации, повышая вероятность активации рабдома даже слабым источником света, обеспечивают возможность работы глаза при очень низкой освещенности. При этом каждая световая точка не соответствует одной точке мозаичного образа. В результате формируется «смазанный» образ или вообще четкое изображение отсутствует, однако мозг получает сигнал о наличии источника света во внешней среде и может оценить, подвижен ли этот источник. Каждый фотон оказывает максимальное воздействие на импульс, посылаемый в мозг, и животное, обладающее такими рецепторами, может ориентироваться по очень слабым световым сигналам. Если количество доступных фотонов невелико и все они попали в разные омматидии, последние могут не достичь уровня активации, необходимого для передачи импульса в мозг. Однако если фотоны попадают на один омматидий, порог его активации может быть преодолен и соответствующий сигнал будет отправлен в мозг. В суперпозиционных глазах лангустов около 50 % светового потока, попадающего на рабдом, приходит через другие омматидии. У некоторых насекомых и паукообразных формируется особый отражающий пигментный слой под ретиной (тапетум). Попав на тапетум, свет отражается обратно в омматидии. Отраженный от тапетума свет иногда хорошо заметен: наблюдателю может показаться, что глаза этих животных светятся изнутри.

Суперпозиционные глаза свойственны видам, ведущим ночной образ жизни, глубоководным формам и ряду других членистоногих, обитающих в условиях низкой освещенности. Однако имеется множество исключений, и далеко не все обладатели суперпозиционных глаз используют их при недостаточном освещении. Экранирующий пигмент может быть слабо развит или вообще отсутствовать у обитателей пещер или батипелагических видов.

Вторичные глаза пауков, хотя, вероятно, и сформировались из сложных глаз, сильно отличаются от них по строению. Сложные глаза пауков имеют ретину и множественные рабдомы, однако вся ретина прикрыта одной общей линзой. Настоящая фасеточная структура глаза отсутствует.

Наличие **цветового зрения** продемонстрировано у представителей различных групп артропод, но наиболее

http://jurassic.ru/

детально оно исследовано у некоторых насекомых. В этом случае фоточувствительные пигменты различных ретинальных клеток реагируют только на определенную длину световой волны. Например, в омматидиях пчел две ретинальные клетки реагируют на длину волны, соответствующую зеленой области спектра, а три — на ультрафиолетовые волны[36]. Некоторые омматидии содержат также четыре клетки, чувствительные к длине волны синей части спектра. Имеющие разную окраску цветы вызывают ответ в ретинальных клетках, образующих очень разные комбинации[37].

ВНУТРЕННИЕ РЕЦЕПТОРЫ

Эндорецепторы (или интерорецепторы) посылают в ЦНС импульсы, сигнализирующие о состоянии внутренних органов. У членистоногих они изучены слабо, и далеко не все из них удалось идентифицировать. Исключение составляют лишь **проприорецепторы** (проприоцепторы), функции которых исследованы достаточно полно. Проприорецепторы обеспечивают ЦНС информацией, которая необходима для координации движений и позволяет контролировать взаиморасположение различных частей тела. Они определяют степень сокращения (напряжение) скелетной мускулатуры, угол изгиба тела в местах подвижных сочленений и суставов конечностей. Рецепторы, выполняющие сходные функции, есть и у позвоночных.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Членистоногие в подавляющем большинстве раздельнополы, однако из этого правила существуют и весьма заметные исключения (например, усоногие раки Cirripedia).Оплодотворение может быть наружным (как, например, у мечехвостов, пикногонид и некоторых ракообразных) или внутренним (как у многих водных и у всех наземных артропод). Даже если оплодотворение наружное, количество яиц обычно относительно невелико в сравнении с большинством морских беспозвоночных, для которых характерна та же репродуктивная стратегия. Перенос спермы от самца к самке осуществляется различными способами в процессе спаривания, или копуляции. Это подразумевает определенный отбор партнеров, чего никогда не происходит при простом вымете гамет во внешнюю среду. После копуляции самки обычно сохраняют сперму в семяприемнике и используют ее позже для оплодотворения яиц.

Перенос спермы осуществляется в некоторых случаях прямым способом, при котором сперма из полового отверстия самца, обычно расположенного на конце копулятивного органа (пениса), выделяется прямо в половое отверстие самки. Пенис, таким образом, непосредственно играет роль органа, вводящего сперму в половые пути самки. Однако у многих артропод перенос спермы осуществляется непрямым путем, т.е. при отсутствии прямого контакта между половыми отверстиями самца и самки. Этот способ обычно включает использование в качестве копулятивного аппарата некоторых добавочных структур, не связанных непосредственно с половым отверстием. Природа таких структур может различаться. У ракообразных это обычно модифицированные ножки; у пауков — педипальпы. Другой широко распространенный вариант непрямого переноса спермы заключает-

http://jurassic.ru/

ся в передаче специальных «пакетов» со сперматозоидами — так называемых сперматофоров.

Непрямой перенос спермы в сперматофорах позволил членистоногим осуществлять оплодотворение вне воды. Море — благоприятная среда для сперматозоидов, яиц и эмбрионов, поэтому для морских животных возможен наиболее простой способ размножения — вымет гамет во внешнюю среду, где вполне реальны и возможность оплодотворения яйцеклеток, и выживание эмбрионов. Наземные местообитания кардинально отличаются в этом отношении. Сохранение гамет здесь может быть обеспечено только за счет внутреннего оплодотворения. Непрямая передача сперматозоидов без копуляции, но с использованием сперматофоров, вероятно, была наиболее ранней попыткой членистоногих решить проблему оплодотворения на суше. Некоторые из них, например паукообразные, до сих пор с успехом используют этот способ. В самом простом варианте сперматофор, формируемый самцом, откладывается им где-нибудь во внешней среде, часто непосредственно на грунте. Самки находят сперматофор, обычно следуя химическим сигналам, и сами помещают его целиком, а чаще содержащуюся в нем сперму, в свое половое отверстие. Такой способ переноса, безусловно, является непрямым, поскольку сперма из полового отверстия самца переносится на какой-либо промежуточный субстрат и лишь затем в половое отверстие самки (см. примеч. 9 к гл. 15. — *Примеч. ред.*). Однако чаще самцы откладывают сперматофор только после обнаружения готовой к оплодотворению самки. Обычно это сопровождается сложным ритуалом «ухаживания».

Многие наземные членистоногие, относящиеся к наиболее продвинутым таксонам, приобрели комплекс поведенческих и анатомических адаптаций, обеспечивающих возможность внутреннего оплодотворения в результате копуляции. При этом самец вводит копулятивный орган, который может быть либо настоящим пенисом, либо иметь какое-то иное происхождение, в половое отверстие самки и выделяет сперматофор или сперму в ее семяприемник.

Гонада артропод развивается из эмбрионального целомического зачатка; ее полость соединяется с внешней средой посредством парных гонодуктов, которые развиваются из целомодуктов. Обычно гонады членистоногих — трубчатые образования, лежащие дорсально в туловищном отделе по обеим сторонам кишки. У представителей разных таксонов половые отверстия приурочены к разным сегментам. Семяпровод самцов (vas deferens) может иметь специализированный участок, где формируются сперматофоры. Яйцевод самок часто имеет семяприемник, предназначенный для хранения спермы. Перенос спермы и оплодотворение яйцеклеток могут быть сильно отставлены по времени, в связи с чем сперма сохраняется в семяприемнике самки до тех пор, пока не потребуется для оплодотворения. Вынашивание яиц и родительская забота о яйцах, эмбрионах и молоди у членистоногих весьма обычны.

РАЗВИТИЕ

Большинство артропод обладает крупными, содержащими много желтка (макролецитальными) яйцами. Ядро, окруженное небольшим участ-

http://jurassic.ru/

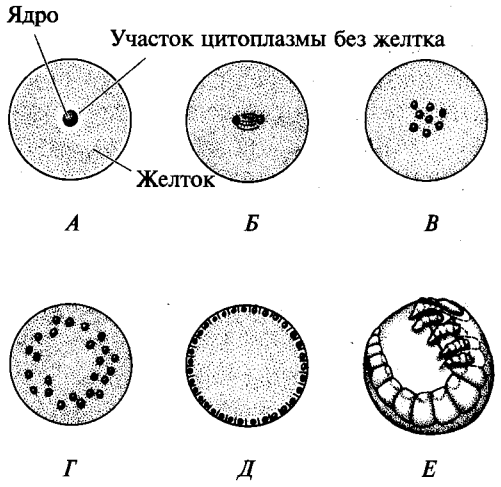


Рис. 16.14. Поверхностное дробление:

А — центролецитальное яйцо; *Б*, *В* — деление ядра; *Г* — миграция ядер на периферию яйца; *Д* — бластула, формирование клеточных мембран, разделяющих соседние ядра; *Е* — эмбрион *Telyphonus*, представителя арахнид (по *Kaestner A. 1968. Invertebrate Zoology. Vol. II. John Wiley and Sons, New York*)

ком не содержащей желтка цитоплазмы, занимает в яйце центральное положение. Такие яйца называются **центролецитальными** (рис. 16.14, *А*), хотя на самом деле не яйцо, а бластула характеризуется центральным положением желточной массы. Большое количество желтка и положение ядер исключают возможность реализации спирального дробления, свойственного предковым формам. Дробление модифицируется и становится **поверхностным** и **меробластическим**[38]. Формирование борозд дробления подавляется высокой концентрацией желтка, в результате полного разделения яйца на обособленные бластомеры не происходит (подробнее см. гл. 4. — *Примеч. ред.*).

Поскольку долгое время считалось, что артроподы и аннелиды — близкородственные группы, спиральное дробление, в ходе которого осуществляется полное (голобластическое) разделение бластомеров, рассматривалось как исходный тип дробления для артропод. Конечно, некоторые членистоногие, такие как пикногониды и усоногие ракообразные, имеют мелкие микролецитальные яйца, а в процессе эмбриогенеза происходит полное дробление. В более ранних работах подчеркивался спиральный характер дробления представителей указанных групп. Однако современные зоологи по этому поводу высказывают серьезные сомнения[39].

После оплодотворения диплоидное ядро, расположенное в центре зиготы, претерпевает митотические деления, в результате которых формируется множество одинаковых дочерних ядер (рис. 16.14, *В*). Деления ядер не сопровождаются делением цитоплазмы — клеточные мембраны, изолирующие отдельные бластомеры, не образуются. Эмбрион на этой стадии все еще представляет собой одну многоядерную клетку, ядра которой занимают ее центральную часть. Ядра постепенно мигрируют через слой желтка в периферическую часть развивающегося зародыша (рис. 16.14, *Г*). Таким образом, формируется один из вариантов стерробластулы, для которого характерно наличие кортикального цитоплазматического слоя с многочисленными ядрами, окружающего со всех сторон центральную желточную массу[40] (рис. 16.14, *Д*). Именно такое взаимное расположение ядер и желтка подразумевается, когда используют термин «центролецитальное яйцо». Борозды дробления начинают формироваться на поверхности, но они не распространяются в центральную, содержащую желток часть зародыша. Таким образом, дробление захватывает только поверхностную зону, и бластомеры формируются на поверх-

http://jurassic.ru/

ности центрально расположенной желточной массы.

В процессе гаструляции клетки бластулы группируются и образуют поверхностно расположенный зародышевый (примордиальный) **бластодиск** (см. примеч. 38. — *Примеч. ред.*). Клетки бластодиска дифференцируются на энтодерму, эктодерму и мезодерму. В конце концов на поверхности желточной массы формируется сегментированный червеобразный эмбрион (см. рис. 16.14, *Е*). По мере роста эмбриона в нем закладываются новые сегменты подобно тому, как это происходит у других сегментированных первичноротых.

На переднем крае тельсона эмбриона закладываются две мезодермальные **телобластические зоны** (см. примеч. 38. — *Примеч. ред.*). Они дают начало парным группам мезодермальных клеток — зачаткам мезодермы сегментов и их конечностей. В дальнейшем в результате митотической активности телобластов непосредственно перед тельсоном закладываются новые сегменты и соответствующие им конечности. Бластоцель сегментов преобразуется в компартмент соединительной ткани и гемоцель[41]. В массе мезодермальных клеток формируются целомические полости, связанные с внешней средой метанефридиальными протоками или целомодуктами. В последующем в некоторых сегментах целомы преобразуются в мешковидные нефридии или гонады, а их протоки соответствующим образом модифицируются. У представителей некоторых групп (например, у пауков) целомические мешочки могут входить в состав стенки сердца. Клетки мезодермы активно делятся. Они сплошным слоем покрывают поверхность кишечника, а также дают начало мышцам и соединительной ткани сегментов и их конечностей.

Расположенные на сегментах конечности развиваются из выпячиваний эктодермы. По мере роста они заполняются делящимися клетками мезодермы, которая дифференцируется в мышцы и соединительную ткань. Ганглии формируются из погруженных групп эктодермальных клеток, последовательно отделяющихся от эпидермального пласта. Протоцеребрум и дейтоцеребрум дифференцируются из эктодермальных зачатков двух преоральных сегментов, в то время как тритоцеребрум возникает из эктодермы первого послеротового сегмента[42].

У предков членистоногих развитие, вероятно, не было прямым; из яйца вылуплялась личинка, мало похожая на взрослое животное. По всей видимости, тело только что покинувшей яйцевые оболочки личинки состояло только из самых передних сегментов, несущих соответствующие конечности — антенны и первые две пары неспециализированных двуветвистых головных придатков. Пикногониды и многие ракообразные характеризуются мелкими яйцами, из которых вылупляется подобная личинка с тремя парами конечностей. Личинка пикногонид **протонимфон** (см. рис. 18.46, *В*) выходит из яйца, имея хелицеры, педипальпы и первую пару ходных ног, причем все эти придатки одноветвисты. Личинка ракообразных **науплиус** (см. рис. 19.8) имеет антенны I, антенны II и мандибулы (придатки двух последних пар двуветвистые). После вылупления личинки ее рост, сопровождающийся формированием новых сегментов с конечностями, происходит только в связи с линьками.

Противоположная крайность — прямое развитие, свойственное многим эволюционно продвинутым фор-

http://jurassic.ru/

мам членистоногих. При этом все личиночные стадии проходят в яйце до вылупления и молодой организм, покидающий яйцевые оболочки, выглядит как миниатюрная взрослая особь с полным набором конечностей и сегментов. Между двумя названными полярными стратегиями существует множество промежуточных вариантов. Это разнообразные членистоногие с непрямым развитием, которые вылупляются из яиц на более поздней личиночной стадии, нежели науплиус, но по числу сегментов, образующих их тело, и конечностей еще не достигают стадии взрослого организма[43].

ФИЛОГЕНИЯ ARTHROPODA

Наши представления об эволюции Arthropoda (как, впрочем, и большинства других животных) в настоящее время весьма неопределенны, что обусловлено крайней противоречивостью результатов, получаемых при использовании традиционных «морфологических» и новейших молекулярных методов. Тесная филогенетическая связь Arthropoda, Onychophora и Tardigrada подтверждается и молекулярными, и морфологическими

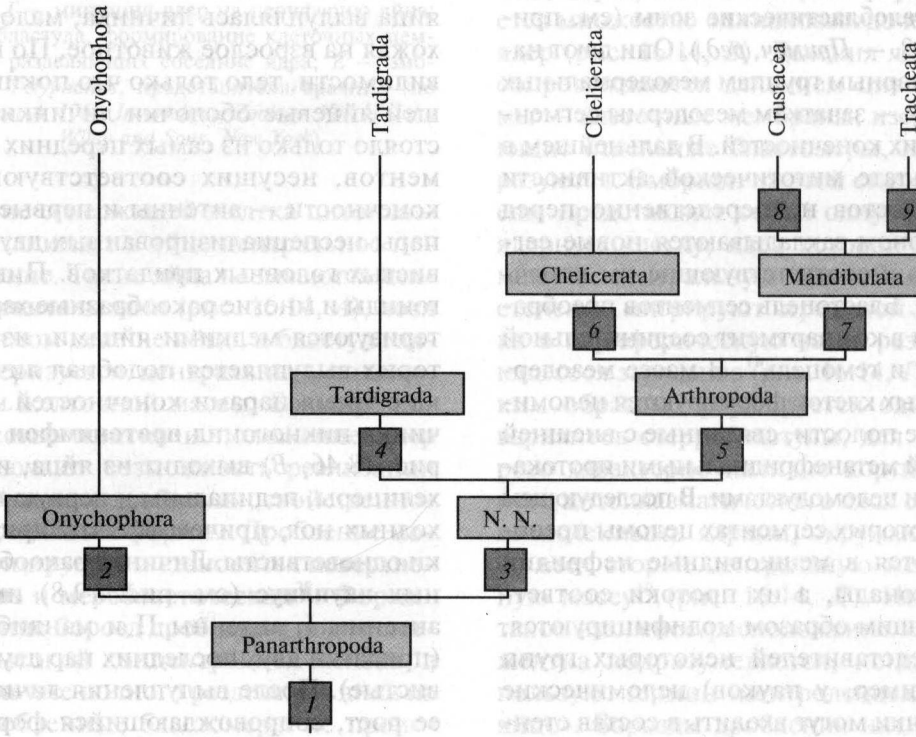


Рис. 16.15. Филогения высших таксонов членистоногих[16-45].

1 — **Panarthropoda**: кутикула из α-хитина и белков не коллагенового типа; линька; гемоцель; парные сегментарные мешковидные нефридии; локомоторный ресничный аппарат отсутствует; мозг — синцеребрум; кровеносная система открытого типа, перикардиальный синус и дорсально распо-

http://jurassic.ru/

данными. Поэтому общепринятым является мнение о том, что они формируют монофилетический таксон Panarthropoda. Взаимоотношения внутри Panarthropoda более дискуссионны. В соответствии с одними построениями Onychophora представляет собой сестринскую группу по отношению к Arthropoda и Tardigrada (рис. 16.15); другие, наоборот, свидетельствуют о том, что Tardigrada должны рассматриваться как сестринская группа по отношению к Arthropoda и Onychophora. Некоторые зоологи вообще исключают Tardigrada из состава Panarthropoda.

Onychophora, Tardigrada и Arthropoda характеризуются рядом общих признаков. У них имеется толстая кутикула, которая не может нарастать и растягиваться; соответственно они могут расти только с помощью механизма линек. Их тело состоит из сегментов и его рост характеризуется формированием новых сегментов из скоплений телобластов, расположенных в задней части тела (см. примеч. 38. — *Примеч. ред.*). Кутикула имеет уникальный состав. В ней обнаружен α-хитин, но нет коллагена. Сегменты несут парные конечности. Локомоторный ресничный аппарат утерян, хотя специализиро-

ложенное трубчатое сердце с остиями; остатки целома представлены нефридиями и гонадами; *2* — **Onychophora**: короткие толстые конечности без члеников; пучки неветвящихся трахей; множественные нервные комиссуры в каждом сегменте; ротовые папиллы со слизистыми железами; мышцы стенки тела представлены сплошными слоями; *3* — **N.N.**: внешняя сегментация; экзоскелет представлен подвижно сочлененными пластинками (склеритами); членистые конечности с внутренними мышцами; синцеребрум состоит из трех отделов; *4* — **Tardigrada**: четыре пары коротких одноветвистых нечленистых или слабо расчлененных ходных ног; протоцеребрум связан с ганглием первой пары ходных ног коннективом; «сосательная» глотка; эутелия; тело состоит из головы и четырех туловищных сегментов; передние конечности рудиментарны, их коготки превращены в колющий аппарат — стилет; *5* — **Arthropoda**: экзоскелет представлен подвижно сочлененными пластинками (склеритами); членистые, вероятно, исходно двуветвистые конечности; непрерывные мышечные слои стенки тела замещаются системой отдельных поперечнополосатых мышц; в состав головы входят акрон и, вероятно, пять сегментов; голова несет одну пару предротовых антенн и три пары дополнительных конечностей; одна пара латеральных сложных глаз, четыре пары медианных глазков; шесть пар мешковидных нефридиев (четыре пары головных и две пары туловищных); личинка имеет три пары конечностей; *6* — **Chelicerata**: тело состоит из цефалоторакса и абдомена; цефалоторакс включает акрон и семь сегментов, он несет шесть пар конечностей; абдомен (брюшко), вероятно, состоит из 12 сегментов и хвостовой иглы; дейтоцеребрум отсутствует, мозг включает два отдела; конечности первого сегмента тела отсутствуют, второй сегмент несет хелицеры; гонопоры располагаются на втором абдоминальном сегменте; *7* — **Mandibulata**: голова состоит из акрона и, вероятно, шести сегментов, несет пять пар конечностей (антенны I, антенны II, мандибулы, максиллы I, максиллы II); первый головной сегмент несет антенны I; конечности третьего головного сегмента — мандибулы; мозг состоит из трех основных отделов; омматидии с кристаллическим конусом, роговицей; линька контролируется железами (Y-органом или проторакальными железами); *8* — **Crustacea**: имеют антенны II на втором головном сегменте, голова с пятью парами конечностей; науплиальный глаз, сформировавшийся из четырех медианных глазков; исходные шесть пар мешковидных нефридиев редуцированы до двух пар (во втором и пятом сегментах); двуветвистые конечности; *9* — **Tracheata**: второй головной сегмент и его конечности редуцированы, голова несет четыре пары конечностей (антенны, мандибулы, максиллы, нижняя губа); мандибулы без пальп (эндоподитов); трахеи с парными, посегментно расположенными дыхальцами; мальпигиевы сосуды; нефридии, если и сохраняются, то только две пары (в четвертом и пятом сегментах), чаще они полностью утрачены; одноветвистые конечности (по *Nielsen C. 2001. Animal Evolution, Interrelationships of the Living Phyla. 2-nd Edition. Oxford Univ. Press. 563 pp.*; *Ax P. 2000. Multicellular Animals: The Phylogenetic System of the Metazoa. Vol. II. Springer. Berlin. 396 pp.*; *Paulus H. 1996a. Arthropoda.* В *Westheide W., Rieger R. M.* (*Eds.*): *Spezielle Zoologie I. Einzeller und Wirbellose Tiere. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. Pp. 411—419*)

http://jurassic.ru/

ванные реснички могут входить в состав сенсилл. Сохраняются они и у сперматозоидов. Ресничная личинка (трохофора) отсутствует; дробление поверхностное. Протонефридии с их жгутиковым аппаратом отсутствуют; первичными органами выделительной системы являются мешковидные нефридии, по происхождению связанные с метанефридиями (см. примеч. 21. — *Примеч. ред.*). Полость тела представлена гемоцелем, ведущим начало от бластоцеля; в ее формировании принимает участие также мезенхима — клеточные популяции, ведущие свое начало от эмбриональных целомических пузырьков (см. примеч. 18, 38. — *Примеч. ред.*). Сердце представлено дорсально расположенной трубкой с парными отверстиями (остиями) в каждом сегменте.

Onychophora относительно рано обособились от основного ствола артропод, поэтому вся группа может рассматриваться как сестринский таксон по отношению к остальным Panarthropoda. Эти червеобразные наземные панартроподы обладают ротовыми папиллами со слизистыми железами. Мускулатура стенки тела гладкая и не организована в обособленные специализированные мышцы. Адаптируясь к жизни на суше, они независимо от других групп членистоногих приобрели трахейную систему. Парные сегментарные придатки представлены нечленистыми ножками — лобоподиями, лишенными обособленных мышц, присущих более специализированным конечностям.

Все остальные панартроподы характеризуются членистыми конечностями с развитой внутренней мускулатурой. Мышцы — поперечнополосатые. Мозг представляет собой синцеребрум: он состоит из прото-, дейто- и тритоцеребрума.

Tardigrada — это сестринский таксон по отношению к Arthropoda. Объединяемые под этим названием мелкие организмы характеризуются несколькими общими признаками. У них отсутствуют сердце и нефридии (возможно, это вторичная утрата в связи с мелкими размерами тела). Одна пара конечностей модифицирована в передние стилеты, используемые для сосущего питания. Ганглии первой пары ходных ног и тритоцеребрум соединены нервами[44].

Arthropoda (истинные членистоногие, или Euarthropoda) включают крупные группировки Chelicerata и Mandibulata вместе с несколькими вымершими группами членистоногих, из которых наиболее известны Trilobitomorpha. Тело всех представителей этой группы покрыто системой подвижно сочлененных, склеротизованных пластинок, которые вместе формируют подвижный защитный экзоскелет. В состав головы в примитивном варианте входят одна пара преоральных и несколько пар посторальных конечностей. Глаза иннервируются протоцеребрумом.

У хелицеровых головной отдел несет пару хватательных хелицер, принадлежащих второму сегменту, но лишен антенн (A I). В противоположность этому голова мандибулят несет антенны на первом сегменте и мандибулы на третьем. Mandibulata включает сестринские таксоны Crustacea и Tracheata.

Ранее полагали, что Arthropoda, возможно, являются полифилетической группой, так как четыре основных таксона, включаемых в его состав, не связаны непосредственным родством и, вероятно, не имеют общего предка. Согласно этой гипотезе «артроподизация» осуществлялась независимо по крайней мере в четырех эво-

http://jurassic.ru/

люционных ветвях первичноротых животных, что должно было привести к формированию Trilobitomorpha, Chelicerata, Crustacea и Tracheata. В настоящее время, однако, утвердился взгляд на Arthropoda как на монофилетическую группу, связанную общностью происхождения (см. рис. 16.15). Считается, что уникальный комплекс признаков, свойственных членистоногим, был приобретен ими в процессе эволюции всего один раз.

Традиционно считается, что предком артропод был какой-то представитель целомат, обладавший крупными, хорошо развитыми, метамерно расположенными целомами и относительно небольшим компартментом соединительной ткани. Кембрийская *Aysheaia*, в строении которой просматривается сходство с аннелидами, онихофорами и тардиградами, как полагали, могла быть одним из самых первых представителей панартропод. В ходе эволюции артропод возрастала роль экзоскелета. Одновременно с этим целом подвергался редукции, а компартмент соединительной ткани, наоборот, увеличивался в объеме. У ныне живущих членистоногих внутренний объем тела представлен компартментом соединительной ткани с обширной полостью — гемоцелем. Эмбриональное развитие онихофор рекапитулирует этот эволюционный переход. Взрослые онихофоры, подобно остальным артроподам, характеризуются сильным развитием компартмента соединительной ткани и гемоцеля. Так же, как и у артропод, их целом представлен маленькими мешочками, выполняющими функции гонад и органов выделения. Однако на ранних стадиях развития у онихофор имеются парные, посегментно расположенные мезодермальные блоки, внутри которых формируются хорошо выраженные целомические полости, а компартмент соединительной ткани, наоборот, сравнительно мал. В процессе развития объем целомов уменьшается, а компартмент соединительной ткани (гемоцель) заметно увеличиваются.

Наиболее острым в настоящее время является вопрос об эволюционных связях артропод с другими представителями первичноротых, в первую очередь с кольчатыми червями и циклонеуралиями. В целом пока рано говорить о существовании аргументированных гипотез по этим проблемам. Традиционно на основе морфологических данных кольчатые черви и членистоногие объединяются в рамках одного таксона первичноротых — Articulata. Однако анализ последовательностей нуклеотидов не поддерживает единство (монофилию) артикулят, а недавняя ревизия признаков предполагаемого морфологического сходства кольчатых червей и членистоногих показала, что сходство это скорее всего возникло в результате конвергентного развития и не может свидетельствовать об их генетическом родстве. В соответствии с этой гипотезой полученные ранее данные о наличии спирального дробления у некоторых артропод пересматриваются и оцениваются как ошибочные. Если это так, членистоногие не могут быть отнесены к группе Spiralia и, таким образом, не могут сближаться с кольчатыми червями и моллюсками.

Результаты большинства современных молекулярных исследований, прежде всего анализ нуклеотидных последовательностей 18S рДНК, демонстрируют тесную связь между панартроподами, с одной стороны, и Nematoda, Nematomorpha, Gastrotricha, Kinorhyncha, Priapulida и Lorici-

http://jurassic.ru/

fera — с другой. Все эти группы, включая Panarthropoda, объединяются в едином новом таксоне Ecdysozoa. Его название говорит о том, что большинство представителей этого таксона характеризуется линькой. Недавний анализ морфологических особенностей с учетом данных о последовательности нуклеотидов 18S рДНК подтвердил обоснованность выделения таксона как монофилетической группы «линяющих» животных. Annelida, Mollusca, Sipuncula и Lophophorata принадлежат к сестринскому таксону первичноротых — Lophotrochozoa, представители которого характеризуются спиральным дроблением. Однако выделение Ecdysozoa не всегда поддерживается молекулярным анализом. Например, недавние исследования состава ядерных белков показали, что артроподы сближаются не с нематодами, а с позвоночными животными.

Филогенетическая система Arthropoda

- Panartropoda
  - Onychophora
  - N.N.
    - Tardigrada
    - Arthropoda
      - Chelicerata
        - Pycnogonida
        - Eucheliceratа
          - Xiphosura
          - Arachnida
      - Mandibulata
        - Crustacea
        - Tracheata
          - Hexapoda
          - Myriapoda

ПРИМЕЧАНИЯ РЕДАКТОРА

[1] Не очень удачный пример. В зоологической литературе существует несколько вариантов номенклатуры сегментов тела членистоногих животных. В зависимости от этого по-разному трактуется и природа тех или иных придатков головы. В качестве бесспорных сериальных гомологов можно рассматривать, например, ротовые конечности головы, расположенные на груди ходные ноги и настоящие яйцеклады перепончатокрылых (Hymenoptera).

[2] Ранее уже говорилось, что *телобластами* обычно называют потомков бластомера 4d, из которых развивается целомическая мезодерма так называемых ларвальных сегментов. В этой и других главах учебника авторы используют термин *телобласты* для обозначения активно пролиферирующих клеток зоны роста, занимающей *заднее* положение в теле развивающегося эмбриона (от греч. telos — концевой, задний) (см. также примеч. к гл. 9).

[3] Действительно, подобная гомологизация достаточно часто встречается в учебной и научной литературе. И если гомология тельсона и пигидия не вызывает особых сомнений, то с акроном членистоногих и простомиумом полихет дело обстоит несколько сложнее. В свое время было высказано предположение, согласно которому рудимент простомиума (акрон, в узком смысле этого слова) объединяется с одним или даже с двумя первыми сегментами, закладывающимися на ранних стадиях морфогенеза. На более поздних стадиях развития остатков этих сегментов (кроме их придатков — A I) обнаружить уже не удается. В любом случае акрон и тельсон в своем происхождении не связаны с функционированием расположенной между ними зоны роста и соответственно не могут рассматриваться как гомологи туловищных постларвальных сегментов.

[4] Отмеченные авторами учебника три из четырех основных тенденций морфологических преобразований сегментированного туловища членистоногих на самом деле можно рассматривать как частные проявления одного главного процесса — функциональной и морфологической дифференциации сегментов вдоль главной (передне-задней) оси тела (см. также гл. 9). Внешним проявлением дифференциации становится **гетерономность сегментации** членистоногих. Последующее объединение функционально и морфологически сходных сегментов в компактные интегрированные группы (тагмы, отделы) и представляет собой **тагмозис**. Процесс начинается с переднего конца тела. Первой обосабливается голова, или головная тагма (cephalon), — процесс **цефализации**. В дальнейшем из оставшихся туловищных сегментов формируются еще две тагмы — грудь (thorax) и брюшко (abdomen). Повышение целостности

http://jurassic.ru/

тагм достигается в результате **слияния** образующих их **сегментов**. Раньше всего это происходит с головной тагмой. У самых специализированных членистоногих сливаться друг с другом могут и целые тагмы.

Другими важными направлениями эволюционных преобразований метамерного туловища членистоногих становятся уменьшение и стабилизация числа сегментов.

[5] Под названием Mandibulata объединяются две большие группы членистоногих животных — трахейнодышащие (Tracheata), к которым относятся многоножки и насекомые, и ракообразные (Crustacea). Оба таксона характеризуются сходным сегментарным составом головы и наличием специализированных ротовых конечностей — мандибул, или верхних челюстей (см. также гл. 1).

[6] Вопрос о числе сегментов, входящих в состав головной тагмы членистоногих животных, относится числу самых дискуссионных. В литературе в разное время высказывались разные мнения по этому поводу. Снодграсс (Snodgrass), создавая свою номенклатуру сегментов, образующих головную тагму членистоногих, исходил из того, что акрон полностью соответствует простомиуму полихет, а первый (ларвальный) сегмент тела кольчецов становится первым сегментом тела членистоногих животных. В этом случае связанные с акроном антенны I (A I) ракообразных и сяжки (усики) трахейнодышащих не являются сериальными гомологами конечностей, а должны рассматриваться как гомологи пальп полихет. Однако эмбриологические данные показывают, что простомиум (акрон) членистоногих и самые первые сегменты (один или даже два), расположенные непосредственно за простомиумом, подверглись сильной редукции. Их остатки, с трудом обнаруживаемые на ранних стадиях развития, у сформированных организмов вычленить уже практически невозможно. Если считать, что таких сегментов было два, то приходится признать, что придатки первого сегмента полностью утрачены, A I ракообразных и сяжки трахейнодышащих представляют собой конечности второго сегмента и не гомологичны пальпам полихет, а сегмент, который Снодграсс рассматривал как первый, на самом деле оказывается третьим сегментом тела. Однако большинство исследователей (и на этой позиции стоят авторы учебника) *первым* настоящим сегментом считает сегмент A I (см. рис. 16.3). Закладывающиеся перед этим сегментом два целомических пузырька (у пауков) или две группы мезодермальных клеток рассматриваются как вторичное образование, а не как зачаток настоящего сегмента.

Таким образом, в состав головной тагмы членистоногих исходно входят рудимент акрона (простомиума) и пять сегментов, несущих соответственно пять пар конечностей. В эту относительно простую схему безоговорочно укладываются только ракообразные и трилобиты. У хелицеровых (мечехвосты, паукообразные) она модифицируется в результате утраты первого (антеннального) сегмента и его придатков (A I). Счет конечностям открывают придатки второго сегмента — хелицеры, соответствующие A II ракообразных. Кроме того, к головным сегментам присоединяются еще два последующих сегмента, в результате чего образуется единая головогрудь (или просома). У трахейнодышащих дополнительные сегменты в состав головной тагмы не включаются, но зато подвергаются редукции второй сегмент и его конечности (A II), из-за чего их иногда называют неполноусыми, или Atelocerata.

Однако приведенный ранее вариант трактовки сегментарного состава переднего конца тела членистоногих вряд ли можно рассматривать как окончательный. Появление новых палеонтологических, эмбриологических и молекулярно-биологических данных сопровождалось и появлением новых гипотез. В частности, было высказано предположение, согласно которому головной отдел Euarthropoda включает протоцеребральную область, несущую глаза, но утратившую парные придатки — «первичные антенны». Последние, как считается, сохраняются лишь у Onychophora (см. гл. 15), личинок некоторых раков и у ряда ископаемых кембрийских членистоногих (но не у трилобитов!). Этот участок в системе традиционных представлений практически полностью соответствует *акрону*. Непосредственно за ним располагается дейтоцеребральный сегмент, который и оказывается настоящим *первым сегментом* тела. У древних кембрийских форм на нем располагались «большие придатки» («great appendage») хватательного типа, которые, возможно, принимали участие в процессе питания. *Второй сегмент* тела — тритоцеребральный — и все последующие исходно несли обычные сегментарные конечности. В процессе последующей эволюции хватательные придатки дейтоцеребрального (второго) сегмента у хелицеровых превратились в *хелицеры*, а у Mandibulata — во «вторичные» антенны, а именно: в A I ракообразных и сяжки насекомых и многоножек. Если принимать эту точ-

http://jurassic.ru/

ку зрения, то приходится признать, что хелицеровые сохранили все сегменты головного отдела, в том числе и антеннальный (дейтоцеребральный) сегмент. Специализация конечностей последующих сегментов (начиная с тритоцеребрального) у хелицеровых и мандибулят шла разными путями (см. соответствующие главы учебника).

В большинстве отечественных учебников до сих пор используется упомянутая ранее схема Снодграсса.

[7] В качестве примеров можно вспомнить паутинные бородавки пауков и жало медоносной пчелы.

[8] Вопрос о происхождении и последующей эволюционной судьбе двуветвистой конечности членистоногих относится к числу остродискуссионных. Традиционная и до сих пор встречающаяся в учебной литературе точка зрения основана на старых представлениях о гомологичности нерасчлененной параподии полихет членистой ножке Arthropoda. Из двуветвистой параподии, состоящей из расположенных на общем основании неуроподии и нотоподии (см. гл. 13), можно легко вывести двуветвистую конечность членистоногих. Экзоподит в этом случае соответствует нотоподии, а эндоподит — неуроподии.

Однако в настоящее время эта точка зрения очень многими не разделяется. Некоторые палеонтологи вообще считают, что исходно членистоногие приобрели одноветвистые конечности, а двуветвистыми они стали в результате попарного слияния первичных сегментов. Отрицание на основании молекулярно-биологических данных родства кольчецов и членистоногих вообще исключает возможность какого-либо сравнения сегментарных придатков представителей этих двух групп.

Существующие версии трактовок строения конечностей членистоногих будут рассмотрены в соответствующих главах.

[9] Это описание строения стенки тела членистоногих полностью отражает изложенные ранее взгляды авторов на природу полостей, формирующихся в теле беспозвоночных животных. Все пространство под эктодермальным эпидермисом соответствует компартменту соединительной ткани — бластоцелю, который исходно заполнен внеклеточным матриксом. Именно в толще этого матрикса первоначально залегают мышцы и другие внутренние органы. В результате частичной, а иногда и значительной деградации матрикса формируется гемоцель. У целомических животных это чаще всего сосуды (многощетинковые кольчецы) или комбинация сосудов и синусов (моллюски). Среди членистоногих сосуды частично сохраняются у более архаичных представителей таксона. У более специализированных — это обширная полость тела, ограниченная по периферии базальной пластинкой эпидермиса. Сосудистый отдел гемоцеля, как правило, подвергается очень сильной редукции вплоть до полного исчезновения. Авторы вполне сознательно употребили глагол «содержать» (англ. contain). В этом контексте «базальная мембрана», т.е. в той или иной мере редуцированный матрикс, действительно «содержит» все перечисленное ранее.

[10] Фактически речь идет не о кольце, а о полом цилиндре, который полностью одевает соответствующий сегмент тела.

[11] Только во втором случае можно говорить о настоящем *эндоскелете*, который по происхождению не связан с эктодермальным эпидермисом. Аподемы же, как бы глубоко они ни вдавались в тело животного, относить к эндоскелету нельзя, ибо в их формировании соединительная ткань участия не принимает.

[12] Ошибочное утверждение, ибо хроматофоры в данном случае не меняют свой объем и занимаемую ими площадь. Речь идет лишь о перегруппировке пигмента в цитоплазме хроматофоров: он может быть распределен по всему объему клетки, а может концентрироваться лишь на небольшом участке (см. рис. 19.44, а также гл. 10 и 12).

[13] Окраски членистоногих животных, в основе которых лежат оптические эффекты, обусловленные сложной поверхностной микроскульптурой кутикулы, обычно называются оптическими, или структурными. Очень широко они распространены у насекомых (Hexapoda).

[14] См. примеч. 3 к гл. 13.

[15] Из этого правила есть исключения, хотя они и немногочисленны. Так, у кровососущих иксодовых клещей (Chelicerata: Arachnida: Parasitiformes) отмечен феномен межлиночного роста, сопровождающегося нарастанием массы кутикулы.

[16] В отечественной литературе линии, по которым осуществляется в процессе линьки разрыв старой кутикулы, обычно называются *швами*, или *шовными линиями*.

http://jurassic.ru/

[17] *Экзувием* обычно называется старая кутикула, сбрасываемая членистоногим животным во время линьки.

[18] Традиционно в отечественной и западноевропейской литературе полость тела членистоногих животных обозначается как **миксоцель**, или смешанная полость тела. Считается, что в отличие от настоящей первичной полости тела, которая действительно формируется непосредственно на основе бластоцеля, миксоцель членистоногих животных возникает в результате *«смешения»* первичной и вторичной (целомической) полостей тела после разрушения стенок целомов. Последнее обстоятельство подчеркивают и авторы учебника, отмечая, что целомы «принимают участие в формировании гемоцеля». Таким образом, полость тела членистоногих не может рассматриваться как строгий гомолог бластоцеля.

При разрушении целомов нарушается и целостность кровеносной системы: последняя становится незамкнутой. Функции крови переходят к **гемолимфе** — жидкости, заполняющей миксоцель (формально ее можно рассматривать как продукт смешивания крови, целомической жидкости и жидкости, заполнявшей бластоцель).

Употребляемое в отношении полости тела членистоногих название *гемоцель* в большей степени отражает присущие ей функции, а не ее природу и происхождение. В литературе названия *миксоцель* и *гемоцель* часто рассматриваются как полные синонимы (см., например, A. Kaestner. 1977. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. B 1, Wirbellose 3. Teil A, S. 188).

[19] Трахейная система имеется не только у насекомых и многоножек (Tracheata), но и у многих паукообразных (Chelicerata). Очень архаичная трахейная система характерна и для онихофор (см. гл. 15).

[20] Первые два названия практически никогда не используются в русской зоологической литературе.

[21] Согласно традиционной точке зрения протоки органов выделения членистоногих по происхождению соответствуют не метанефридиям, а целомодуктам подобно тому, как это имеет место у моллюсков (см. также примеч. к гл. 12).

У членистоногих проток, соединяющий целомический мешочек (sacculus) с внешней средой, подразделен на два отдела — собственно нефридиальный проток, который и открывается в мешочек, и дистальный участок — мочеточник. Ресничная воронка нефридиального протока у членистоногих подвергается редукции, от нее остаются лишь отдельные клетки.

[22] Прямое сопоставление почек позвоночных животных с метанефридиями по меньшей мере некорректно. Это прямое следствие отсутствия четкости в использовании терминологического аппарата авторами настоящего учебника. Фактически термин *метанефридий*, имеющий вполне конкретное морфологическое содержание, авторы используют как синоним понятия *почка*, т.е. *орган выделения*, имея в виду в первую очередь его функциональное назначение. Ранее (см. примеч. к гл. 9) мы уже отмечали, что органы выделения (почки) беспозвоночных животных имеют разное происхождение и возникали независимо у представителей разных таксонов. *Прото-* и *метанефридии* формируются из эктодермы. Примером первых могут служить протонефридии плоских червей и соленоциты полихет. Вторые в типичном виде представлены у полихет и олигохет. Мезодермальные целомодукты, исходно, по-видимому, служившие для выведения половых продуктов из полости целомов, вторично у моллюсков и членистоногих приобретают экскреторную функцию. Причем это относится только к определенной части целомов и их протоков. Другие же сохраняют исходную половую функцию, давая начало гонадам и их протокам. Это явление можно рассматривать как пример догелевской олигомеризации на основе дифференциации функций.

Почки хордовых животных (*прото-*, *мезо-* и *метанефрос*) всегда имеют мезодермальную природу. Даже протонефрос ланцетника (Cephalochordata), внешне очень похожий на протонефридии беспозвоночных, по происхождению связан с перитонеумом. Таким образом, называть почки позвоночных животных метанефридиями, даже специализированными, нет никаких оснований. Обычно для их обозначения используется название *метанефрос* (см. также Барнс Р. и др. Беспозвоночные, новый обобщенный подход. — М., Мир, 1992. — 583 с.).

[23] Абсолютно нерастворимых веществ в природе не бывает. Относящиеся к классу пуринов мочевая кислота и гуанин характеризуются крайне низкой растворимостью.

[24] Явная ошибка. Далее авторы учебника приводят крайне упрощенную схему функционирования мальпигиевых сосудов. В действительности дело обстоит несколько сложнее и, глав-

http://jurassic.ru/

ное, детали процессов экскреции варьируют у представителей разных таксонов. Наиболее детально работа мальпигиевых сосудов изучена у насекомых. В просвет мальпигиевых сосудов продукты азотистого обмена, протекающего в тканях и органах животного, поступают из гемолимфы в виде легко растворимых солей мочевой кислоты — уратов (преимущественно в виде урата калия). В дистальной части сосудов, где поддерживается высокое значение pH, продукты обмена сохраняются в растворенном виде. Раствор постепенно перемещается в проксимальную часть сосуда, а оттуда в заднюю кишку — ректум, эпителий которого образует так называемые *ректальные железы*. В проксимальной части сосудов и, главным образом, в ректуме начинается интенсивная реабсорбция воды, K^+ и ряда других необходимых организму веществ. Особенно интенсивно реабсорбция осуществляется ректальными железами. Дегидратация содержимого ректума сопровождается резким снижением значения pH. В этих условиях происходит восстановление мочевой кислоты, которая в силу очень низкой растворимости сразу же выпадает в осадок в виде кристаллов. Почти полностью обезвоженное содержимое ректума — кристаллы мочевой кислоты и непереваренные остатки пищи, поступающие из средней кишки, выводятся наружу через анальное отверстие. Эта генерализованная схема часто подвергается разнообразным модификациям. У видов, не испытывающих дефицита влаги, сорбция воды в ректуме может быть не столь полной. В этом случае образуется, хотя иногда и достаточно вязкая, но все-таки жидкая конечная моча, в составе которой в зависимости от характера поглощаемой пищи могут содержаться карбонат кальция, оксалат кальция, фосфаты, некоторые ионы и т. п. У некоторых насекомых в результате разложения мочевой кислоты продуктами азотистого обмена становятся слабо растворимые аллантоин и аллантоиновая кислота.

[25] Свидетельством независимого приобретения представителями двух главных филогенетических ветвей членистоногих мальпигиевых сосудов служат и данные эмбриологии. У паукообразных (Chelicerata) мальпигиевы сосуды имеют энтодермальное происхождение и развиваются как выросты средней кишки. У многоножек и насекомых (Tracheata) мальпигиевы сосуды формируются из эктодермального зачатка задней кишки.

[26] Прежде всего имеются в виду личинки водных насекомых (стрекоз, поденок, ручейников и т. д.), тогда как имаго для дыхания всегда используют трахейную систему, даже если они практически постоянно обитают в воде.

[27] Более точное описание органов дыхания мечехвостов приведено в гл. 18.

Используемые авторами названия «жаберные книжки» (book gills) и чуть далее — «легочные книжки» (book lungs) почти не встречаются в отечественной литературе. Используемые для дыхания конечности мечехвоста чаще всего называют **«жаберными ножками»**, а для соответствующих органов дыхания паукообразных используют название **«легкие»**, или «легочные мешки».

[28] В отечественной литературе эти слепые трубчатые выросты у насекомых называются *пилорическими придатками*.

[29] В литературе традиционно используются названия *надглоточный* и *подглоточный* ганглии.

[30] В некоторых физиологических работах состав центральной нервной системы членистоногих трактуется иначе. Собственно ЦНС включает головной мозг, состоящий из надглоточного и подглоточного ганглиев (как считается, в пользу такого объединения свидетельствуют данные о гистологии подглоточного ганглия и некоторые присущие ему функциональные особенности), и собственно брюшную нервную цепочку (иногда называемую туловищным мозгом). Периферическая нервная система состоит из проводящих отделов (чувствительных и моторных нервов), эффекторных окончаний и рецепторных клеток. Кроме того, у членистоногих имеется вегетативная нервная система. Чуть далее в том же разделе авторы приводят вполне традиционную трактовку состава нервной системы.

[31] В отечественной литературе для ее обозначения часто используется название *вегетативная нервная система*. По мнению выдающегося отечественного гистолога А. А. Заварзина (старшего), туловищный отдел вегетативной нервной системы насекомых соответствует симпатической нервной системе позвоночных.

[32] Примеры далеко заходящей продольной концентрации ЦНС можно найти и в других группах членистоногих животных. Среди паукообразных это паразитиформные клещи и сенокосцы, среди ракообразных — ракушковые и веслоногие раки. Лишь у Tracheata никогда не

http://jurassic.ru/

происходит объединения всех ганглиев в единую нервную массу.

[33] Считается, что по крайней мере у насекомых простые глазки воспринимают изменения освещенности.

[34] В действительности у членистоногих количество ретинальных клеток в составе одного омматидия варьирует в более широких пределах. У ветвистоусых раков (Cladocera) ретинулу образуют всего 4 клетки, а у мечехвостов (Xiphosura) — 10—15.

[35] Не всегда, ибо у насекомых, например, ретинальные клетки лишены экранирующего пигмента. Последний сконцентрирован в специальных проксимально расположенных пигментных клетках, окружающих группу ретинальных клеток (см. рис. 16.13, *Г* — омматидий 1).

[36] В литературе обычно указывается, что в сложных глазах пчел присутствуют три типа фоторецепторных клеток: одни воспринимают желто-зеленую область спектра (540 нм), другие — синюю (440 нм), третьи — ультрафиолетовую. У разных насекомых цветовое зрение заметно различается, ибо их фоторецепторы реагируют на разные области спектра. Следует отметить и еще одну особенность: в разных омматидиях комбинации ретинальных клеток, воспринимающих разные области спектра, часто заметно различаются. Более того, они часто сконцентрированы в разных участках поверхности сложного глаза.

[37] К этому необходимо добавить, что цветы, имеющие, с нашей точки зрения, одинаковую однотонную окраску, насекомыми в большинстве случаев воспринимаются совершенно иначе. Это обусловлено тем, что разные цветы, а чаще даже разные участки лепестков одного цветка, не одинаково отражают ультрафиолетовые лучи. В отличие от человека это хорошо видят многие насекомые. Довольно часто такая ультрафиолетовая «метка» маркирует вход в нектарник. В специальной литературе иногда встречается название цвета, который человек не может себе даже отдаленно представить, — «ультрафиолетовый пчелиный».

[38] Далее авторы приводят крайне обобщенную и потому малоинформативную схему эмбрионального развития членистоногих. При этом в нее достаточно произвольно включаются признаки, свойственные представителям самых разных таксонов Arthropoda. Встречаются в этом описании и отдельные противоречия, которые будут отмечены отдельно.

Прежде всего следует подчеркнуть, что эмбриональное развитие членистоногих характеризуется значительным разнообразием практически на всех его этапах. Дробление у членистоногих действительно преимущественно меробластическое (неполное), но и форм, у которых оно протекает по голобластическому типу, не так мало, как это можно представить себе из авторского текста. Полное дробление встречается у представителей всех трех главных таксонов членистоногих — хелицеровых, ракообразных и трахейнодышащих (дробление у трилобитов нам неизвестно). Оно нередко обнаруживается у раков. Среди хелицеровых его сохраняют мечехвосты, хотя их яйца весьма крупные и богаты желтком. И даже в составе Hexapoda присутствует отряд Collembola, для которого характерно голобластическое дробление. Геометрия полного дробления варьирует в очень широких пределах. Вопрос о проявлениях признаков спиральности будет рассмотрен отдельно.

Меробластическое дробление может быть поверхностным, в результате чего образуется сплошная бластодерма, покрывающая внутреннюю желточную массу, и дискоидальным, сопровождающимся формированием бластодиска. Второй вариант имеет место у скорпионов.

При поверхностном дроблении процессы гаструляции и начало органогенеза протекают на небольшом участке вегетативного полюса зародыша, где бластодерма заметно утолщается и формируется так называемый зародышевый диск (последний никак не соответствует бластодиску, который образуется в результате дискоидального дробления). Позднее зародышевый диск в результате гаструляции становится многослойным, вытягивается и превращается в зародышевую полоску.

Гаструляция у членистоногих протекает очень разнообразно. Это могут быть полярное врастение (ингрессия), эпиболия, деламинация и достаточно редко инвагинация, однако в большинстве случаев имеет место иммиграция. Погружающиеся внутрь клетки, как правило, сначала образуют общий мезоэнтодермальный зачаток, который лишь позднее дифференцируется на энтодерму и мезодерму. Значительно реже клетки мезодермы и энтодермы различаются с самого начала и погружаются внутрь в какой-то мере независимо.

http://jurassic.ru/

Судьба энтодермального зачатка различна. Нередко он дифференцируется на *кишечную* энтодерму, которая впоследствии даст начало средней кишке, и *желточную*, представленную изолированными клетками вителлофагами, которые активно участвуют в переработке желтка. Очень часто эти клетки настолько специализированы, что уже в последующем не участвуют в формировании пищеварительного тракта. Часть желточных клеток может оставаться в желточной массе с самого начала дробления, в состав бластодермы ни на одном этапе развития зародыша они не входят.

Развитие мезодермальных элементов также подвержено значительным вариациям. Парные мезодермальные сомиты, формирующиеся на основе первичных мезодермальных полосок, чаще всего закладываются во всех сегментах, но происходит это в разных отделах тела и у представителей разных таксонов несколькими способами. У паукообразных в типичном случае сначала достаточно синхронно обосабливаются сомиты первых четырех сегментов просомы (головогруди), а уже после этого последовательно один за другим отделяются сомиты последних двух просомальных и всех опистосомальных сегментов. У «низших» раков сначала формируются сомиты трех науплиальных сегментов (науплиальная мезодерма), а все последующие (метануплиальная мезодерма) закладываются в зоне роста, расположенной непосредственно перед тельсоном. Авторы учебника именно ее называют телобластической зоной. Особых оснований для этого, по-видимому, нет. Настоящие телобласты, мезо- и эктобласты, появляются лишь у «высших» раков (Malacostraca), скорее всего вторично. Ни у каких других членистоногих эмбриональные клетки такого типа достоверно не обнаружены. Замкнутые целомические полости выражены далеко не всегда. Иногда они остаются открытыми в сторону центральной желточной массы, а у некоторых раков целомы в науплиальной мезодерме могут оставаться неразделенными.

Крайне дискуссионен и вопрос о количестве ларвальных и постларвальных сегментов (см. примеч. 28 к гл. 13) у членистоногих. Складывается впечатление, что оно варьирует у представителей разных таксонов. У паукообразных, по-видимому, их пять, если считать полностью редуцированным сегмент вторично исчезнувших А I. У ракообразных — это три сегмента науплиуса, хотя некоторые исследователи добавляют к ним еще два сегмента нижних челюстей (максилл I и максилл II).

Некоторые более частные вопросы рассмотрены в соответствующих разделах учебника.

[39] Отдельные признаки спирального дробления можно обнаружить не только у представителей групп членистоногих, упомянутых авторами учебника, но и у других ракообразных (Anostraca, Ostracoda, некоторые Cladocera). Наличие этих признаков трудно подвергать сомнению, ибо выражены они достаточно отчетливо и детально описаны многими исследователями. В действительности же речь должна идти о трактовке самого феномена. Так называемое «спиральное» дробление членистоногих весьма существенно отличается от типичного спирального дробления кольчецов. Вопрос состоит в том, можем ли мы рассматривать некоторые внешние проявления сходства этих процессов как свидетельства в пользу их гомологичности. Одни специалисты отвечают на этот вопрос утвердительно и даже пытаются строить некие «ряды», отражающие возможные пути эволюции дробления у членистоногих, другие же, в первую очередь противники филогенетической близости Annelida и Arthropoda, полностью отрицают такую возможность и вообще исключают членистоногих из состава группы Spiralia. Однозначное решение проблемы в настоящее время отсутствует. В любом случае ответ на этот вопрос, положительный или отрицательный, не может быть решающим при определении филогенетических связей Arthropoda. Если абсолютизировать признак геометрии дробления, то все Neodermata, например, должны быть выведены из состава плоских червей и вообще из Spiralia. Но с подобным предложением вряд ли согласятся даже самые убежденные сторонники последних новаций в филогении беспозвоночных.

[40] Зародыш, формирующийся в результате поверхностного дробления и состоящий из тонкой бластодермы, окружающей сплошную желточную массу, обычно называется *перибластулой*. Стерробластула, как и другие типы зародышей, характерна для членистоногих с полным дроблением.

[41] Очередное противоречие, ибо ранее авторы неоднократно подчеркивали, что бластоцель *сам является* компартментом соединительной ткани.

[42] Ранее в этой же главе (см. с. 33, 62) авторы утверждали, что *протоцеребрум* является ганг-

http://jurassic.ru/

лием *акрона*, который, будучи гомологом простомиума, не может рассматриваться как сериальный гомолог сегментов тела. Если же считать, что протоцеребрум — это ганглий первого, фактически полностью исчезнувшего сегмента, остатки которого в лучшем случае объединились с рудиментарным простомиумом и вошли в состав акрона (см. примеч. 6), то необходимо признать сегмент A I вторым, что противоречит и соответствующему тексту в начале главы и рис. 16.3.

[43] Авторы учебника приводят неполную и внутренне противоречивую характеристику постэмбрионального развития членистоногих. Фактически они выделяют лишь два типа развития — непрямое, при котором происходит достройка недостающих сегментов и конечностей, и прямое, когда яйцо покидает молодой организм, но уже обладающий полным набором сегментов. Но в этом случае в последнюю категорию попадают все высшие насекомые — бабочки, мухи, жуки и т.п., у которых организм, покинувший яйцевые оболочки, состоит даже из большего числа сегментов, нежели взрослые крылатые особи. И сегментарных придатков (конечностей) у них тоже бывает больше (гусеницы бабочек, личинки пилильщиков). Согласиться с подобной трактовкой прямого развития очень трудно.

На самом деле онтогенезы членистоногих характеризуются значительно бóльшим разнообразием, чем это представлено авторами учебника.

Авторы совершенно правы, когда они противопоставляют прямое и непрямое развитие, однако прямое развитие свойственно значительно более узкому кругу форм, чем это следует из текста. Под *прямым развитием* традиционно понимают такой вариант онтогенеза, когда к самостоятельной жизни во внешней среде переходит организм (ювениль), морфологически и экологически сходный с взрослыми особями того же вида. От последних ювенили отличаются лишь меньшими размерами и неполовозрелостью. Таким типом развития характеризуются некоторые виды раков (например, дафнии, речной рак), большинство паукообразных и ряд многоножек (например, Chilopoda).

Подавляющему большинству членистоногих свойственно непрямое развитие, т.е. развитие с метаморфозом. При этом необходимо помнить, что характер метаморфоза принципиально различен у представителей разных таксонов. У многих форм личинка действительно отличается от взрослого организма числом сегментов и набором конечностей. В этом случае главным содержанием метаморфоза становится «достройка» недостающих сегментов и их придатков в процессе *анаморфного роста*. Многие исследователи рассматривают *анаморфоз* членистоногих как остаточные проявления исходного метаморфоза, свойственного предковым полихетообразным формам. Анаморфное развитие встречается у представителей всех крупных таксонов — трилобитов, ракообразных, хелицеровых (мечехвостов и некоторых акариформных клещей) и трахейнодышащих (многоножки Diplopoda). Среди Hexapoda остатки анаморфоза сохраняются только у протур (Protura).

В процессе эволюции Arthropoda во всех таксонах параллельно и независимо происходило подавление анаморфоза: из яиц начинают вылупляться особи с полным набором сегментов. Но это вовсе не означает, что развитие становится прямым, ибо у большинства форм молодые особи морфологически и экологически заметно отличаются от взрослых организмов.

Особенно наглядно это проявляется у насекомых с полным превращением (Holometabola). Для превращения ползающей по растениям или живущей в грунте гусеницы во взрослое, летающее насекомое, питающееся нектаром цветов, необходима полная перестройка организма (полный метаморфоз). Этот тип метаморфоза, несомненно, имеет вторичную природу. Его появление скорее всего было вызвано экологическими причинами (необходимостью разведения молоди и имаго по разным субнишам для снижения конкуренции), но в любом случае это *не* прямое развитие (см. также гл. 4).

[44] Это утверждение плохо согласуется с тем, что было написано по поводу нервной системы тихоходок в гл. 15. Авторы подчеркивают, что лишь некоторые специалисты гомологизируют супраэзофагальные ганглии с принадлежащими им дорсолатеральными долями с синцеребрумом настоящих членистоногих. Здесь же эта трактовка преподносится как доказанный факт.

В действительности такая трактовка далеко не бесспорна. У тихоходок ганглиозное кольцо, окружающее буккальную трубку, соединено с первым ганглием брюшной нервной цепочки обычными окологлоточными коннективами, которые имеются в любых нервных системах этого типа. Именно вдоль них, как считается, произошло перемещение ганглиев первого посторального сегмента вперед и включение их в состав мозга в качестве тритоцеребрума. В этом отношении тихоходки

http://jurassic.ru/

ничем не отличаются от других метамерных животных.

Своеобразие же нервной системы тихоходок состоит в том, что помимо обычных окологлоточных коннективов у них есть еще два *дополнительных коннектива*, которые соединяют дорсолатеральные доли супраэзофагального ганглия с первым ганглием брюшной нервной цепочки. Однако именно это обстоятельство затрудняет идентификацию долей с тритоцеребрумом, ибо последний всегда связан только с окологлоточными коннективами.

[45] Подрисуночная подпись содержит ряд положений, которые противоречат основному тексту главы и рис. 16.3. Речь, прежде всего, идет о сегментарном составе головы представителей разных таксонов членистоногих. Соответствующие пояснения частично уже были сделаны ранее. Дополнительные комментарии будут даны при описании конкретных таксонов.

Кроме того, из предлагаемой филогенетической схемы выпали трилобиты, что делает ее явно неполной.

http://jurassic.ru/

ГЛАВА
17

TRILOBITOMORPHA[sP]

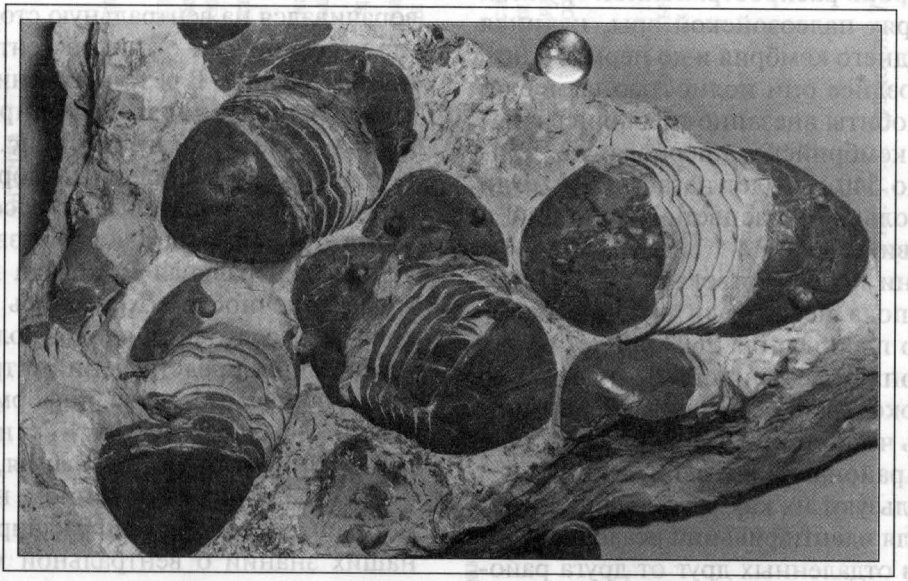
ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

РАЗВИТИЕ

ЭКОЛОГИЯ

РАЗНООБРАЗИЕ ТРИЛОБИТОВ

ФИЛОГЕНИЯ ТРИЛОБИТОВ



http://jurassic.ru/

Ископаемые членистоногие впервые появились в кембрийском периоде наряду с большинством других современных типов беспозвоночных.

Самые первые, самые широко распространенные, самые многочисленные и наиболее изученные из них — это трилобиты (Trilobitomorpha), их ближайшими ныне живущими родственниками, вероятно, являются хелицеровые.

Трилобиты монофилетичны, и их план строения, в том числе наличие экзоскелета, сегментация, присутствие на всех сегментах парных придатков, наличие сложных глаз, соответствует тому плану строения, которым, как можно ожидать, должны были бы обладать первые членистоногие (рис. 17.1, *А*).

Трилобиты были многочисленной и широко распространенной группой в морях палеозойской эры, начиная с позднего кембрия и до перми, однако позднее они полностью вымерли. Трилобиты внезапно появились в начале кембрийского периода, т.е. примерно 540 млн лет назад, и достигли наибольшего расцвета в кембрии и ордовике.

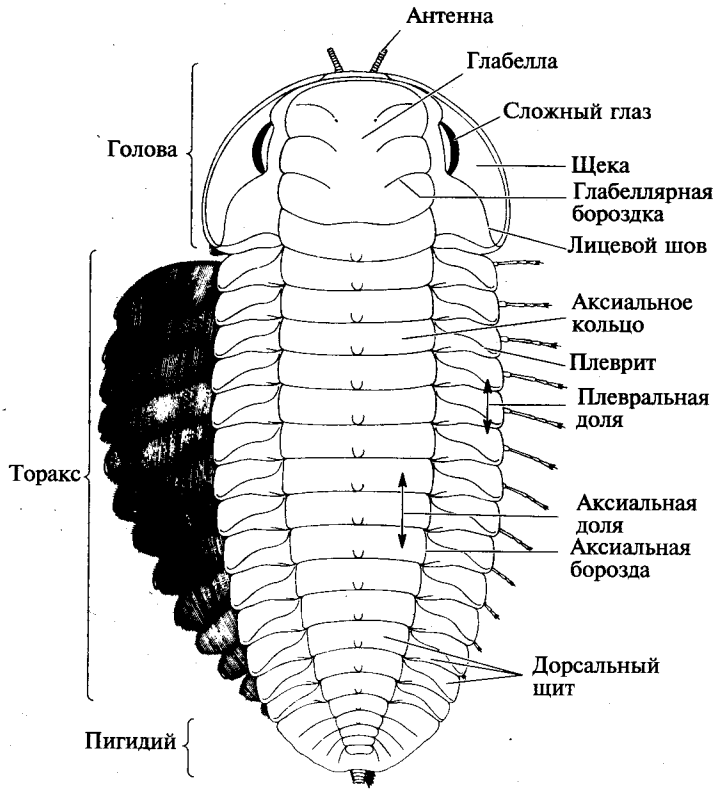
Они просуществовали ок. 300 млн лет, пока не исчезли в конце пермского периода, ок. 260 млн лет назад. Ископаемые трилобиты настолько широко распространены, а их виды столь четко приурочены к определенным районам и времени, что геологи используют их как руководящие формы для идентификации осадочных пород в отдаленных друг от друга районах и создания стратиграфической шкалы.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

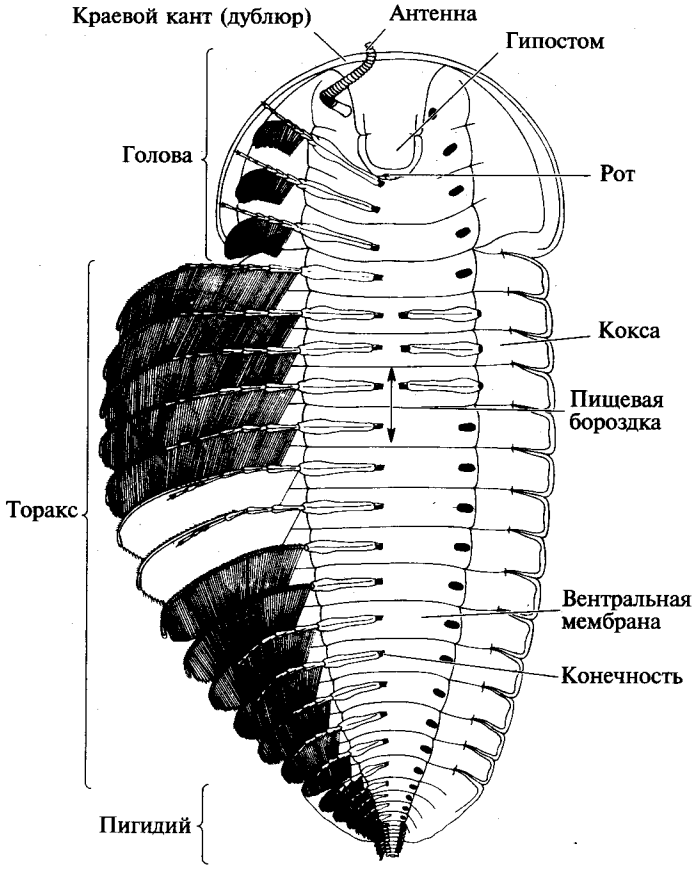
Длина большинства трилобитов варьировала от 3 до 10 см, хотя некоторые планктонные виды были размером всего 0,5 мм, а длина самого крупного *Isotelius* составляла 70 см. Экзоскелет трилобитов отличался от экзоскелета других артропод тем, что был преимущественно минеральным, а не органическим. Он состоял главным образом из кальцита — особой формы карбоната кальция. Возможно, именно это обстоятельство во многом и определило эволюционный успех трилобитов.

Экзоскелет включал толстый, сильно обызвествленный **дорсальный щит** (рис. 17.1, *А*) и тонкую необызвествленную **вентральную мембрану** (рис. 17.2, *А*), покрывавшие соответственно спинную и брюшную поверхности. По краям тела толстый дорсальный щит подворачивался на вентральную сторону, где и соединялся с тонкой вентральной мембраной. В результате снизу по краю тела располагался широкий плоский кант, или **дублюр** (рис. 17.3; 17.5, *В*). Обызвествленный дорсальный щит легко подвергался фоссилизации, тогда как мягкая необызвествленная вентральная мембрана и нежные конечности сохранялись в ископаемом состоянии плохо. Большая часть наших представлений о трилобитах основывается на информации об их дорсальных щитах. Тем не менее современные исследования, проведенные с использованием новых методов, способствовали расширению наших знаний о вентральной мембране, конечностях и даже внутренних органах.

http://jurassic.ru/



А



Б

Рис. 17.1. Трилобит *Triarthrus eatoni* из таксона Ptychopariida:

А — дорсальный щит, вид со спинной стороны, лицевой шов гонатопарический; *Б* — вид с брюшной стороны (из *Cisne J.L. 1975. Anatomy of* Triarthrus *and the relationships of the Trilobita. Fossils and Strata. 4: 45—63* (*Figs. 1 and 2*), *reproduced from Fossils and Strata www. tandf. no/fossils* с разрешения *Taylor and Francis AS*)

http://palaeo.ru

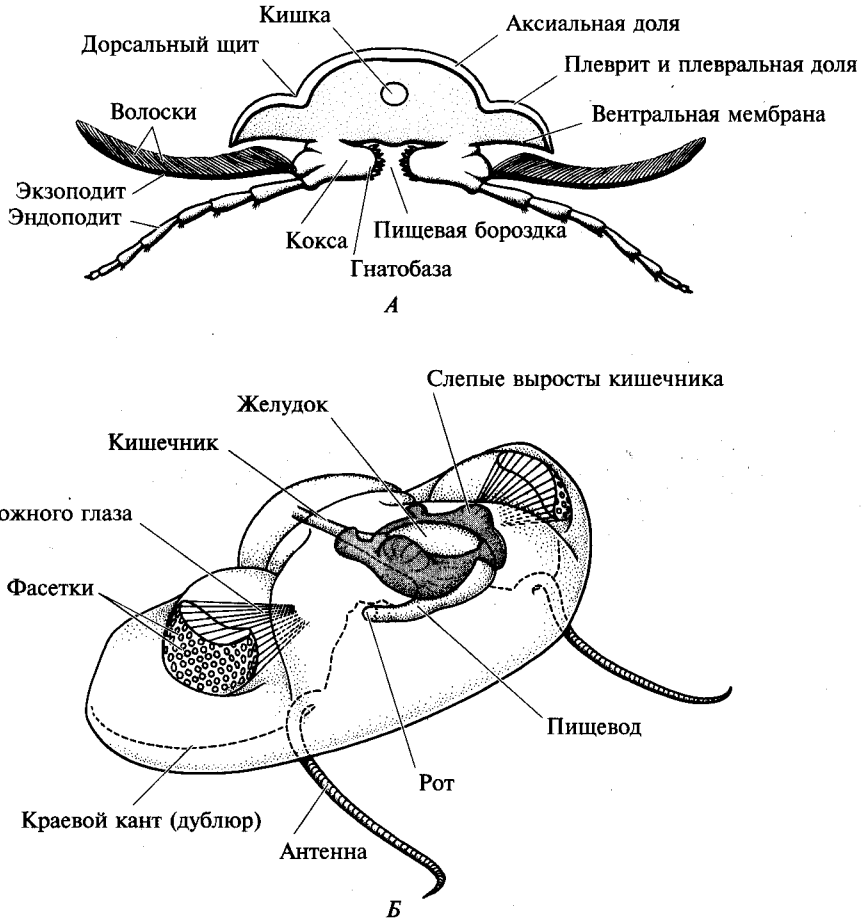


Рис. 17.2. Поперечный срез через торакс *Triarthrus eatoni* (*А*) и прозрачная реконструкция головы *Phacops* (*Б*).

В шизохроальных глазах фасетки широко расставлены (*А* — из *Müller K.J. and Walossek D. 1987. Morphology, ontogeny, and life habit of* Agnosthus pisiformis *from Upper Cambrian of Sweden. Foss. Strata 19: 1—124*, по *Cisne J.L. 1975. Anatomy of* Triarthrus *and the relationships of the Trilobita. Foss. Strata 4: 45—63*, с изменениями; *Б* — из *Stürmer W. and Bergström J. 1973. New discoveries on trilobites by X-rays. Paläont. 2. 47: 104—141*)

Тело типичного трилобита было уплощено в дорсовентральном направлении (см. рис. 17.2, *А*), особенно по бокам, и имело овальные очертания (см. рис. 17.1, *А*). В продольном направлении оно было разделено на три тагмы: переднюю — голову, среднюю — торакс и заднюю — пигидий[1]. Торакс и пигидий вместе образуют туловище. Кроме того, пара продольных параллельных борозд (**аксиальные борозды**) делит тело в продольном направлении на три прилежащие друг к другу части, или **доли**. Между аксиальными бороздами тянется более выпуклая срединная **аксиальная доля**, или ось[2], по бокам от которой лежат **плевральные доли** (см. рис. 17.1, *А*; 17.2, *А*). Отсюда и возникло название «трилобит», т. е животное, тело которого состоит из

http://jurassic.ru/

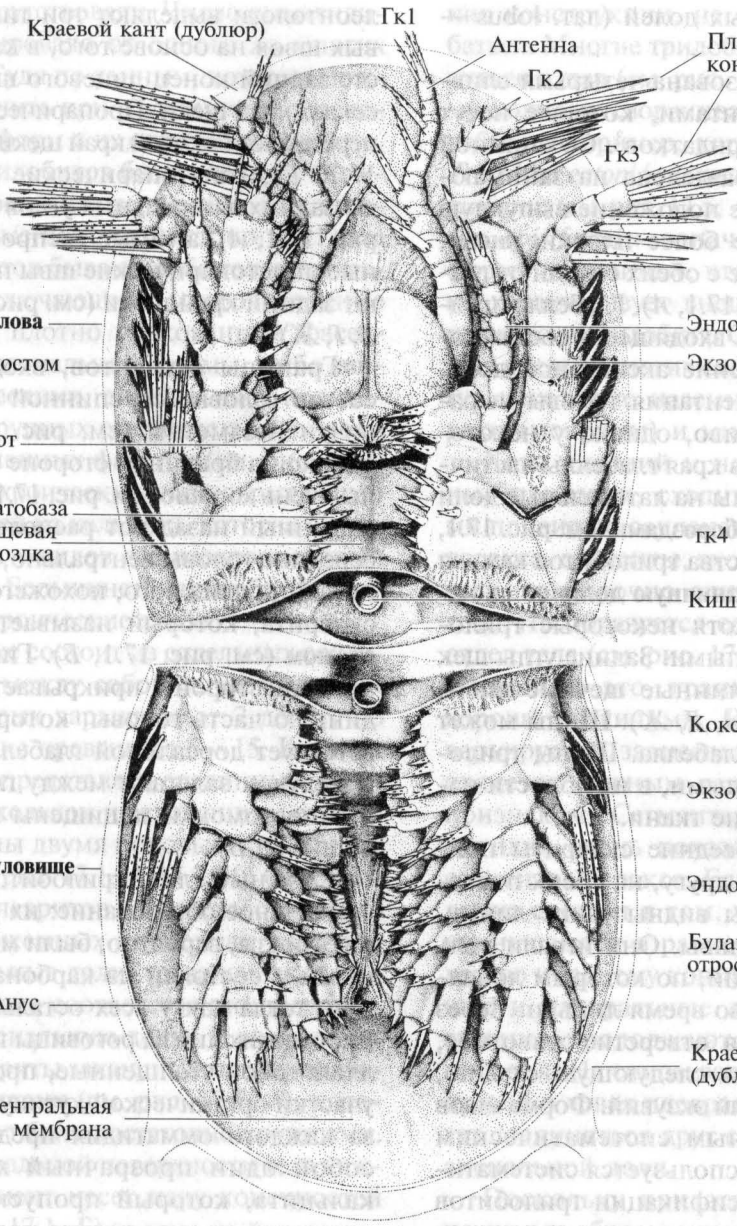


Рис. 17.3. Личинка мераспис (поздний возраст) трилобита *Agnosthus pisiformis*, вид с брюшной стороны.

На рисунке голова и туловище отделены друг от друга по месту их сочленения. Эндоподит четвертого левого головного придатка (четвертой левой головной конечности, гк), эндоподит и булава первой правой туловищной конечности (тк) удалены, что открывает лежащие под ними структуры. Кишка перерезана в области торакса. Объяснения сокращений приведены в описании рис. 17.5 (из *Müller K.J. and Walossek D. 1987. Morphology, ontogeny, and life habit of* Agnostus pisiformis *from the Upper Cambrian of Sweden. Foss. Strata 10: 1—124* (*Fig. 4*), *reproduced from Fossils and Strata www.tandf.no/fossils* с разрешения *Taylor u Francis AS*)

http://jurassic.ru/

трех продольных долей (лат. lobus — доля).

Голова образована четырьмя слившимися сегментами, которые несут четыре пары придатков[3]. Со спинной стороны она разделена на занимающую срединное положение выпуклую **глабеллу** и две более плоские **щеки**, расположенные с обеих сторон от глабеллы (см. рис. 17.1, *А*). Глабелла представляет собой входящее в состав головы продолжение аксиальной доли. Исходная сегментация головы выражена неотчетливо, однако у некоторых трилобитов края глабеллы частично подразделены на латеральные доли **глабеллярными бороздами** (см. рис. 17.1, *А*)[4]. У большинства трилобитов каждая щека несет **глазничную долю** со сложным глазом, хотя некоторые трилобиты были слепыми. Задние углы щек вытянуты в длинные **щечные шипы** (см. рис. 17.7, *А*, *Д*, *Ж*). Шипы может нести и сама глабелла. Шипы трилобитов были полыми, в их полости находились мягкие ткани.

Там, где соседние склериты примыкают друг к другу, на обеих поверхностях головы видны узкие линии, или головные швы. Они играли роль линочных линий, по которым лопался экзоскелет во время линьки. Через образовавшееся отверстие животное, перешедшее на следующую стадию, покидало старый экзувий. Форма швов является важным систематическим признаком и используется систематиками для классификации трилобитов и выделения главных эволюционных ветвей в группе. Из всех головных швов самыми важными для систематики являются **лицевые швы** (см. рис. 17.1, *А*). Каждый из них тянется в более или менее продольном направлении по спинной стороне головы и, пересекая глазничную долю, делит щеки на латеральные и медиальные участки. Палеонтологи выделяют три типа лицевых швов на основе того, в каком месте задний конец лицевого шва пересекает край щеки. Пропарические швы пересекают боковой край щеки (см. рис. 17.7, *Е*), гонатопарические достигают задних латеральных углов щек (см. рис. 17.1, *А*), а самые распространенные опистопарические швы пересекают задний край щеки (см. рис. 17.7, *А*, *В*, *Г*, *Ж*)[5].

Границы сегментов, входящих в состав головы, со спинной стороны почти незаметны (см. рис. 17.1, *А*), однако на брюшной стороне они видны очень хорошо (см. рис. 17.1, *Б*). Обращенный назад рот расположен посередине головы вентрально, сразу же позади подвижного, похожего на губу склерита, который называется **гипостомом** (см. рис. 17.1, *Б*). Гипостом с нижней стороны прикрывает ту срединную часть головы, которая соответствует дорсальной глабелле. Мозг и желудок залегают между глабеллой и гипостомом и защищены ими (см. рис. 17.2, *Б*).

Сложные глаза трилобитов — это уникальное образование: их роговичные линзы, вероятно, были минеральными и состояли из карбоната кальция, тогда как у всех остальных членистоногих линзы роговицы представляют собой утолщенные, прозрачные участки органической кутикулы. Линза каждого омматидия представляла собой один прозрачный кристалл кальцита, который пропускал свет, падавший на него только под определенным углом. Свет проходил вдоль длинной оси кристалла и попадал на фоторецепторы, расположенные непосредственно под ним. Виды, обитавшие на хорошо освещенном мелководье, имели и хорошо развитые глаза, тогда как у глубоководных видов глаза были сильно редуцированы или во-

http://jurassic.ru/

обще отсутствовали. Число омматидиев варьировало от одного до многих тысяч. Судя по данным, которые можно получить при изучении линз ископаемых форм и их оптических свойств, глаза трилобитов были столь же сложно устроены и совершенны, как и глаза современных членистоногих. Глаза трилобитов бывают либо **голохроическими**, включающими многочисленные мелкие, плотно упакованные фасетки гексагональной формы, либо **шизохроическими**, с небольшим количеством крупных сферических, широко расставленных фасеток (см. рис. 17.2, *Б*). Голохроический глаз покрыт общей роговицей из кальцита, которая отсутствовала у видов с шизохроическими глазами. Большинство трилобитов имеет голохроические глаза.

Торакс состоит из отдельных сочлененных между собой сегментов, число которых варьирует от 2 до 61, но обычно не превышает 6—15. Каждый сегмент представлен срединным **аксиальным кольцом** и отходящими от него в стороны двумя боковыми плевритами[6] (см. рис. 17.1, *А*; 17.2, *А*). Совокупность плевритов на последовательно расположенных сегментах образует плевральные доли, тогда как аксиальные кольца соответственно представляют аксиальную долю. У многих видов плевриты заканчиваются **плевральными шипами** (см. рис. 17.7, *В*), которые могут быть достаточно крупными. На вентральной поверхности тела каждый сегмент несет пару конечностей (см. рис. 17.1, *Б*).

Последовательно расположенные сегменты сочленяются друг с другом с помощью гибких сочленовных мембран; они позволяли трилобитам в той или иной степени сгибаться на брюшную сторону. Единственный гибкий отдел тела — торакс, тогда как голова и пигидий представляют собой жесткие конструкции, не способные сгибаться. Многие трилобиты могли **свернуться в шар** (см. рис. 17.5, *А*). К такому полному сворачиванию были способны, например, хорошо известные *Triarthrus eatoni* (см. рис. 17.1) и *Agnostus pisiformis* (см. рис. 17.5, *А*). Видовой эпитет «*pisiformis*» означает «имеющий форму горошины», что довольно точно характеризует внешний вид свернувшегося трилобита. Среди современных членистоногих сворачиваться могут некоторые наземные равноногие раки (мокрицы) и многоножки.

Хотя пигидий и несет сегментарные придатки, сходные с придатками подвижно сочлененных сегментов торакса, сегменты, входящие в его состав, так прочно слиты друг с другом, что образуется единый жесткий отдел тела (см. рис. 17.1; 17.5, *В*). Несмотря на это, границы сегментов хорошо различимы. Размер пигидия варьирует в зависимости от вида и является важным таксономическим признаком. Сегментарные придатки пигидия очень похожи на придатки сегментов торакса. Единственное отличие состоит в том, что они сильно уменьшаются в размерах по направлению к заднему концу тела. Аксиальные и плевральные доли непосредственно продолжаются и в составе пигидия. На самом заднем конце тела правая и левая плевральные доли могут соединяться друг с другом позади аксиальной доли.

Поскольку придатки были очень нежными образованиями, в большинстве случаев они плохо сохранились у ископаемых трилобитов. Вплоть до настоящего времени их строение было изучено крайне неполно. Во всем мире существует всего около 20 мест, где можно найти трилобитов с сохранившимися сегментарными придатками. В настоящее время придатки некото-

http://jurassic.ru/

рых видов, найденных в этих местах, в том числе *Agnostus*, *Olenoides*, *Phacops* и *Triarthrus*, хорошо изучены благодаря использованию рентгеноскопии и нового метода кислотного травления, а также находкам ископаемых остатков трилобитов, подвергшихся окремнению или пиритизации. При определенных обстоятельствах в условиях отсутствия кислорода в результате жизнедеятельности сернистых бактерий на поверхности мертвого трилобита откладывался сульфид железа (FeS_2, пирит), что обеспечивало хорошую сохранность самых тонких деталей строения их мягких частей и придатков. Подвергшиеся пиритизации ископаемые остатки особенно хорошо поддаются рентгеноскопическим исследованиям. Окаменелости, в которых исходный кальцитовый экзоскелет был замещен кремнием, можно изучать, растворяя окружающую известковую породу слабой уксусной кислотой[7].

Сегментарные придатки у трилобитов прикреплены к вентральной мембране. К ним относятся передняя пара антенн и следующий за ней ряд парных придатков, расположенных строго посегментно по всей длине тела от головы до конца пигидия[8]. За исключением антенн, придатки трилобитов более или менее гомономны и не проявляют какой-либо специализации в разных отделах тела (см. рис. 17.1, *Б*), хотя первые две пары придатков, следующие непосредственно за антеннами, немного отличаются от остальных.

Одноветвистые антенны, принадлежащие первому сегменту головы, прикрепляются рядом с гипостомом. Они характеризуются значительной длиной, нитевидны и состоят из большого числа коротких члеников. Считается (хотя это и нельзя подтвердить), что у большинства видов антенны обладали механо- и хемочувствительностью. Все последующие парные постантеннальные придатки двуветвисты. Каждый из них состоит из проксимальной коксы и двух ветвей. Кокса прикреплена к вентральной мембране и несет латеральный экзоподит и медиальный эндоподит[9]. Эндоподит обычно состоит из 6 цилиндрических члеников и дистальной клешни (см. рис. 17.2, *А*; 17.3). Эндоподиты очень похожи на ходные ноги многих других членистоногих, поэтому считается, что они преимущественно использовались для передвижения по субстрату (хождения). Напротив, строение экзоподита сильно варьирует у представителей разных таксонов, но чаще всего он несет тесно расположенные филаменты или уплощенные шипы, что придает ему перистую или листовидную форму (см. рис. 17.2, *А*). Обычно эта ветвь короткая и целиком помещается под плевритом, но у *Triarthrus* она намного длиннее. У представителей рода *Agnostus* она несет крупные булавовидные выросты (см. рис. 17.3). Возможно, экзоподиты использовались для плавания, участвовали в газообмене и создании токов воды, несших кислород и пищу, с их помощью трилобиты манипулировали пищей, рылись в грунте или фильтровали воду. Не исключено, что экзоподиты служили еще и субстратом для хемосинтетических бактерий.

Несущий зубцы или шипы медиальный край коксы преобразуется в так называемую **гнатобазу** (см. рис. 17.2, *А*; 17.3). Обращенные навстречу друг другу гнатобазы двух продольных, тянущихся параллельно средней линии тела рядов кокс формируют пищевую бороздку (см. рис. 17.1, *Б*; 17.2, *А*). В процессе питания трилобита пищевые частицы поступают в пищевую бороздку в результате движений, совер-

http://jurassic.ru/

шаемых ветвями конечностей. Одновременно с этим коксы перемещаются относительно друг друга так, что их гнатобазы, несущие щетинки или зубцы, измельчают пищу и проталкивают ее вперед по пищевой бороздке к ротовому отверстию. Последнее обращено назад и открывается на переднем конце пищевой бороздки (см. рис. 17.1, *Б*; 17.3, 17.5, *Б*; 19.4), где в него попадает поступающая сюда пища.

Придатки, располагающиеся позади антенн, могут различаться по строению, причем у некоторых трилобитов эти различия выражены очень отчетливо. В последнем случае придатки представлены двумя морфологическими типами. Заметно выделяются вторая и третья пары конечностей головы, которые сходны между собой и существенно отличаются от всех остальных придатков, включая и четвертую пару головных конечностей. У *Triarthrus* (см. рис. 17.1, *Б*) эти различия не очень заметны, тогда как у *Agnosthus* они выражены очень отчетливо (см. рис. 17.3). У последнего вида головные придатки второй и третьей пар имеют большие экзоподиты и рудиментарные или просто маленькие эндоподиты, тогда как все остальные конечности, наоборот, имеют большие эндоподиты и маленькие экзоподиты. Первые три пары придатков — одноветвистые антенны и двуветвистые конечности второй и третьей пар — похожи на придатки науплиуса, личиночной стадии ракообразных, которые также представлены одноветвистыми антеннами I, двуветвистыми антеннами II и двуветвистыми мандибулами, что наводит на мысль о гомологии этих придатков[10].

Газообмен у трилобитов изучен плохо. У форм небольших размеров специальные участки поверхности тела для осуществления газообмена, скорее всего, отсутствовали. Газообмен, по-видимому, происходил через любые проницаемые для газов участки экзоскелета, и в первую очередь через тонкостенную необызвествленную вентральную мембрану. У более крупных трилобитов увеличение дыхательной поверхности происходит, возможно, за счет сильно развитых нитевидных экзоподитов конечностей (см. рис. 17.2). У *Agnosthus*, напротив, для дыхания, вероятно, использовались булавовидные выросты на эндоподитах, которые, как считается, имели мягкую, проницаемую для газа кутикулу (см. рис. 17.3).

То немногое, что мы знаем о внутреннем строении трилобитов, основано на данных, полученных в результате рентгенографических исследований экземпляров, подвергшихся пиритизации. Пищеварительный тракт имеет форму буквы J, а желудок или зоб помещались в головном отделе между гипостомом и глабеллой (см. рис. 17.2, *Б*). Кишка тянется назад вдоль аксиальной доли и заканчивается анусом, который располагается медианно на вентральной стороне пигидия. В голове также располагаются ветвящиеся структуры, они продолжаются в щеки и, вероятно, представляют собой пищеварительные железы. Предположительно, в аксиальной доле находится гемоцель и залегает нервная система, а в голове — мозг.

РАЗВИТИЕ

О размножении трилобитов практически ничего не известно, хотя предполагают, что они были раздельнополыми животными. Половой диморфизм отсутствует, морфологически выраженные гениталии отсутствуют, что делает невозможным определение

http://jurassic.ru/

пола. Вероятно, оплодотворение было наружным: самцы оплодотворяли отложенные самкой яйца во внешней среде, как это в настоящее время происходит у мечехвостов *Limulus*. Возможно, что самки некоторых видов вынашивали яйца.

В развитии трилобитов хорошо выражены три личиночные и одна взрослая стадии, причем каждая личиночная и, возможно, взрослая стадии в свою очередь включали несколько возрастов, разделенных линьками. При каждой линьке к телу трилобита добавлялись дополнительные сегменты и придатки. Самая первая личиночная стадия, **протаспис**, представляла собой маленький организм (примерно 1 мм), еще лишенный конечностей (рис. 17.4, *А*). Дорсальный щит протаспида состоял из одной пластинки и не был подразделен на тагмы[11]. У некоторых видов из яйца выходил протаспис, однако у других эта стадия была подавлена и яйцо покидал организм, находящийся на более позднем этапе развития.

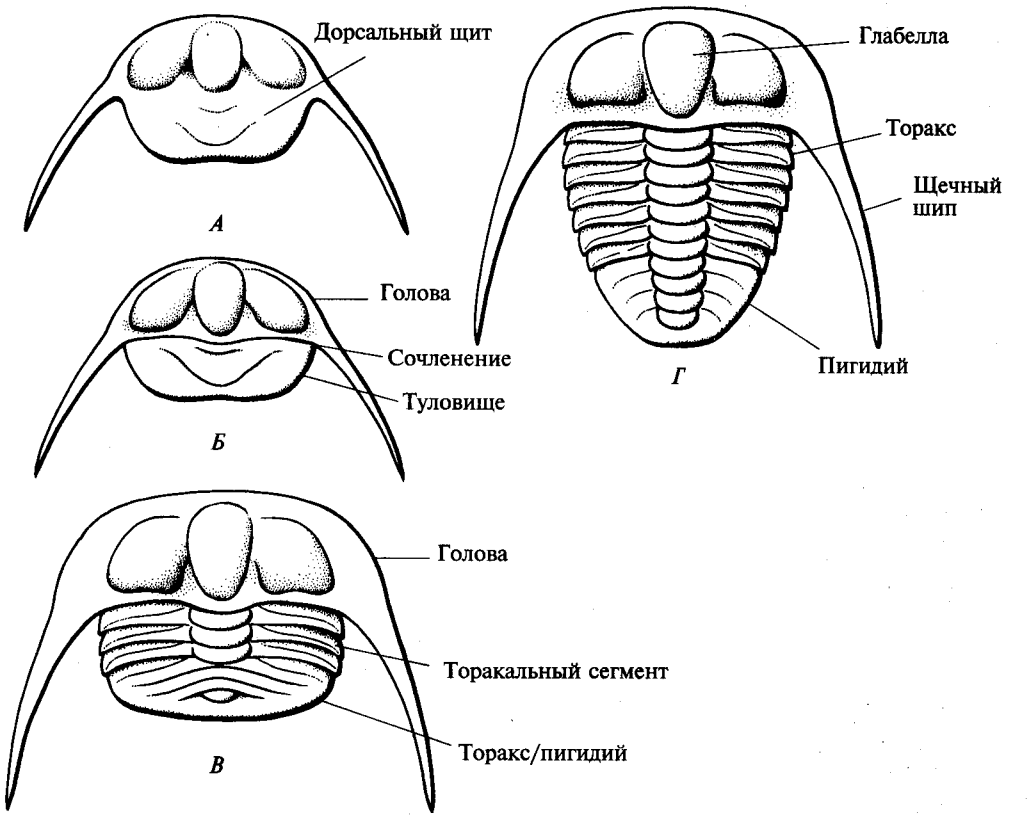


Рис. 17.4. Четыре личиночных возраста развивающегося трилобита (обобщенная схема):

А — протаспис, дорсальный щит не разделен; *Б* — личиночная стадия мераспис, первый возраст; сегменты торакса отсутствуют, дорсальный щит разделен на голову и туловище, которые соединены с помощью сочленения; *В* — личиночная стадия мераспис, более поздний возраст, сформированы три торакальных сегмента; *Г* — личинка голаспис, торакас, состоящий из семи сегментов, полностью сформирован. Развивающийся пигидий включает еще лишь четыре сегмента. В процессе последующих линек голаспида завершится формирование пигидия и увеличатся размеры тела

http://jurassic.ru/

По-видимому, протасписы большинства трилобитов вели планктонный образ жизни и играли роль основной расселительной личинки в жизненном цикле. Следующая за протасписом стадия получила название **мераспис**. У мерасписа появлялось подвижное сочленение между головой и туловищем (рис. 17.4, *Б*). На этой стадии личинка также претерпевала ряд последовательных линек, в ходе которых формировались новые конечности и постепенно добавлялись грудные сегменты (по одному за линьку), и последовательно они отделялись от пигидия (рис. 17.4, *В*). Когда число торакальных сегментов достигает величины, характерной для взрослой особи, начинается стадия **голаспида** (рис. 17.4, *Г*). Однако пигидий у голаспидов еще не был полностью сформирован. В процессе последующих линек добавляются недостающие пигидиальные сегменты и их конечности. Осуществляется и общий рост животного. Конец личиночного развития знаменуется завершением формирования всех сегментов пигидия и достижением размеров, свойственных взрослому организму.

Непосредственно после очередной линьки новый экзоскелет остается тонким и не минерализованным. Большая часть или весь кальцит сохраняется в экзувии и, таким образом, оказывается потерянным для организма. Для его полного восстановления необходимо время. По-видимому, трилобиты не могли в процессе подготовки к линьке реабсорбировать ценные вещества из старого экзоскелета, и, пока не завершалась минерализация нового скелета, животное оставалось уязвимым.

Иногда находят взрослых трилобитов, у которых на спинном щите поселились другие животные. Чаще всего это брахиоподы (плеченогие). По-видимому, взрослые особи не линяли или линяли так редко, что эпизойные организмы успевали осесть на них и вырасти.

ЭКОЛОГИЯ

Трилобиты были исключительно морскими организмами, и большинство из них обитало в прибрежной зоне, на мелководье. Различия в размерах и форме тела, расположении шипов, строении конечностей, головы и пигидия, а также в размерах и расположении глаз указывают на то, что трилобиты освоили очень разные места обитания. Предполагают, что в основном это были эпибентосные животные, которые ползали по поверхности донных осадков с помощью приспособленных для ходьбы эндоподитов конечностей. Однако наряду с ними существовали формы, которые, по-видимому, вели планктонный или пелагический образ жизни, зарывались в субстрат и даже поселялись на больших глубинах.

Хотя большинство трилобитов использовало в пищу органические частицы (живые или мертвые), которые поступали в вентральную пищевую бороздку, как это было описано ранее, некоторые из них были настоящими хищниками. Другие (например, *Trinucleus*), возможно, были фильтраторами, использовавшими вогнутость на нижней поверхности своей расширенной головы как фильтрационную камеру. Возможно, у некоторых трилобитов в тканях поселялись хемоавтотрофные бактерии, как это имеет место у ряда современных двустворчатых моллюсков и у обитающих в глубоководных гидротермалях вестиментифер (см. гл. 13. — *Примеч. ред.*). Трилобиты,

http://jurassic.ru/

подобные *Triarthrus*, и родственные им виды обитали на линии раздела воды, содержащей минимум кислорода и донных отложений, полностью лишенных кислорода, но содержащих много сульфидов. Можно предположить, что в таком лишенном ресурсов местообитании *Triarthrus* мог существовать только за счет популяции сернистых бактерий, поселявшихся на поверхности его тела или на экзоподитах конечностей. Хемосинтезирующие бактерии, по-видимому, окисляли сульфиды, а освобождающуюся в результате химических превращений энергию использовали для восстановления углерода и синтеза органических соединений. Последние, возможно, могли использоваться и трилобитами. Было высказано предположение, что именно этим обстоятельством можно объяснить, почему размеры экзоподитов конечностей *Triarthrus* намного превышают размеры экзоподитов других трилобитов.

Трилобиты, возможно, служили добычей для других палеозойских членистоногих, в том числе и для *Anomalocaris*. Эти животные, по всей видимости, относившиеся к членистоногим, были гигантскими хищниками в кембрии. Они достигали 50 см и были одними из самых крупных животных того времени[12]. Головоногие моллюски, а позднее и рыбы, вероятно, питались трилобитами. Можно предположить, что с течением времени давление со стороны хищников усиливалось, тем более что появлялись новые формы, в том числе челюстные рыбы. Хищники становились все более крупными, а число их росло. Наблюдающееся на протяжении палеозоя увеличение толщины кальцинированного экзоскелета трилобитов, вероятно, можно рассматривать как результат усиливавшегося пресса хищников. Появление шипов также способствовало защите трилобитов, а некоторые виды могли использовать в целях маскировки «покров» из организмов-обрастателей. Способность сворачиваться или зарываться в грунт можно рассматривать как дополнительные адаптации, помогавшие избегать контакта с хищниками.

Последние успехи в изучении конечностей и вентральной мембраны нескольких видов трилобитов способствовали появлению новых гипотез относительно их экологии и естественной истории. Хотя *Agnosthus pisiformis* и не был «типичным» трилобитом, мы знаем о его строении больше, чем о строении любого другого вида. Уровень этих знаний таков, что позволяет вполне обоснованно реконструировать многие детали биологии этого вида.

В полностью расправленном состоянии они достигали в длину 6 мм и были похожи на экземпляр, изображенный на рис. 17.7, *Б*. Взрослые особи имели большую голову и пигидий, соединенные коротким торакальным отделом, состоявшим только из двух сегментов. Главное подвижное сочленение располагалось между головой и первым грудным сегментом. *Agnosthus pisiformis* были способны полностью сворачиваться, принимая при этом форму неправильного шара диаметром примерно 3 мм. В таком виде трилобит немного напоминает двустворчатого моллюска. Если и дальше следовать аналогии с двустворчатыми моллюсками, то голову можно сравнить с одной створкой, пигидий — с другой, а грудной отдел — с местом их сочленения (лигаментом). Правда, в этом случае створки занимают иное положение: одна из них была бы передней, вторая — задней, а не правой и левой, как у настоящего моллюска. При

http://jurassic.ru/

всей условности подобная аналогия, тем не менее, достаточно полезна.

Голова и пигидий («створки») полукруглые и соответствуют друг другу по форме и размерам (см. рис. 17.3), так что у свернувшегося животного их дублюры плотно прилегают друг к другу (рис. 17.5, *А*). Обе тагмы имеют вогнутые вентральные поверхности, и когда животное складывается, возникает

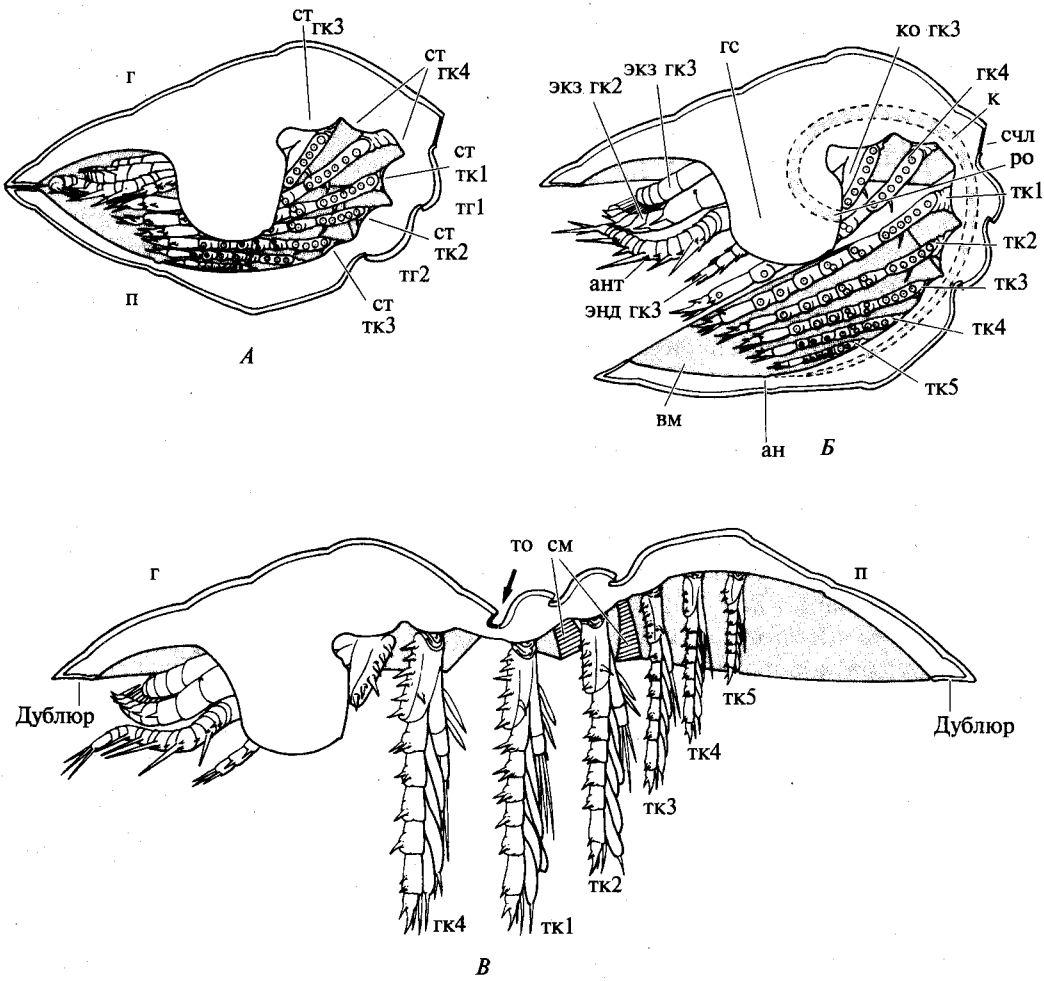


Рис. 17.5. Разные положения трилобита *Agnosthus pisiformis*:

А — полностью свернувшийся трилобит, все конечности скрыты; *Б* — частично свернувшийся трилобит, наиболее вероятное естественное положение животного; *В* — полностью расправленный трилобит, голова находится слева. *Сокращения*, принятые на рис. 17.3, 17.5 и 17.6: ан — анус; ант — антенна, вм — вентральная мембрана; г — голова; гк — конечность головы; гс — гипостом; к — кишка; ко — кокса; п — пигидий; ро — ротовое отверстие; см — сочленовная мембрана; ст — стернит; счл — сочленение между головой и тораксом; тг — тергиты; тк — туловищная конечность; то — торакс; экз — экзоподит; энд — эндоподит. Обратите внимание на расположенный на гипостоме и обращенный назад рот. Стрелкой помечено место соединения головы и туловища (из *Müller K.J. and Walossek D. 1987. Morphology, ontogeny, and life habit of* Agnosthus pisiformis *from the Upper Cambrian of Sweden. Foss. Strata 10: 1—124* [*Fig. 25*], *reproduced from Fossils and Strata www.tandf.no/fossils*, с разрешения *Taylor u Fancis AS*)

http://jurassic.ru/

изолированная полость, в которой оказываются заключенными все придатки и крупный гипостом[13]. Есть основания думать, что в **естественном положении** (типичная поза и ориентировка тела в пространстве, которые характерны для каждого конкретного вида) *Agnosthus*, вероятно, слегка разгибался, «створки» приоткрывались, и появлялся доступ в изолированную до этого момента полость (рис. 17.5, *Б*). Маловероятно, чтобы *Agnosthus* мог плавать, питаться или передвигаться по субстрату в полностью расправленном состоянии (рис. 17.5, *В*). Столь же очевидно, что он не мог этого делать и в полностью свернутом состоянии.

Голова *Agnosthus* несет четыре пары придатков — антенны, и три пары конечностей, расположенных позади антенн, туловищный отдел снабжен пятью парами туловищных конечностей — две пары относятся к тораксу и три — к пигидию. Все придатки, за исключением антенн, двуветвисты. Ветви несут разнообразные щетинки, шипы и булавовидные выросты, функциональное назначение которых до конца не выяснено. Короткие и толстые антенны, а не нитевидные, как у *Triathrus* и других трилобитов, вероятно, не использовались в качестве органов чувств. Головные конечности второй пары несут рудиментарные эндоподиты и мощные, хорошо развитые экзоподиты (см. рис. 17.3). Коксы всех придатков, за исключением антенн, вооружены мощными, направленными к средней линии тела шипами и преобразованы в гнатобазы, обращенные навстречу друг другу поперек тянущейся в продольном направлении пищевой бороздки. В естественном положении все придатки были вытянуты в сторону щели между «створками» (см. рис. 17.5, *Б*).

Экзоподиты головных придатков, образующих вторую и третью пары, несут длинные, вероятно, плавательные щетинки (см. рис. 17.3) и напоминают плавательные конечности некоторых ракообразных. Придатки *Agnosthus*, по-видимому, не были приспособлены для движения по поверхности субстрата (см. рис. 17.5, *В*). Эти наблюдения позволяют предположить, что *Agnosthus* мог плавать, находясь в частично согнутом положении. Он мог быть эпибентосным организмом, который, возможно, обитал на дне моря, в самом верхнем, подвижном слое илистых осадков и лишь периодически всплывал в толщу воды. Но он мог и постоянно обитать в планктоне, проводя все время в воде. Существует мнение, что своим внешним видом он имитировал донную гальку. Другие авторы считают, что *Agnosthus* поселялся на прикрепленных или плавающих водорослях.

Возможно, *Agnosthus* питался, находясь в частично согнутом положении. С одной стороны, его конечности не очень пригодны для фильтрации, у него отсутствуют специализированные сита и фильтрационные камеры, столь характерные для фильтраторов ракообразных (см. рис. 19.12). С другой стороны, создается впечатление, что антенны этих трилобитов действительно приспособлены к захвату пищевых частиц, оказавшихся в области щели, и их передаче на эндоподиты задних туловищных конечностей (рис. 17.6), оттуда пища могла перемещаться к коксам. Благодаря ритмичным движениям конечностей коксы проталкивают пищу по пищевой бороздке вперед, к гипостому. Рот, возможно, приспособленный для засасывания, располагается на заднем конце гипостома и обращен назад. В него поступает пища, передаваемая кок-

http://jurassic.ru/

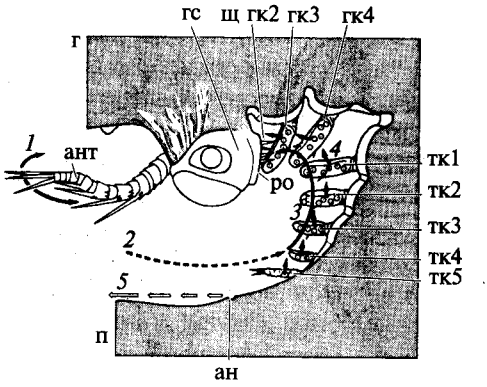


Рис. 17.6. Брюшная поверхность частично развернувшегося трилобита *Agnosthus* (схема).

Показан возможный путь поступления пищи: *1* — движение антенн; *2* — ток воды, несущий пищевые частицы к коксоподитам; *3* — перемещение пищевых частиц к ротовому отверстию за счет метахрональных движений конечностей; *4* — направленные вперед движения коксоподитов; *5* — выведение фекалий. Сокращения — см. пояснения к рис. 17.5 (из *Müller K.J. and Walossek D. 1987. Morphology, ontogeny, and life habit of* Agnostus pisiformis *from the Upper Cambrian of Sweden. Foss. Strata 10: 1—124* [*Fig. 25*], *reproduced from Fossils and Strata www.tandf.no/fossils*, с разрешения *Taylor и Francis AS*)

сами вперед. Кишка изогнута в форме буквы J (см. рис. 17.5, *Б*), что характерно для членистоногих, имеющих такой же способ питания. Анус расположен на вентральной мембране пигидия (см. рис. 17.6).

Если *Agnosthus* вел планктонный образ жизни, то его питание, вероятно, было сопряжено с плавательными движениями конечностей. Если же он обитал на поверхности дна, лежа на пигидии (нижней «створке»), то, скорее всего, его «створки» были слегка разведены и между ними сохранялась небольшая щель. Ритмичные движения конечностей подгоняли частицы пищи ко рту и создавали вентилирующий ток воды.

Специализированные конечности, которые явно выполняли бы дыхательную функцию, у *Agnosthus* отсутствуют. Возможно, это обусловлено его малыми размерами. Никаких специальных участков поверхности для осуществления газообмена помимо вентральной мембраны им и не было нужно. Однако эндоподиты задних головных и туловищных конечностей несут особые тонкостенные, булавовидные отростки (см. рис. 17.3), которые также могли использоваться для дыхания. К этим булавовидным отросткам свежая вода могла поступать за счет движений конечностей.

Дорсальный щит *Agnosthus* пронизан многочисленными крошечными порами диаметром 2—3 мкм. Вероятно, они имели сенсорную природу. Биология размножения в деталях не известна. Личинки покидали яйца на стадии мерасписа, которая включала шесть возрастов, разделенных линьками. Затем следовала стадия голасписа, представленная по меньшей мере одним возрастом.

РАЗНООБРАЗИЕ ТРИЛОБИТОВ

Все известные 4000 видов трилобитов (рис. 17.7), которые группируются в восемь крупных таксонов (отрядов), демонстрируют удивительное разнообразие строения. Трилобиты появились в нижнем кембрии и сохранялись в морях на протяжении ордовика, силура, девона вплоть до пермского периода. На протяжении значительной части палеозойской эры (540—225 млн лет назад) они были доминирующими или, по крайней мере, важными членами морских сообществ. Палеозойская эра закончилась пермским периодом 225 млн лет на-

http://jurassic.ru/

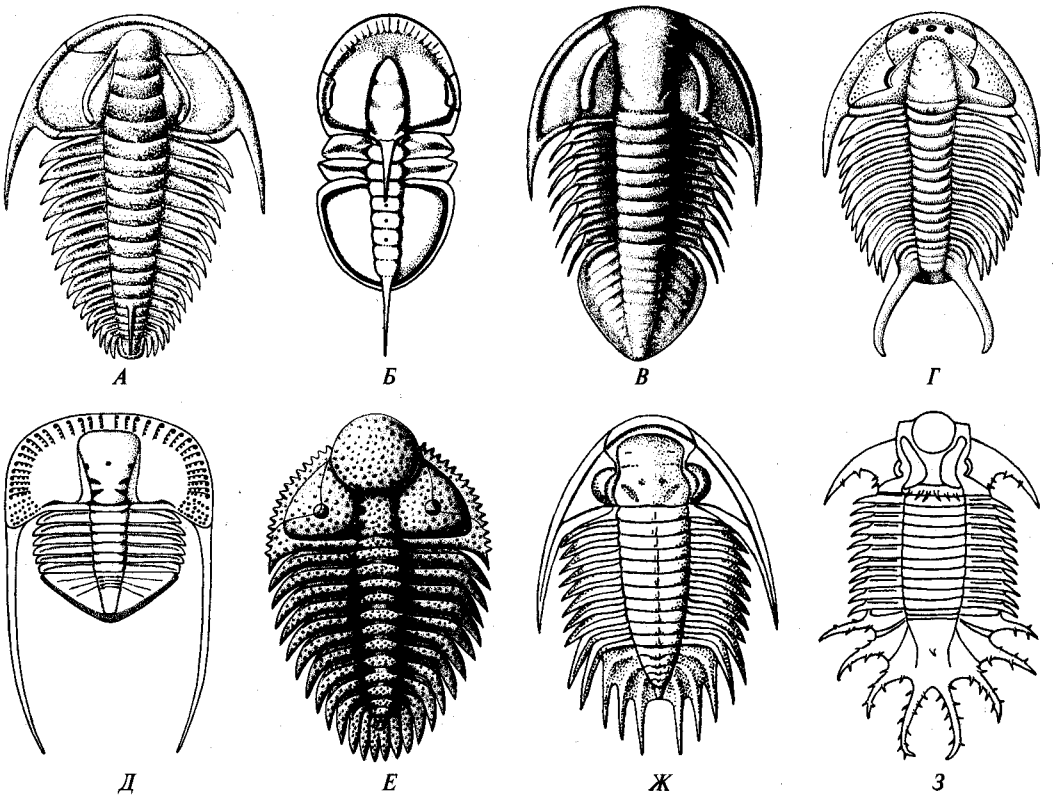


Рис. 17.7. Представители разных таксонов (отрядов) трилобитов:

А — Redlichiida, *Redlichia*; *Б* — Agnostida, *Pagetia*; *В* — Corynexochida, *Polypleuraspis*; *Г* — Ptychopariida, *Tricrepicephalus*; *Д* — Asaphida, *Trinucleus*; *Е* — Phacopida, *Staurocephalus*; *Ж* — Proetida, *Phaetonellus*; *З* — Lichida, *Terataspis* (из *Harrington H.J. et al., 1959. Treatise on Invertebrate Paleontology. Geological Society of America, New York, and University of Kansas Press, Lawrence*, с разрешения *Geological Society of America*)

зад, и ее окончание сопровождалось массовым вымиранием 50 % всех семейств животных и 95 % всех морских видов, в том числе трилобитов, четырехлучевых кораллов (Rugosa), ракоскорпионов (Eurypterida), морских бутонов (Blastoidea) и аммонитов, а также большей части плеченогих и морских лилий (Crinoidea). Трилобиты начали приходить в упадок еще задолго до полного исчезновения. Только один отряд пережил каменноугольный период и окончательно вымер в перми. Своего расцвета трилобиты достигли в кембрии и ордовике.

Redlichiida[O] (рис. 17.7, *А*; кембрий). Наиболее примитивные формы; предки всех остальных трилобитов. Большая полукруглая голова, мощные шипы на щеках, опистопарические швы. Глабелла заметно сегментирована за счет глубоких глабеллярных борозд. Торакс хорошо развит, имеет много сегментов. Глаза большие. Маленький или рудиментарный пигидий[14]. Появились в нижнем кембрии, вымерли к середине кембрия, когда их вытеснили более продвинутые потомки. *Olenellus*, *Olenoides*, *Paradoxides*, *Redlichia*.

http://jurassic.ru/

Agnostida^{O} (рис. 17.7, *Б*; кембрий — ордовик). Примитивные формы. Очень мелкие, меньше 8 мм в длину. Голова и пигидий относительно крупные, похожи по размерам и форме. Два или три грудных сегмента. Обычно слепые. Лицевые швы отсутствуют. Возможно, обитали в планктоне. Вероятно, отделились от еще более архаичных предков, представителей группы Redlichiida, рано в кембрии. *Agnostus*, *Eodiscus*, *Pagetia*.

Corynexochida^{O} (рис. 17.7, *В*; кембрий — девон). Длинная глабелла с параллельными боковыми краями, иногда расширенная в передней части. Гипостом и рострум [медиальный участок краевого канта (дублюра), прилежащего к гипостому] сливаются. Лицевой шов опистопарический. Торакс состоит из 5—11 сегментов. Размеры пигидия варьируют от средних до крупных. У многих имеются шипы на щеках. Шипы часто несет и торакс, а пигидий — лишь иногда. Возникли в конце кембрия. Предками были редлихииды. *Illaenus*, *Olenoides*, *Polypleuraspis*.

Ptychopariida^{O} (рис. 17.7, *Г*; кембрий — девон). Большой таксон с несколькими хорошо известными родами. Лицевой шов обычно опистопарический. Глабелла простая, сужающаяся кпереди. Число торакальных сегментов варьирует. У самых древних представителей пигидий имеет небольшие размеры, у более поздних видов он обычно крупнее. Произошли от редлихиид в середине кембрия. Вероятно, сами стали предками нескольких отрядов, которые пережили кембрийский период. *Elrathia*, *Olenus*, *Shumardia*, *Triarthrus*, *Tricrepicephalus*.

Asaphida^{O} (рис. 17.7, *Д*; кембрий — силур). Недавно выделенный таксон, родственный группе Ptychopariida. У большинства был срединный вентральный шов. Вздутый шаровидный протаспис. Произошли от птихопариид в середине кембрия. Играли важную роль до конца ордовика. Некоторые формы сохранялись на протяжении всего силура. *Asaphus*, *Cyclopyge*, *Isotelus*, *Ogygiocarella*, *Trinucleus*.

Phacopida^{O} (рис. 17.7, *Е*; ордовик — девон). Крупный таксон. Глабелла часто расширена кпереди. Лицевой шов пропарический или гонатопарический, но швы слиты и не расходятся при линьке. Торакс состоит из 8—19 сегментов. Пигидий средних размеров, но у некоторых видов большой. Появились в нижнем ордовике. Предками, вероятно, были азафиды или птихопариды. Единственные трилобиты с шизохроальными глазами. *Calymene*, *Ceraurinella*, *Ceraurus*, *Eldredgeops* (ранее *Phacops*), *Staurocephalus*.

Proetida^{O} (рис. 17.7, *Ж*; ордовик — пермь). Большинство имеет мощные шипы на щеках, большую глабеллу, опистопарические швы, 8—10 торакальных сегментов. Пигидий средних размеров. Единственный таксон, представители которого не вымерли в девоне и который просуществовал в течение каменноугольного и пермского периодов. Берут начало от птихопариид в верхнем кембрии. *Bathyurus*, *Ditomopyge*, *Phaetonellus*, *Proetus*.

Lichida^{O} (рис. 17.7, *З*; кембрий — девон). Пигидий крупнее головы. Обычно несли шипы или бугорки. Размеры от средних до очень крупных. Выступающая глабелла с большими долями. Швы опистопарические. Торакс имеет от 8 до 11 сегментов. Форма пигидия варьирует. Произошли от живших в середине кемб-

http://jurassic.ru/

рия редлихиид. *Dicranurus*, *Lichas*, *Odontopleura*, *Terataspis*.

ФИЛОГЕНИЯ ТРИЛОБИТОВ

Трилобиты появляются в палеонтологической летописи как полностью сформировавшиеся и высокоспециализированные членистоногие в нижнем кембрии, около 540 млн лет тому назад. Самые первые известные нам трилобиты уже имели кальцинированный экзоскелет. Это обстоятельство позволяет предполагать, что им предшествовали виды, не имевшие минерализованного скелета, а потому и не оставившие следов в осадочных породах. Последние в свою очередь должны были иметь каких-то членистоногих предков в докембрии, а еще ранее должны были возникнуть предки членистоногих, обладавшие мягким телом. Эти предки также не оставили после себя никакого следа, по крайней мере такие следы до сих пор не обнаружены. Возможно, предшественники членистоногих (протоартроподы) были мелкими животными и имели необызвествленный экзоскелет, который подобно экзоскелету веслоногих и ветвистоусых ракообразных (Copepoda и Cladocera), имеющих похожую кутикулу, не сохранялся в ископаемом виде. По-видимому, основные таксоны животных дивергировали примерно 650—1000 млн лет тому назад, еще в докембрии, но непосредственных данных мало. К кембрийскому периоду основные таксоны животных (типы) уже сформировались, в том числе и разнообразные группы членистоногих, включая трилобитов. Среднекембрийские отложения в Британской Колумбии (Сланцы Берджесс) и отложения в Китае (Ченджанг), а также некоторые другие известные отложения ископаемых остатков содержат представителей разнообразной фауны древних членистоногих, которые возникли во время так называемого «кембрийского взрыва»[15], примерно 545 млн лет назад.

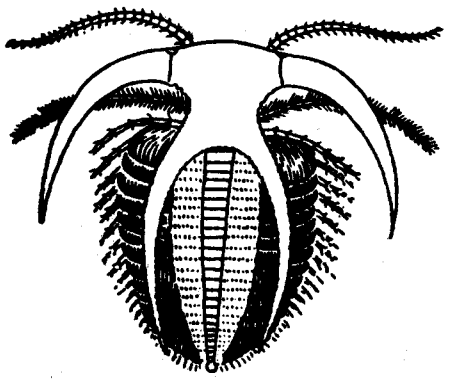


Рис. 17.8. *Marrella* — членистоногое животное неясного систематического положения из Сланцев Берджесс (средний кембрий, формация стефен, Канада) (по Størmer, 1944 из «Основы палеонтологии» / под ред. Ю. А. Орлова. Том: Членистоногие: трилобитообразные и ракообразные. — М., 1960. Рис. 437, *а*, с. 198)

Сланцы Берджесс, открытые Чарльзом Уолкоттом в 1909 г. и ставшие широко известными за пределами палеонтологических кругов благодаря Стивену Джею Гоулду в 1989 г., хранят замечательную палеонтологическую летопись кембрийских беспозвоночных, в том числе 19 видов членистоногих, из которых только три являются трилобитами. Один из не относящихся к трилобитам видов принадлежит к хелицеровым, а два — к ракообразным, тогда как остальные 13 членистоногих из этого места относятся к какому-то неизвестному таксону, представителей которого, ни живых, ни вымерших, мы не знаем (рис. 17.8). В отличие от большинства современ-

http://jurassic.ru/

ных членистоногих эти кембрийские формы были гомономно сегментированными, а специализация сегментов и их конечностей из разных участков тела была едва выражена. Их тело состояло из большого числа сегментов, парные придатки которых практически ничем не отличались друг от друга. Кладистический анализ этих первых членистоногих показывает, что среди них трилобиты были наиболее продвинутыми и совсем не примитивными формами.

Хотя родство трилобитов и ракообразных не вызывает сомнений, вероятно, ближе всего они располагаются к хелицеровым. Сходство сегментарных придатков трилобитов, мечехвостов и эвриптерид (ракоскорпионов) подтверждает это родство. Трилобиты и хелицеровые, возможно, образуют таксон Arachnata, который является сестринским таксоном Mandibulata (Crustacea и Tracheata)[16]. Среди Arachnata только трилобиты сохранили антенны, утраченные хелицеровыми. Трилобиты *Agnosthus* и мечехвосты при рассматривании их с брюшной стороны оказываются удивительно похожими (см. рис. 17.3; 18.1). Возможно, мечехвосты являются ближайшими ныне живущими родственниками трилобитов.

Принято считать, что трилобиты и ныне существующие членистоногие имели общего предка, жившего еще в докембрии. Появлению трилобитов в нижнекембрийских отложениях, вероятно, предшествовали 100 млн лет эволюции этих древнейших членистоногих (см. примеч. 15. — *Примеч. ред.*). В течение кембрийского периода в результате адаптивной радиации членистоногих возникают таксоны, представители которых заметно различаются по своей организации. Именно эти формы, обладавшие более крупными размерами, кальцинированным и, следовательно, сохраняющимся в ископаемом состоянии экзоскелетом, представлены в отложениях Сланцы Берджесс и Ченджанг. Из всего обширного многообразия кембрийских членистоногих только хелицеровые, ракообразные и трахейнодышащие сохранились по сей день, но они доминируют во всех четырех главных средах обитания (морской, наземной, пресноводной и воздушной) Земли, и на их долю приходится большая часть ныне существующего биоразнообразия.

ПРИМЕЧАНИЯ РЕДАКТОРА

[1] Пигидий трилобитов, часто обозначаемый в отечественной литературе как *пигидиальный щит*, не соответствует пигидию кольчатых червей и тельсону остальных членистоногих. Пигидиальный щит возникает вторично в результате слияния тельсона с несколькими предшествующими сегментами. Следы этого слияния отчетливо видны на дорсальной поверхности. Формы, у которых настоящий пигидальный щит еще не сформировался, относятся к числу самых древних и первыми встречаются в раннем кембрии.

[2] Традиционно аксиальная доля называется *рахисом*.

[3] Вопрос о количестве сегментов, входивших в состав головы трилобитов, относится к числу дискуссионных. Традиционно считалось, что голова трилобитов включала акрон, несущий глаза и антенны, и четыре сегмента с недифференцированными парными конечностями. Признание антенн сериальными гомологами конечностей, принадлежащих первому сегменту, неизбежно заставляет увеличить число сегментов, входивших в состав головы, до пяти. Сегментарный состав головы трилобитов, таким образом, полностью соответствует сегментарному составу их личинки — протаспида (см. настоящую главу).

Приводимое в настоящей главе описание набора головных конечностей трилобитов противоречит и рис. 16.3 (см. гл. 16), на котором показано, что голова трилобитов состояла из акрона и семи сегментов, шесть из них несли парные ножки.

http://jurassic.ru/

Последний вариант ближе всего к идеям Генриксена (Henriksen), который считал, что в состав головной тигмы трилобитов входили преантеннальный отдел (сегмент), пять собственно головных сегментов и образующий затылочное кольцо туловищный сегмент (сегмент максиллопед).

В некоторых последних работах предлагается новая трактовка сегментарного состава головы трилобитов. Помимо упоминавшегося ранее (см. примеч. 6 к гл. 16) протоцеребрального отдела, на котором сохраняются только глаза, в головную тагму трилобитов включают лишь четыре сегмента — дейтоцеребральный, несущий антенны («вторичные антенны»), тритоцеребральный и два последующих сегмента, которые несут три пары практически недифференцированных конечностей.

[4] У большинства трилобитов глабеллу у ее заднего конца пересекает сплошной затылочный шов (он изображен, но не отмечен и на рис. 17.1), который часто рассматривают как переднюю границу последнего головного сегмента.

[5] В некоторых отечественных изданиях эти швы называются соответственно пропарными, опистопарными и гонатопарными. Правда, кроме этих типичных вариантов у некоторых трилобитов встречаются и другие модификации швов. Так, для представителей самого древнего семейства Olenellidae были характерны так называемые *метапарические* (метапарные) швы, оба конца которых достигали заднего края головного щита. Цедариевидные швы, встречающиеся у представителей сем. Cedariidae, можно рассматривать как разновидность опистопарических; они почти достигают бокового края щек, но, сделав крутой изгиб, все-таки упираются в их задний край.

[6] Для обозначения иногда длинных и совсем плоских, а иногда более толстых и коротких (см. рис. 17.2, *А*) боковых выростов сегментов трилобитов лучше использовать традиционное название — *плевры*. Плевритами же называют боковые пластинки экзоскелетного кольца, одевающего отдельный сегмент тела членистоногих и состоящего из тергита, стернита и двух *плевритов* (см. рис. 16.1, *Б*). К плевритам прикрепляются парные конечности членистоногих. У трилобитов конечности прикреплялись *под* плеврами.

[7] Все это обращение к методическим проблемам может создать ложное впечатление, что полноценное изучение трилобитов началось лишь в последние 10—12 лет. Это не соответствует действительности. И изучение остатков, подвергшихся окремнению, и метод травления кислотой, и метод реконструкции по шлифам, как, впрочем, и целый ряд других приемов, успешно использовались палеонтологами еще с середины прошлого века. Достаточно подробно изучены разные виды трилобитов, а не только те три формы, к которым постоянно апеллируют авторы учебника. Две из этих трех форм отчетливо демонстрируют признаки явной вторичной специализации.

[8] Не совсем точное утверждение, ибо пигидиальный щит трилобитов заканчивается тельсоном, иногда очень маленьким. Тельсон, не будучи сериальным гомологом сегментов, никаких конечностей (придатков, по терминологии авторов) не несет.

[9] В литературе существует и другая трактовка состава конечностей трилобитов. Считается, что последние обладают не двуветвистыми, а одноветвистыми конечностями, состоящими из коксы и *телоподита*, гомологичного эндоподиту. Природа длинного перистого придатка, расположенного на коксе дорсально, не столь очевидна. У ракообразных и экзо-, и эндоподит начинаются не от коксы, а от следующего за коксой членика — *базиподита*. Кокса кроме базиподита несет еще жаберный придаток — *эпиподит*. Кроме того, на самом первом членике конечности, *прекоксе*, может располагаться еще один перистый придаток — *преэпиподит*. Сопоставление этой схемы с имеющимися в литературе данными о строении конечностей трилобитов не позволяет однозначно гомологизировать дорсальную перистую ветвь с экзоподитом. В более старых работах указывается, что дорсальный перистый придаток отходил от прекоксы. Соответственно его гомологизировали с преэпиподитом, однако в более современных исследованиях было четко показано, что оба придатка отходят от коксы (см. рис. 17.3). Природа этого членика не вызывает сомнений, ибо его медиальный край преобразуется в гнатобазу. Кроме того, он фактически является основанием конечности, так как прекокса у трилобитов фактически не выражена. Таким образом, появляются серьезные основания для сопоставления дорсальной ветви конечности трилобитов не с экзоподитом, который должен отходить от третьего членика конечности, а с эпиподитом, который всегда располагается на коксе.

[10] Признавая монофилетичность членистоногих, мы неизбежно должны принимать и гомологичность придатков, расположенных на

http://jurassic.ru/

соответствующих сегментах у представителей разных таксонов. Антенны трилобитов гомологичны A I ракообразных и сяжкам (усикам) трахейнодышащих. Двуветвистые придатки II сегмента головы трилобитов гомологичны A II ракообразных, тогда как у трахейнодышащих соответствующие конечности, принадлежавшие утраченному «интеркалярному» сегменту, отсутствуют. Сегмент III сохраняется в составе головной тагмы у представителей всех крупных таксонов Arthropoda, соответственно сохраняются и гомологичные друг другу придатки этого сегмента — это и третья пара двуветвистых придатков головы трилобитов, и мандибулы ракообразных и трахейнодышащих. То же самое относится к конечностям IV, V, VI и всех последующих сегментов. Поэтому ничего удивительного в гомологии придатков головы трилобитов и конечностей «малосегментной» личинки ракообразных — науплиуса, на самом деле, нет. Важнее подчеркнуть морфологическое сходство самых передних придатков головы трилобитов и конечностей науплиуса, что и делают авторы учебника. Правда, придавать этому сходству сколько-нибудь серьезное филогенетическое значение вряд ли стоит.

Двуветвистость и едва намечающаяся морфологическая и функциональная специализация конечностей палеозойских трилобитов отражают древнее, плезиоморфное состояние признака. Трудно ожидать, чтобы у микроскопического планктонного науплиуса, использующего еще не подвергшиеся специализации A II и мандибулы по прямому назначению, т.е. как локомоторные придатки, последние не сохранили бы исходного плана строения. Тем более что для плавания двуветвистость конечностей оказывается выгодной, так как при этом увеличивается площадь гребной поверхности. Об этом свидетельствует и широкое распространение двуветвистых плавательных ножек у представителей разных таксонов ракообразных. У ведущих планктонный образ жизни мизид даже грудные конечности двуветвисты.

[11] Обычно стадию протасписа разделяют на два этапа. Первый — *анапротаспис* характеризуется слабым проявлением внешних признаков сегментации. У личинок некоторых видов даже глабелла выражена плохо, однако у личинок большинства видов она оформлена хорошо. Более того, часто на глабелле формируются поперечные борозды, которые, как считается, маркируют границы сегментов головы трилобита, причем появляются они фактически одновременно. Второй этап развития протасписа, *метапротаспис*, характеризуется появлением у личинки первых торакальных сегментов, причем закладываются они последовательно. Появление подвижного сочленения на границе голова — туловище знаменует переход на стадию мерасписа, во время которой продолжается и заканчивается формирование сегментов и конечностей торакса.

Приведенная ранее и принимаемая многими исследователями периодизация ранних этапов постэмбрионального развития трилобитов заметно противоречит обобщенной схеме, приведенной на рис. 17.4.

[12] Есть данные о находках еще более крупных аномалокарисов, достигавших в длину более 70 см.

[13] Способностью сворачиваться, по-видимому, обладали многие трилобиты, относившиеся к самым разным таксонам. При этом всегда формировалась замкнутая полость, в которой располагались надежно защищенные конечности и мягкая, легко уязвимая вентральная поверхность животного. На удивительное соответствие формы и размеров головного и пигидиального щитов и их дублюр в свое время обращали внимание многие исследователи, которые рассматривали эту особенность организации трилобитов как адаптацию к плотному смыканию переднего и заднего концов их тела при сворачивании. Более того, у широкого круга видов описаны располагавшиеся на дублюрах головного щита и плевр торакальных сегментов так называемые *пандеровы органы*. Последние представляют собой систему бороздок, валиков и бугорков, которые при сворачивании трилобита выполняют функцию замка́ раковины двустворчатых моллюсков, если пользоваться аналогиями авторов учебника. Они фиксируют положение склеритов экзоскелета и препятствуют их смещению относительно друг друга, что придает свернувшемуся трилобиту дополнительный запас прочности. По мнению некоторых исследователей, при сворачивании между плеврами оставались очень узкие каналы, по которым вода могла поступать внутрь образовавшейся полости. Считается, что благодаря этому трилобиты могли оставаться в свернутом состоянии длительное время.

Важную роль в усилении защитных свойств экзоскелета играли шипы, расположенные на разных тагмах. Как правило, у расправленных трилобитов все шипы в той или иной степени направлены назад. Их роль как защитных образований в этом случае не очень велика, но зато они не мешали движению трилобитов. При сворачивании шипы оказываются направленными в разные стороны. Трилобит превращается в колючий шар, не доступный для хищника.

http://jurassic.ru/

[14] У некоторых представителей этого таксона [*Olenellus* (= *Mesonacis*), *Paedeumias*] тело заканчивалось не пигидиальным щитом (пусть и очень маленьким), а *тельсоном*.

[15] Предлагаемая авторами хронологическая схема формирования крупных таксонов, составляющих основу современной биоты, в значительно мере умозрительна и не находит подтверждения в палеонтологических данных по среднему и позднему протерозою. В отводимый авторами срок (1000—650 млн лет назад), когда, как считают авторы, происходила дивергенция основных крупных таксонов, не попадает даже конец рифея (венд) (620—600 млн лет назад), когда на Земле существовала удивительная биота, представленная исключительно мягкотелыми (бесскелетными) организмами и получившая известность под названием эдиакарской, или вендской, фауны. Проблема соотношения эдиакарской и кембрийской фаун до сих пор не имеет однозначного решения. Одни исследователи (сейчас они, пожалуй, остались в меньшинстве) считают, что хотя бы между некоторыми эдиакарскими и кембрийскими формами существует эволюционная преемственность. Другие же полностью отрицают возможность подобной преемственности. На о-ве Хайнань также были обнаружены отложения протерозойских организмов, датируемые возрастом 840—740 млн лет назад. Эта биота, получившая название хайнаньской, минимум на 120 млн лет старше эдиакарской. И в этом случае никакой преемственности между этими двумя биотами выявить пока не удалось. Не удается обнаружить и связей между хайнаньской и кембрийской фаунами. Складывается впечатление, что основы кембрийской фауны закладывались уже после заката вендобионтов или одновременно с ним. Обращает на себя внимание еще один удивительный факт. Представители хайнаньской биоты в целом обладали небольшими размерами. Многие вендобионты достигали иногда очень крупных размеров (до 1—1,5 м), а вот самые первые кембрийские организмы были маленькими (1—5 см) или очень маленькими (миллиметры). В отличие от вендобионтов *дошедшие до нас остатки* кембрийских организмов уже обладали скелетом. Приобретение опорного и защитного экзоскелета дало мощный толчок процессам биологической радиации и видообразования. При этом быстро нарастают размеры и масса организмов. Все эти процессы в совокупности получили названия «кембрийской скелетной эволюции». К сожалению, часть кембрийской «главы» палеонтологической летописи, которая касалась *бесскелетных организмов*, оказалась в основном утраченной.

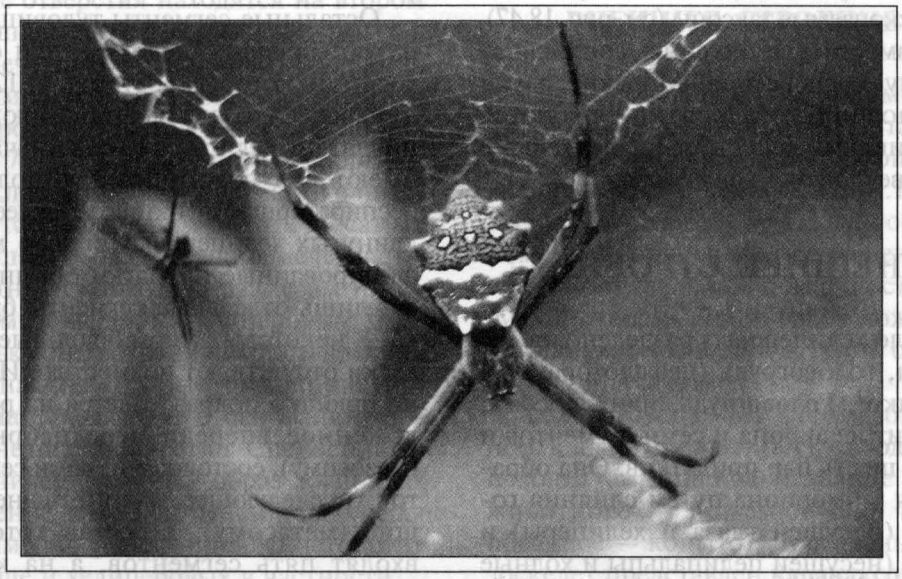
[16] Вопрос о филогенетических связях трилобитов с другими группами членистоногих животных в действительности еще далек от своего решения. Авторы учебника излагают вполне традиционную точку зрения, согласно которой членистоногие образуют две крупные эволюционные ветви Arachnata и Mandibulata. Однако еще в конце 70-х годов прошлого столетия было высказано предположение о близком родстве трилобитов и ракообразных. Ныне эти взгляды поддерживаются некоторыми исследователями, которые считают, что замену архаичных «крупных придатков», расположенных на дейтоцеребральном (*первом*) сегменте предковых форм членистоногих, «вторичными антеннами» (= AI) следует рассматривать как синапоморфию Trilobitomorpha и Mandibulata. У Chelicerata, как говорилось ранее, на этом сегменте вместо «крупных придатков» формируются хелицеры (см. также примеч. 6 к гл. 16).

http://jurassic.ru/

ГЛАВА
18

CHELICERATA^{sP} (ХЕЛИЦЕРОВЫЕ)

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ
XIPHOSURA^{C} (мечехвосты)
Внешнее строение
Питание
Внутренний транспорт
Дыхание
Экскреция
Нервная система и органы чувств
Размножение и развитие
ARACHNIDA^{C} (паукообразные)
Внешнее строение
Питание
Дыхание
Внутренний транспорт
Экскреция
Нервная система и органы чувств
Размножение и развитие
Eurypterida^{O} (гигантские щитни, или ракоскорпионы)
Scorpiones^{O} (скорпионы)
Uropygi^{O} (телифоны)
Amblypygi^{O} (фрины, или жгутиковые)
Araneae^{O} (пауки)
Palpigradi^{O} (кенении)
Pseudoscorpiones^{O} (лжескорпионы)
Solifugae^{O} (сольпуги, или фаланги)
Opiliones^{O} (сенокосцы)
Ricinulei^{O} (рицинулеи)
Acari^{O} (клещи)
Филогения паукообразных
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ARACHNIDA
PYCNOGONIDA^{C} (многоколенчатые, или морские пауки)
Внешнее строение
Внутреннее строение и функции
ФИЛОГЕНИЯ CHELICERATA
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА CHELICERATA



http://jurassic.ru/

Группы Chelicerata и Mandibulata — это два сестринских таксона современных членистоногих (см. рис. 20.14, *Г*). К группе хелицеровых, насчитывающей примерно 70 000 ныне живущих видов, относятся пауки, скорпионы, сенокосцы, клещи и мечехвосты, а также морские пауки и вымершие морские скорпионы[1]. Большинство современных хелицеровых ведет наземный образ жизни. Это один из двух главных таксонов наземных членистоногих. Исходно членистоногие были водными животными, давшими начало двум четко разграниченным эволюционным линиям — Chelicerata и Mandibulata. Представители каждой из них независимо и весьма успешно освоились на суше.

Хелицеровые включают в себя сухопутную группу Arachnida (пауки, клещи, скорпионы и др.), обитающих в море Xiphosura (мечехвосты) и многие ископаемые таксоны (см. рис. 18.47). Все вместе эти таксоны составляют группу Euchelicerata. Морские пауки (Pycnogonida), вероятно, являются сестринским таксоном Euchelicerata в составе таксона Chelicerata.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Тело хелицеровых разделено на две тагмы, головогрудь (цефалоторакс) и брюшко[2]. **Головогрудь**, или просома, состоит из акрона и семи сегментов и несет шесть пар придатков. Она образуется у эмбриона путем слияния головы (несущей глаза и хелицеры) и груди (несущей педипальпы и ходные конечности)[3]. Первый сегмент головогруди утрачивает придатки. У других членистоногих этот сегмент несет антенны, но у хелицеровых их нет. С потерей антенн связано и отсутствие дейтоцеребрума в мозге.

Первая пара придатков — две хватательные **хелицеры**, расположенные, по сути дела, на втором, а не на первом сегменте головогруди. Каждая хелицера состоит из двух или трех члеников, причем два дистальных членика образуют клешню[4]. Вторая пара придатков — **педипальпы**, которые у представителей разных таксонов специализируются на выполнении самых разнообразных функций, чаще всего сенсорных. Остальные четыре пары придатков головогруди — это **ходные ноги**. Исходно голова несет четыре простых глазка (оцелли), устроенных по типу пигментного бокала и расположенных медиально. По бокам головогруди находятся два сложных латеральных глаза.

Остальные сегменты туловища образуют брюшко (абдомен, или опистосому), которое состоит из 12 или меньшего числа сегментов. Брюшные придатки, если они есть, изначально имеют вид пластинок и выполняют респираторную функцию. У более продвинутых хелицеровых сильно модифицированные придатки обычно несут лишь отдельные сегменты брюшка. У некоторых форм брюшные придатки отсутствуют полностью. Исходно брюшко подразделяется на расположенное впереди переднебрюшие (мезосому), состоящее из семи сегментов, и следующее за ним заднебрюшие (метасому), в состав которого входят пять сегментов, а на конце имеется тельсон, или хвостовая игла. Такое первоначальное разделение тела

http://jurassic.ru/

на отделы у представителей разных таксонов может заметно модифицироваться. Гонопор сместился вперед на второй брюшной сегмент.

XIPHOSURA[C] (МЕЧЕХВОСТЫ)

Xiphosura и Arachnida, сестринские таксоны в составе группы Euchelicerata, в настоящее время представленной мечехвостами, пауками, скорпионами и родственными им формами. В противоположность морским паукам (Pycnogonida) у представителей группы Euchelicerata брюшко хорошо развито и часто сегментировано. Сегменты головогруди сливаются и покрыты сплошным склеритом, карапаксом (см. примеч. 3. — *Примеч. ред.*). У Euchelicerata сохранились латеральные сложные глаза предковых форм, хотя они и могут быть сильно модифицированы. Одна из двух пар расположенных медиально простых глазков утрачивается, а половые отверстия находятся на втором брюшном сегменте.

Мечехвосты (Xiphosura) являются самыми крупными современными хелицеровыми, и поскольку они достигают 75 см в длину, пауки, скорпионы, клещи и сенокосцы рядом с ними кажутся маленькими, хотя и самые большие ныне живущие мечехвосты заметно уступают по размерам некоторым вымершим хелицеровым. Поскольку они сохранили много древних признаков, которые были присущи формам, лежащим в основании филогенетической ветви Chelicerata, в том числе и водный образ жизни, их изучение дает ценный материал для понимания филогении членистоногих вообще и хелицеровых в частности.

Ископаемые остатки мечехвостов восходят к силурийскому периоду, однако к настоящему времени этот таксон практически полностью вымер. В современной фауне представлены всего три рода (*Limulus*, *Tachypleus и Carcinoscorpius*), включающих четыре ныне живущих вида. Один из них — широко распространенный вдоль атлантического побережья Северной Америки *Limulus polyphemus*. Три других существующих ныне вида мечехвостов встречаются вдоль берегов Азии: от Кореи и Японии до Филиппин и Индонезии.

Мечехвосты обитают на морском мелководье на мягких, илистых грунтах. При движении они пробираются сквозь самый верхний слой донных отложений, в который их тело может быть частично погружено. Американский вид *Limulus polyphemus* живет на континентальном шельфе, но мигрирует на мелководье на время размножения. Длина взрослых самок может превышать 60 см, тогда как самцы заметно мельче.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Ни головогрудь, ни абдомен не несут явных признаков сегментации[5], и каждый из отделов одет сплошным, жестким экзоскелетом (рис. 18.1). Две тагмы соединяются между собой с помощью подвижного сочленения, и обе на вентральной поверхности несут конечности. Длинный, похожий на острие **хвостовой шип** отходит от заднего конца абдомена.

Головогрудь имеет форму лошадиного копыта (см. рис. 18.1), отсюда происходит английское название этого животного — horseshoe crab (англ. horseshoe — копыто). Дорсальный экзоскелет представлен **карапаксом**. Его передний край напоминает нож бульдозера и соответственно используется

http://jurassic.ru/

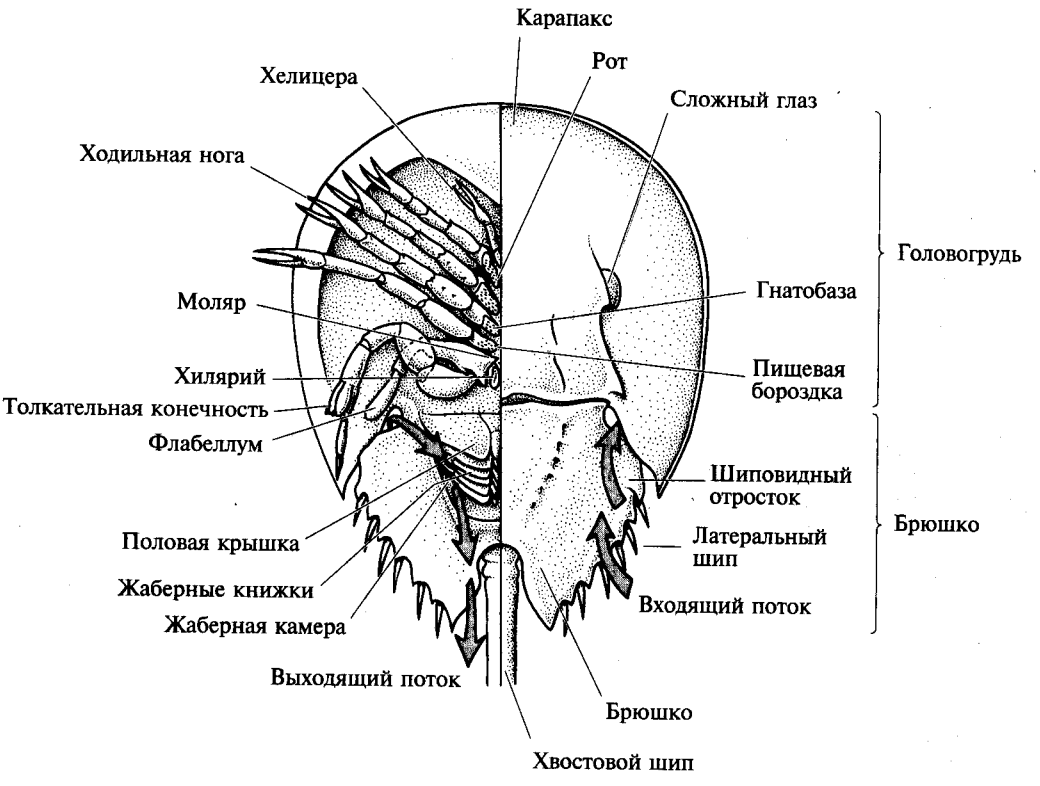


Рис. 18.1. Xiphosura. Мечехвост *Limulus polyphemus.*
Вид с брюшной (слева) и спинной (справа) стороны тела. Стрелки указывают входящий и выходящий потоки воды

для разрыхления мягкого грунта. Карапакс несет пару небольших простых глазков (они лежат медиально в его передней части), а также пару более крупных сложных глаз, расположенных латерально (рис. 18.1). Вентральная поверхность головогруди сильно вогнута и несет шесть пар придатков и рот.

Первая пара придатков представлена хелицерами. Они состоят из трех члеников и снабжены клешнями (рис. 18.1). За ними следуют четыре пары не специализированных ходных ног, характеризующихся более или менее сходным строением. Каждая нога состоит из шести члеников — коксы (coxa), вертлуга (trochanter), бедра (femur), пателлы (patella), голени (tibia) и лапки (tarsus), причем два последних членика образуют клешню. У самцов первая пара ходных ног (иногда их называют педипальпами) служит для захватывания самки перед спариванием и лишена клешней. Двуветвистые конечности шестой пары также не имеют клешней и используются для движения в мягком грунте. Каждая из таких **толкательных ножек** снабжена четырьмя листовидными выростами, прикрепленными к концу первого членика тарзуса. Кокса этой конечности несет латеральный, похожий на шпатель экзоподит, или **флабеллум** (рис. 18.1)[6]. Роль собственно локомоторной конечности выполняет эндоподит. Коксы, относящиеся к второй—

http://jurassic.ru/

шестой парам конечностей, имеют зазубренную гнатобазу, направленную к средней линии тела. Спереди над ротовым отверстием нависает верхняя губа (labrum), или гипостом, прикрывающая передний край пищевой бороздки.

Брюшко также не сегментировано и имеет вогнутую вентральную поверхность. Его передний конец входит в небольшую вырезку, расположенную на заднем крае головогруди (см. рис. 18.1). Вогнутая вентральная поверхность абдомена представляет собой **жаберную камеру**, служащую для защиты расположенных в ней брюшных ножек, преимущественно листовидных жабр. Брюшко мечехвостов образовано девятью слившимися сегментами[7]. Сами сегменты видны не очень хорошо, но об их количестве можно судить по внешним признакам, т.е. по придаткам, следам прикрепления мышц и латеральным шипам. Девятый сегмент представляет собой рудиментарное заднебрюшие, тогда как сегменты 1—8 составляют переднебрюшие.

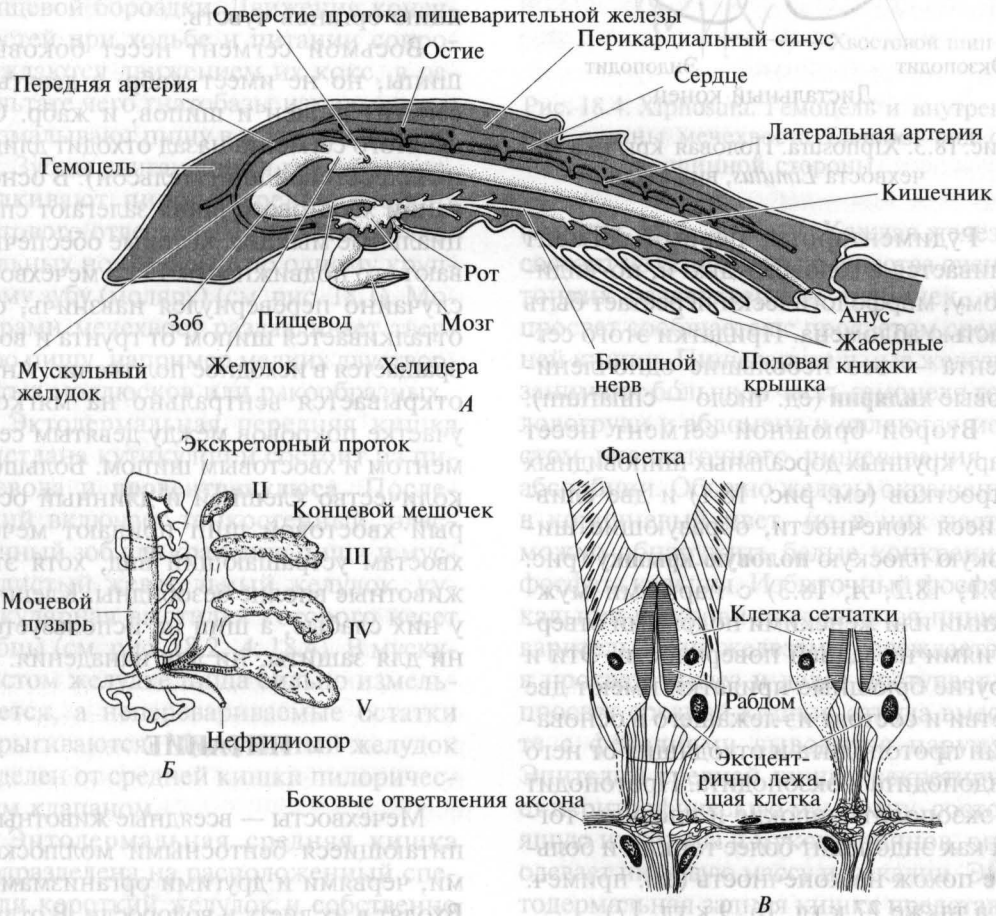


Рис. 18.2. Xiphosura:

А — сагиттальный разрез мечехвоста *Limulus* (для упрощения рисунка лamеллы жаберных книжек не изображены); *Б* — мешковидные нефридии (II—V) и экскреторный проток мечехвоста *Limulus*; *В* — продольный срез через два омматидия глаза мечехвоста *Limulus* (*А* — из *Firstman*, со значительными изменениями; *Б* — по *Patten and Hazen*, из *Fage*; *В* — по *MacNichol*)

http://jurassic.ru/

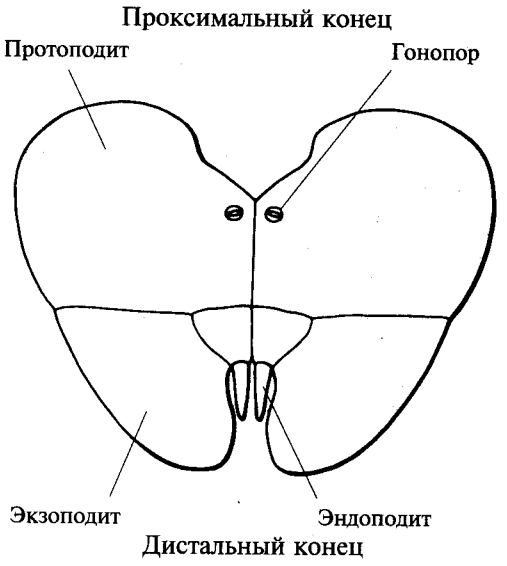


Рис. 18.3. Xiphosura. Половая крышка мечехвоста *Limulus*, вид сзади

Рудиментарный первый сегмент сливается с головогрудью и, по-видимому, морфологически перестает быть частью абдомена. Придатки этого сегмента — это небольшие одночлениковые **хилярии** (ед. число — chilarium).

Второй брюшной сегмент несет пару крупных дорсальных шиповидных отростков (см. рис. 18.1) и две слившиеся конечности, образующие широкую плоскую **половую крышку** (рис. 18.1; 18.2, *А*; 18.3) с парными мужскими или женскими половыми отверстиями на задней поверхности. Эти и другие брюшные придатки имеют две ветви и состоят из лежащего в основании протоподита и отходящих от него эндоподита и экзоподита. Протоподит и экзоподит широкие и плоские, тогда как эндоподит более тонкий и больше похож на конечность (см. примеч. 6, а также 27 к гл. 16; 9 к гл. 17).

Сегменты с третьего по седьмой включительно несут парные жаберные книжки (см. рис. 18.1; 18.2, *А*) (см. примеч. 27 к гл. 16) и по два крупных **латеральных шипа**, обладающих подвижностью. Жаберные книжки по происхождению являются плавательными ножками, которые вторично специализировались как органы дыхания. Молодые мечехвосты используют их для плавания, но взрослые особи практически не покидают дно. Жабры, как и половая крышка, двуветвисты, но в отличие от последней несут на задней поверхности многочисленные листовидные пластинки — ламеллы. Ламеллы являются выростами экзоподита, а эндоподиты выполняют функцию органов чувств.

Восьмой сегмент несет боковые шипы, но не имеет жабр, а девятый сегмент лишен и шипов, и жабр. От девятого сегмента назад отходит длинный хвостовой шип (тельсон). В основании хвостового шипа залегают специальные мышцы, которые обеспечивают его подвижность. Если мечехвост случайно перевернулся навзничь, он отталкивается шипом от грунта и возвращается в исходное положение. Анус открывается вентрально на мягком участке покровов между девятым сегментом и хвостовым шипом. Большое количество клешней и длинный острый хвостовой шип придают мечехвостам устрашающий вид, хотя эти животные вполне безобидны. Клешни у них слабые, а шип не используется ни для защиты, ни для нападения.

ПИТАНИЕ

Мечехвосты — всеядные животные, питающиеся бентосными моллюсками, червями и другими организмами. Входят в их диету и водоросли. В отличие от остальных ныне живущих хелицеровых пищеварительный тракт мечехвостов приспособлен к перевариванию твердой пищи. Гнатобазы

http://jurassic.ru/

правых и левых ходных ног образуют пищевую бороздку вдоль средней линии головогруди (см. рис. 18.1; 19.4). Бороздка начинается между толкательными ножками и тянется вперед ко рту, расположенному почти посередине головогруди. Задний конец пищевой бороздки прикрыт хиляриями. Поскольку кишечник имеет форму буквы J, рот обращен в сторону переднего конца бороздки (см. рис. 18.2, *А*). Животное захватывает своими многочисленными клешнями мелких беспозвоночных и помещает их в область пищевой бороздки. Движения конечностей при ходьбе и питании сопровождаются движением их кокс, в результате чего гнатобазы измельчают и размалывают пищу в пищевой бороздке. Зубцы двигающихся гнатобаз проталкивают пищу вперед, в сторону ротового отверстия. Гнатобазы толкательных ножек несут по одному крупному зубу (моляру) (см. рис. 18.1). Молярами мечехвост раздавливает твердую пищу, например мелких двустворчатых моллюсков или ракообразных.

Эктодермальная передняя кишка выстлана кутикулой и состоит из пищевода и **провентрикулюса**. Последний включает тонкостенный, эластичный зоб для хранения пищи и мускулистый жевательный желудок, кутикулярная выстилка которого несет зубцы (см. рис. 18.2, *А*; 18.4). В мускулистом желудке пища сильно измельчается, а неперевариваемые остатки отрыгиваются. Мускулистый желудок отделен от средней кишки пилорическим клапаном.

Энтодермальная средняя кишка подразделена на расположенный спереди короткий желудок и собственно кишку, которая тянется назад. В желудок открываются печеночные протоки двух пар крупных пищеварительных желез (гепатопанкреасов)

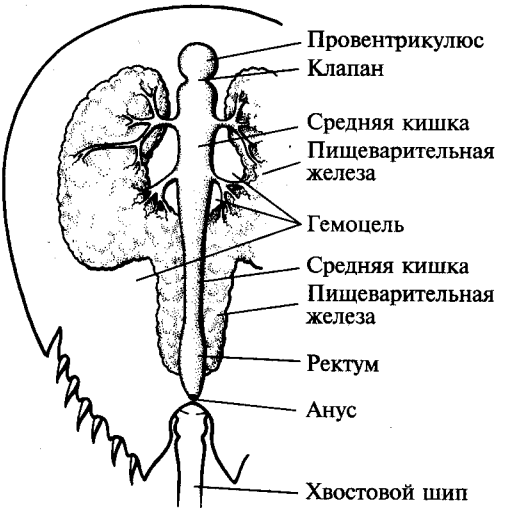


Рис. 18.4. Xiphosura. Гемоцель и внутренние органы мечехвоста *Limulus*, вид со спинной стороны

(см. рис. 18.2, *А*; 18.4)[8]. Каждая железа состоит из огромного количества очень тонких разветвленных трубочек, их просвет сообщается с просветом средней кишки. Пищеварительные железы занимают бóльшую часть гемоцеля головогруди и абдомена и являются местом внеклеточного пищеварения и абсорбции. Обычно железы окрашены в коричневый цвет, но в них часто можно обнаружить белые конкреции фосфата кальция. Избыточный фосфат кальция из крови поглощается пищеварительными железами, осаждается в просвете желез и далее поступает в просвет средней кишки, откуда вместе с фекалиями выводится наружу. Эпителий средней кишки секретирует перитрофическую мембрану, состоящую из хитина и мукопротеинов, она одевает пищевую массу и фекалии. Эктодермальная задняя кишка представляет собой короткий, выстланный кутикулой ректум, заканчивающийся анальным отверстием. Ткани мечехвоста смертельно опасны для хищников.

http://jurassic.ru/

Имеются сообщения о высокой концентрации саксотоксина во внутренностях обитающего в Азии *Carcinoscorpius*.

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

Полость тела мечехвостов представляет собой гемоцель, тогда как целом остается зачаточным. Длинное трубковидное сердце (см. рис. 18.2, *А*) тянется по средней линии тела от заднего конца провентрикулюса почти до хвостовой иглы. Оно лежит в дорсальной части гемоцеля и заключено в перикардиальный синус.

Во время диастолы кровь поступает в сердце из перикардиального синуса через девять пар остий. Во время систолы кровь выбрасывается из сердца по хорошо развитой артериальной системе, состоящей из аорты[9], которая ведет в переднюю часть головогруди, и многочисленных парных боковых артерий. По артериям кровь достигает синусов гемоцеля, в которых располагаются различные внутренние органы. Затем она поступает в два расположенных вентрально крупных продольных синуса, а оттуда к листовидным жабрам, где и обогащается кислородом. Те же самые движения жабр, которые создают вентилирующий ток воды, обеспечивают и ток крови через жаберные ламеллы. Из жабр обогащенная кислородом кровь возвращается в окружающий сердце перикардиальный синус.

В крови растворен дыхательный пигмент гемоцианин и содержатся два типа гемоцитов. Гранулоциты отвечают за свертывание крови, а цианоциты продуцируют гемоцианин. Из-за того, что из взрослого мечехвоста можно получить большой объем крови, они являются излюбленным объектом физиологов и биохимиков, изучающих гемоцианин и другие компоненты крови.

ДЫХАНИЕ

Дыхание осуществляется с помощью многочисленных плоских листовидных ламелл, расположенных на задней поверхности пяти пар жабр. Последние лежат в жаберной камере на вентральной поверхности абдомена (см. рис. 18.1; 18.2, *А*). Ламеллы представляют собой тонкие, пластинчатые выросты покровов, покрытые тонкой кутикулой. Они ориентированы параллельно друг другу и напоминают книгу с большим количеством листов. Экзоподит каждой жабры несет от 80 до 200 ламелл. Совокупная площадь дыхательной поверхности всех ламелл составляет около 2 м^2. Гемоцель продолжается внутрь каждой ламеллы, тонкая кутикула которых не препятствует газообмену между кровью и окружающей средой.

Ритмичные движения жабр поддерживают постоянный ток воды через жаберную камеру. В последнюю вода поступает со спинной стороны тела через боковые щели между головогрудью и брюшком (см. рис. 18.1). Затем вода движется назад по вентральной поверхности абдомена, омывая ламеллы, и выбрасывается наружу по бокам от хвостового шипа. Чувствительные флабеллюмы толкательных ножек, расположенные во входящем потоке, отслеживают качество воды, поступающей в жаберную камеру.

ЭКСКРЕЦИЯ

Как и у большинства водных животных, у мечехвостов азотистый обмен осуществляется по аммонотели-

http://jurassic.ru/

ческому типу. Аммоний, другие продукты обмена и токсины выводятся за счет диффузии через проницаемые поверхности жаберных ламелл. С помощью жабр осуществляется также регуляция ионного состава. Специализированный эпителий ламелл переносит ионы из окружающей среды в кровь. В солоноватоводной среде осморегуляция осуществляется четырьмя парами мешковидных нефридиев, которые выводят некоторые метаболиты, токсины и отработанные гормоны. С каждой стороны тела залегают по четыре кирпично-красных мешковидных нефридия (коксальные железы), объединенных общим протоком, мочевой пузырь и нефридиопор (см. рис. 18.2, *Б*). Нефридиопоры открываются на коксах пятой пары конечностей. У эмбрионов закладывается по два мешковидных нефридия в каждом сегменте головогруди[10], но у взрослых животных две пары полностью исчезают.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Центральная нервная система мечехвостов демонстрирует все признаки цефализации. В ней доминируют крупный мозг, или супраэзофагальный ганглий (рис. 18.2, *А*), расположенный над пищеводом, две околопищеводных коннективы и субэзофагальный ганглий, расположенный под пищеводом. Мозг представляет собой синцеребрум, состоящий из двух пар крупных нейромеров. Глаза иннервируются протоцеребрумом, а хелицеры — второй парой нейромеров, которые традиционно считаются гомологичными тритоцеребруму[11]. Субэзофагальный ганглий состоит из слившихся ганглиев остальных головогрудных сегментов и первых двух сегментов абдомена. Два продольных нервных ствола, которые идут назад от субэзофагального ганглия, несут пять пар ганглиев, принадлежащих сегментам брюшка и иннервирующих соответственно пять пар жабр.

Латеральные глаза относятся к типу сложных глаз. Каждый из них состоит примерно из 1000 омматидиев. Ретинула омматидия образована 8—14 ретинулярными клетками. Они окружают образуемый ими центрально расположенный рабдом (см. рис. 18.2, *В*). Каждый омматидий имеет роговичную линзу (или кутикулярный конус), концентрирующую лучи света на рабдоме. Омматидий окружают проксимальные и дистальные пигментные клетки. Возможно, мечехвосты способны заметить движение, но у них слишком мало омматидиев, чтобы сформировать изображение. Относительно простое строение «сложных» глаз мечехвостов привлекает к ним внимание нейрофизиологов, которые часто используют их для изучения связи между стимулом и аксональным ответом в сложных глазах членистоногих.

Расположенные медиально глазки (оцелли) устроены по типу пигментного бокала и снабжены сферической кутикулярной линзой. На вентральной поверхности карапакса присутствует также рудиментарный вентральный глазок. Кроме того, разнообразные сенсиллы выполняют функции механорецепторов, хеморецепторов или осморецепторов.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Мечехвосты раздельнополы и обладают истинным наружным оплодотворением, которое членистоногим в целом несвойственно. Парные гонады

http://jurassic.ru/

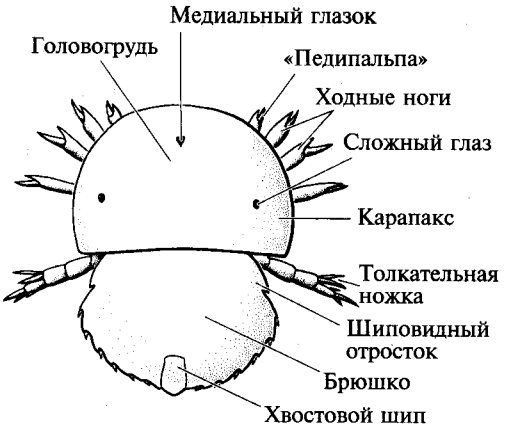


Рис. 18.5. Xiphosura. «Трилобитная» личинка мечехвоста *Limulus*, вид со спинной стороны

представляют собой дериваты целомов. Яичники и семенники образованы сильно ветвящимися трубочками, которые свободно располагаются в гемоцеле и переплетаются с трубчатыми отростками пищеварительных желез. Половые протоки соединяют гонады с гонопорами, расположенными на протоподитах половой крышки — специализированных конечностях второго абдоминального сегмента. Сперматозоиды имеют жгутик, его аксонема в зависимости от вида характеризуется формулой 9 +2 или 9 +0.

«Спаривание» и откладка яиц происходят у *Limulus* во время чрезвычайно сильных приливов в полнолуние или новолуние весной и летом. Самцы и самки мигрируют на мелководье и скапливаются вдоль берегов узких проливов, губ и эстуариев. Более мелкий самец забирается на брюшной щит самки и удерживается там с помощью первой пары крючковидных ходных ног (педипальп). Тем временем самка выкапывает в песке ямку у верхней границы прилива и откладывает от 2000 до 30000 крупных яиц. За один сезон она может отложить до 75000 яиц. После того как яйца отложены, самец выпускает на них сперму. Пара расходится, яйца прикрываются песком и остаются в нем. В результате эмбрионального развития формируются личинки, они покидают ямки в песке и выходят в воду, когда отмель снова окажется залитой во время следующего сильного весеннего прилива.

Яйца макролецитальные, центролецитальные, диаметром 2—3 мм, заключены в толстую оболочку. В результате мероблastического дробления образуется стерробластула, в которой желток сконцентрирован во внутренних клетках[12]. Яйцо покидает **трилобитная личинка**, названная так из-за своего сходства с трилобитом (рис. 18.5), длиной около 1 см, она может плавать и зарываться в песок. Личинка напоминает взрослого мечехвоста, за исключением того, что ее хвостовой шип едва выражен и имеется лишь две пары жабр из пяти. Все остальные придатки у нее есть, так же как и оба типа глаз[13]. В процессе последующих линек добавляются недостающие жабры, удлиняется хвостовой шип, молодое животное приобретает форму взрослого организма. Карапакс молодых мечехвостов, обычных на песчаных литоралях, за первый год жизни достигает ширины 4 см. Половая зрелость наступает только после достижения 9—12-летнего возраста, а общая продолжительность жизни может составлять 19 лет.

ARACHNIDA^{C} (ПАУКООБРАЗНЫЕ)

Почти все современные хелицеровые представлены паукообразными, число которых насчитывает около 70000 описанных и не менее милли-

http://jurassic.ru/

она или даже более видов, которые еще предстоит открыть и описать. Этот таксон включает как хорошо знакомых животных — пауков, скорпионов, клещей, так и ряд менее известных групп. Существует около 11 главных таксонов паукообразных, но более 80 % видов составляют пауки и клещи. Почти все паукообразные — это наземные хищники.

В группу Arachnida входят Scorpiones (скорпионы), Palpigradi (кенении), Uropigi (телифоны, или жгутоногие[14]), Araneae (пауки), Amblypigi (фрины, или жгутоногие), Pseudoscorpiones (лжескорпионы), Solifugae (сольпуги, или фаланги), Opiliones (сенокосцы), Ricinulei (рицинулы) и клещи (Acari) (см. примеч. 53. — *Примеч. ред.*), причем все они в линнеевской классификации рассматриваются как отряды.

Паукообразные представляют собой один из двух таксонов членистоногих, представители которого наиболее успешно освоили наземный образ жизни. Вторым таким таксоном являются трахейнодышащие (Tracheata) — разнообразные многоножки и насекомые. Представители обоих таксонов совершенно независимо друг от друга заселили наземные места обитания, адаптировались к ним и широко распространились на суше. Большинство проблем, связанных с проживанием в негостеприимной наземной среде, были решены паукообразными и трахейнодышащими независимо, но у них была общая отправная точка — древнее членистоногое животное с присущими ему морфологическими и физиологическими особенностями. В результате возникли две эволюционные линии во многом похожих друг на друга животных. Однако необходимо постоянно помнить, что какие-то свойственные им общие признаки были унаследованы от общего предка, а какие-то являются конвергентными и приобретены ими вторично в процессе адаптации к жизни на суше.

К паукообразным относятся все ныне живущие наземные хелицеровые и те немногие виды, которые вторично вернулись в водную среду обитания. Как все успешные завоевания суши, переход паукообразных от существования в воде к жизни в наземных местах обитания потребовал от них фундаментальной морфологической и физиологической перестройки тела, унаследованного от предковой формы (водного членистоногого). В первую очередь речь идет о сохранении влаги в организме, ибо для наземных организмов это становится самой важной задачей. Чтобы уменьшить потери воды, эпикутикула приобрела наружный восковой слой. Жаберные книжки в процессе адаптации к воздушному дыханию у паукообразных преобразовались в легочные книжки (см. примеч. 27 к гл. 16. — *Примеч. ред.*). Позднее органами воздушного дыхания в обеих группах становятся трахеи. Удаление конечных продуктов азотистого обмена осуществляется по урикотелическому типу, а органами выделения становятся мальпигиевы сосуды. Сегментарные придатки преобразовались в ходные ноги, специально приспособленные для передвижения по суше. Появились специализированные сенсиллы, эффективно функционирующие в воздушной среде. Представители разных таксонов независимо друг от друга приобрели ряд уникальных новых признаков, в частности способность производить шелк (пауки, псевдоскорпионы и некоторые клещи), ядовитые железы (скорпионы, пауки и псевдоскорпионы).

Появление ископаемых представителей существующих ныне наземных таксонов паукообразных датируется

http://jurassic.ru/

началом девона, а ископаемые скорпионы известны еще из силурийских отложений. Силурийские скорпионы были водными животными, современниками гигантских щитней, от которых, возможно, они и произошли (см. с. 135 и примеч. 19. — *Примеч. ред.*). Гигантские щитни, или эвриптериды, были крупными морскими животными со сложными глазами. Длина некоторых из них превышала 1 м. Первое наземное паукообразное, относившееся к ныне вымершему таксону Trigonotarbida, появилось в верхнем силуре и было родственно паукам. К скорпионам они не имели прямого отношения — в палеонтологической летописи эти организмы появляются задолго до первых наземных скорпионов, остатки которых обнаруживаются лишь в каменноугольном периоде. Настоящие пауки, а также лжескорпионы, амблипиги и клещи появляются в девоне. Большинство остальных таксонов возникло в карбоне.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Паукообразные, относящиеся к самым разным таксонам, имеют общий для всех хелицеровых план строения: их тело разделено на две тагмы, передний цефалоторакс (головогрудь) и расположенный сзади абдомен (брюшко). Несегментированная головогрудь на спинной стороне покрыта карапаксом, который у представителей большинства таксонов представляет собой единый склерит (см. рис. 18.19), хотя у некоторых он разделен (см. рис. 18.31). Сегментация брюшка обычно хорошо выражена, однако у представителей некоторых таксонов, в том числе и весьма значимых, она исчезает.

Придатки головогруди сходны у всех паукообразных. Самые первые из них, хелицеры, состоят из 2—3 члеников, снабжены клешней и используются для питания или защиты (см. рис. 18.11; 18.19). Иногда хелицеры снабжены ядовитыми или продуцирующими шелк железами. Хелицеры закладываются у эмбриона позади ротового отверстия, но у взрослых располагаются перед ним.

Вторая пара придатков представлена состоящими из шести члеников педипальпами (см. рис. 18.11), которые могут заканчиваться клешней, а могут быть похожи на обычную конечность. Педипальпы выполняют самые разнообразные функции: участвуют в добывании и удерживании пищи и локомоции, используются для защиты или копания грунта, играют важную роль в репродукции или выполняют функции органов чувств. У многих паукообразных коксы педипальп снабжены гнатобазами, служащими для измельчения пищи в предротовой полости.

Остальные четыре пары придатков — это ходные ноги (см. рис. 18.11), каждая из которых состоит из семи члеников. Проксимально располагается кокса (соха), далее следуют вертлуг (trochanter), бедро (femur), надколенник (patella), голень (tibia), предлапка (metatarsus) и лапка (tarsus). Коксы первой пары ног часто снабжены гнатобазами (см. рис. 18.12). Во многих случаях коксы смещены к средней линии тела, где они фактически замещают стерниты и играют роль панциря на брюшной поверхности тела. Ходные ноги имеют внутренние мышцы-сгибатели, но у большинства паукообразных выпрямление конечности осуществляется гидростатически, за счет повышения давления крови в гемоцеле. Однако у представителей некоторых таксонов имеются мышцы-разгибатели (скорпионы, псевдоскорпионы, сенокосцы и сольпуги). Ходные ноги заканчиваются

http://jurassic.ru/

коготками и часто несут сенсорные структуры — трихоботрии и щелевидные органы чувств. Иногда конечности модифицируются для выполнения разнообразных функций, непосредственно с локомоцией не связанных.

Головогрудь и брюшко могут соединяться тонкой перемычкой — **стебельком**, формирующимся из седьмого сегмента[15] (см. рис. 18.18), однако у многих форм тело лишено этой перетяжки. У клещей головогрудь и брюшко полностью сливаются, и граница между ними неразличима (см. рис. 18.40, *А*). У представителей большинства таксонов брюшко сегментировано подобно тому, как это имеет место у гигантских щитней (см. рис. 18.9) и скорпионов (см. рис. 18.10; 18.11), а экзоскелет образующих их сегментов представлен склеротизованными тергитами и стернитами. Иногда оно разделено на переднебрюшие и заднебрюшие (см. рис. 18.9; 18.10). У клещей и большинства пауков склериты и другие признаки сегментации брюшка утрачены. Брюшко обычно не несет конечностей, а если они имеются, то не похожи на ходные ноги и сильно видоизменены. Они могут превращаться в легочные книжки, паутинные бородавки, половую крышечку и гребешки (гребневидные органы). Тельсон обычно не выражен, однако у некоторых форм он сохраняется в модифицированном виде. Таковы, например, хвостовая игла скорпионов или жгутовидный чувствительный придаток на заднем конце брюшка кенений (Palpigradi), телифонов (Uropygi) и шизомид (Schizomida).

ПИТАНИЕ

Все паукообразные, за исключением некоторых клещей и сенокосцев, являются хищниками. Переваривание начинается еще вне тела, в рот попадает только жидкая пища, а кишка приспособлена к перевариванию жидкости. Бóльшая часть кишечника, в том числе рот и трубочки пищеварительных желез, имеет очень узкий просвет, не позволяющий проходить крупным частицам пищи. Добычей обычно служат мелкие членистоногие, которых паукообразные захватывают и убивают с помощью хелицер и/или педипальп, а потом пережевывают или хотя бы разрывают на куски. Пища переваривается в преоральной полости и только потом проглатывается. **Преоральная полость** представляет собой карман, образованный передним концом карапакса и расположенными здесь придатками (см. рис. 18.12). Она не входит в состав пищеварительного тракта, а лишь предшествует ему. В нее из ротового отверстия выделяются пищеварительные ферменты, поступающие из средней кишки по пищеводу. Они смачивают и гидролизуют пережеванную или измельченную добычу, находящуюся в преоральной полости. Получающаяся в результате такой обработки мелкодисперсная взвесь частично переваренных пищевых частиц затем всасывается через рот в переднюю кишку.

Передняя кишка состоит из выстланной кутикулой глотки, пищевода и иногда желудка. Либо глотка, либо желудок функционируют как мышечный насос (см. рис. 18.20). В передней кишке часто имеется фильтр из щетинок, исключающий попадание частиц, которые могли бы закупорить трубочки пищеварительных желез. Густая жидкость попадает в среднюю кишку и пищеварительные железы в виде смеси молекул и микроскопических частиц. Дальнейшее внеклеточное пищеварение, а также абсорбция,

http://jurassic.ru/

фагоцитоз и внутриклеточное пищеварение протекают в средней кишке и пищеварительных железах. Задняя кишка, в состав которой могут входить тонкий кишечник, клоака и прямая кишка (ректум), соединяет среднюю кишку с анусом. В ректуме осуществляется реабсорбция воды, обезвоживаются и формируются фекалии.

ДЫХАНИЕ

Органами газообмена у паукообразных служат либо легкие, устроенные по типу легочных книжек, либо трахеи, причем и те, и другие представляют собой глубокие впячивания экзоскелета в гемоцель. У некоторых мелких паукообразных нет специализированных участков покровов для осуществления газообмена. В этих случаях в дыхании участвуют покровы всей поверхности тела (кенении и часть клещей).

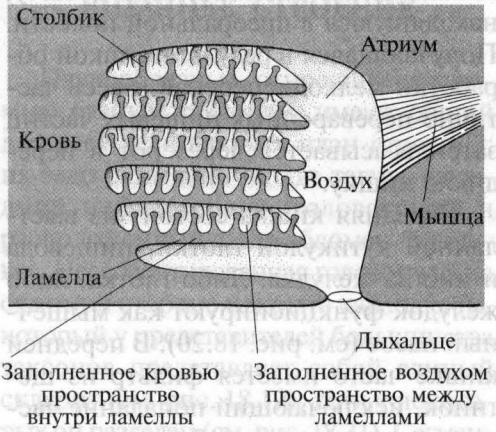


Рис. 18.6. Паукообразные.

На схеме изображен сагиттальный разрез легкого (легочной книжки) (из *Weygoldt P. 1996. Chelicerata, Spinnentiere. In Westheide W. and Rieger R. (Eds.): Spezielle Zoologie: I. Einzeller und Wirbellose Tiere. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. Pp. 449—497*)

Считается, что легочные книжки произошли от жаберных книжек при выходе водных паукообразных на сушу. Вероятно, у некоторых паукообразных (пауков, сенокосцев, лжескорпионов) трахеи развились из легочных «книжек», в то время как у других представителей этой группы (сольпуги, клещи) они возникли независимо, возможно, из аподем. Жаберные книжки сформировались из экзоподитов брюшных конечностей водных хелицеровых. Вследствие этого легочные книжки и любые трахеи, возникшие на их основе, представляют собой сильно модифицированные брюшные конечности.

Легочная книжка помещается в склеротизованном мешковидном углублении покровов вентральной поверхности абдомена — атриуме (см. рис. 18.20). С помощью щелевидного дыхальца (стигмы) (см. рис. 18.26) полость атриума сообщается с наружной средой. От его передней стенки внутрь отходят многочисленные тонкие, плоские, наполненные кровью ламеллы. Короткие клиновидные столбики между ламеллами не дают им слипаться, позволяя воздуху свободно циркулировать между ними (рис. 18.6). Через тонкую проницаемую кутикулу ламеллы осуществляется газообмен между воздухом, находящимся в просвете между ламеллами, и кровью в ламелле. Заполненная кровью полость ламеллы составляет часть легочного синуса, окружающего легкое.

Газы поступают в атриум и покидают его главным образом за счет диффузии через дыхальца. Вентиляция атриума может осуществляться с помощью мышцы, при сокращении которой его объем увеличивается и воздух активно засасывается внутрь через дыхальце. При расслаблении мышцы эластичные кутикулярные стенки ат-

http://jurassic.ru/

риума возвращаются в исходное состояние, его объем уменьшается, и воздух выталкивается наружу через дыхальце. Хотя легочные «книжки» были исходными органами дыхания паукообразных, в настоящее время они сохранились только у скорпионов (четыре пары), пауков (одна или две пары), фрин (две пары) и телифонов (две пары). Кровь переносит газы от легких к тканям.

Трахеи были приобретены паукообразными независимо от трахейнодышащих (многоножек и насекомых), и между ними имеются существенные отличия. Как и легкие, трахеи — это выстланные кутикулой трубчатые впячивания покровов. Трахеи берут начало от дыхалец (стигм) на поверхности тела и глубоко заходят в гемоцель (см. рис. 18.26, *Б*). У паукообразных трахеи омываются кровью и не контактируют непосредственно с клетками, в которых протекает обмен веществ. Таким образом, перенос кислорода к тканям осуществляется кровью. В этом заключается существенное отличие трахей паукообразных от трахей насекомых. У последних трахеи непосредственно контактируют с клетками и даже проникают в них, так что кровь в переносе кислорода участия не принимает. Трахеи сохраняют воду лучше, чем легочные мешки. Сильнее всего они развиты у мелких паукообразных, поскольку легочные книжки характеризуются высоким значением отношения площадь поверхности/объем, что приводит к избыточной потере воды.

Паукообразные имеют два типа трахей (см. рис. 18.26, *Б*). **Ситовидные трахеи**, будучи производными легочных книжек, состоят из дыхальца и атриума, который несет многочисленные ламеллы. Однако сами ламеллы скорее представляют собой тонкие разветвленные трубочки, а не плоские листки. Ситовидные трахеи встречаются у некоторых пауков, лжескорпионов и рицинулей. **Трубчатые трахеи** имеют вид разветвленных или простых неветвящихся трубочек, которые отходят по одной от стигм на поверхности тела. Трубчатые трахеи обнаружены у сенокосцев, большинства пауков, клещей и сольпуг. Они имеют разное происхождение, ибо в одних случаях сформировались на основе легочных книжек, а в других — это модифицированные полые аподемы. Несомненно, что в разных таксонах паукообразных трахеи возникали независимо и неоднократно.

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

Сердце представляет собой расположенную дорсально мышечную трубку, лежащую в передней части брюшка, и только в редких случаях продолжающуюся в головогрудь. В самом примитивном случае сердечная трубка длинная и несет семь пар посегментно расположенных остий, однако у представителей разных отрядов сердце в различной степени подвергается редукции (см. рис. 18.20). Мелкие паукообразные, такие как кенении (Palpigradi) и большинство клещей, вторично полностью утратили сердце. Стенка сердца образована преимущественно кольцевыми мышцами, однако снаружи располагаются еще слои продольных мышц и соединительной ткани. Сердце заключено в перикардиальный синус.

От переднего и заднего концов сердца берут начало передняя и задняя аорты соответственно. По бокам от него отходят парные сегментарные артерии. Передняя аорта доставляет кровь в перивисцеральный синус го-

http://jurassic.ru/

ловогруди и обеспечивает центральную нервную систему питательными веществами и кислородом. Задняя аорта и сегментарные артерии снабжают кровью перивисцеральный синус брюшка. Кровь обогащается кислородом в ламеллах легочных книжек и/или омывая трахеи.

Каждое легкое паукообразных заключено в **легочный синус** (см. рис. 18.20). Кровь поступает в него из перивисцерального синуса. В состав легочного синуса входит внутреннее пространство ламелл легочных книжек. От каждого легочного синуса к перикардиальному синусу идет **пневмоперикардиальная вена**, несущая обогащенную кислородом кровь от легких к сердцу. Кровь некоторых паукообразных, имеющих легкие (скорпионов и многих пауков), содержит дыхательный пигмент гемоцианин.

ЭКСКРЕЦИЯ

Выведение азотистых продуктов обмена, образующихся в результате метаболизма белков и нуклеиновых кислот, обычно связано с большими потерями воды, и наземные животные должны так перестраивать свой азотистый обмен, чтобы для удаления его конечных продуктов не требовалось много воды. Поскольку для выведения аммония, производимого водными животными, необходимо большое количество воды, паукообразные экскретируют главным образом гуанин, аденин, ксантин или мочевую кислоту. Эти вещества относительно нетоксичны, практически нерастворимы и требуют незначительного количества воды для удаления их из организма.

Для удаления отходов подобного рода паукообразные используют экскреторные органы двух типов. Мешковидные нефридии, или коксальные железы (см. рис. 18.2, *Б*), были унаследованы ими от водных предков. Мальпигиевы сосуды были приобретены паукообразными (как и трахейнодышащими), по крайней мере, один раз, хотя не исключено, что это происходило неоднократно. Представители некоторых таксонов паукообразных имеют и мешковидные нефридии, и мальпигиевы сосуды, тогда как у других присутствуют либо одни, либо другие. Мешковидные нефридии, возникшие из целомических мешков, обычно приурочены к одному или двум сегментам головогруди, и их протоки открываются в основании кокс этих сегментов.

Мальпигиевы сосуды представляют собой трубчатые выросты кишечника, расположенные рядом с границей средней и задней кишок (см. рис. 18.20). Мальпигиевы сосуды паукообразных имеют энтодермальное происхождение и формируются за счет средней кишки, тогда как у трахейнодышащих они являются производными задней кишки и соответственно имеют эктодермальное происхождение.

В крови паукообразных можно обнаружить группы нефроцитов — крупных, способных к фагоцитозу клеток. Нефроциты свободно перемещаются в гемоцеле и поглощают продукты обмена. Последние либо просто накапливаются в их цитоплазме, либо подвергаются детоксикации и затем возвращаются в кровь.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Центральная нервная система паукообразных характеризуется далеко зашедшей цефализацией. Признаком этого может служить концентрация

http://jurassic.ru/

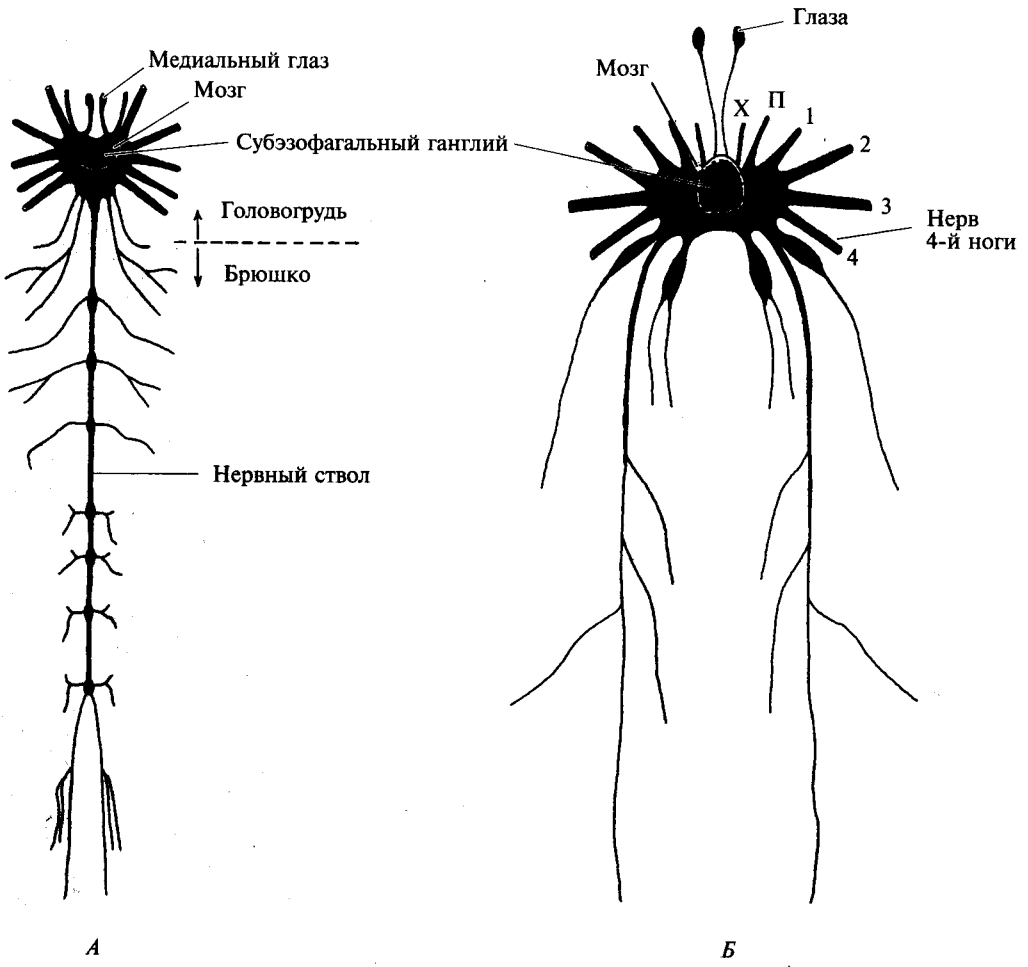
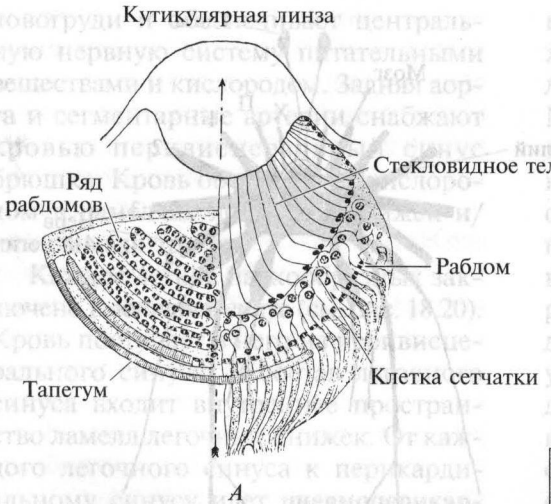


Рис. 18.7. Нервная система паукообразных:

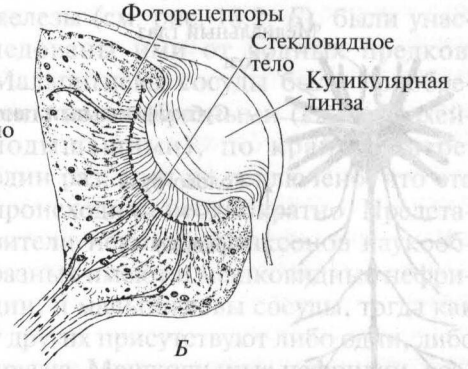
А — нервная система скорпионов, в которой брюшные ганглии сохраняют обособленность и хорошо заметны; *Б* — нервная система сенокосцев, в которой все ганглии брюшного нервного ствола смещены вперед и слились, образовав субэзофагальный ганглий. Обозначения: Х — хелицеры, П — педипальпы, цифры — соответствующие ходные ноги (оба рисунка по *Millot J. 1949. Traité de Zoologie. Vol. VI. Masson et Cie, Paris*)

ганглиев в головогруди. Мозг состоит всего из двух отделов. Протоцеребрум включает оптические центры и соединен с глазами оптическими нервами (см. рис. 16.10, *Б*). Пара иннервирующих хелицеры ганглиев обычно рассматривается как гомолог тритоцеребрума мандибулят. Дейтоцеребрум отсутствует (см. также примеч. 11. — *Прим. ред.*) Большинство (или все) ганглии сегментов головогруди и брюшка смещаются вперед и образуют крупный субэзофагальный ганглий, занимающий большую часть объема гемоцеля головогруди (см. рис. 18.7; 18.20). У всех паукообразных от субэзофагального ганглия отходят чувствительные и моторные нервы к педипальпам и

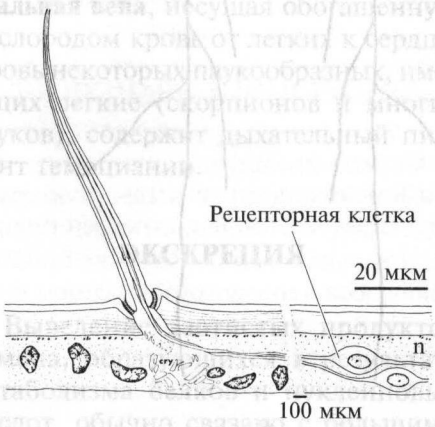
http://jurassic.ru/



А

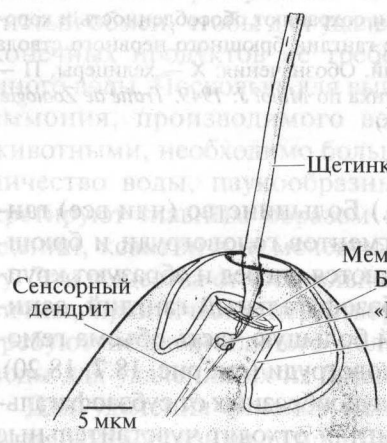


Б



В

Г



Д

Рис. 18.8. Сенсорные структуры паукообразных:

А — схема инвертированного заднего медиального глаза (вторичный глаз) тарантула, снабженного зеркальцем; справа от стрелки сагиттальный срез; слева — трехмерное изображение; стекловидное тело не показано; *Б* — сагиттальный разрез эвертированного глаза (основной глаз) паука; *В* — хемосенсорная щетинка паука (n = аксон); обратите внимание на то, что щетинка полая и на свободном конце несет отверстие; *Г* • — внешний вид лировидного органа чувств; *Д* — часть трихоботрии паука (*А*, *Б* — из *Homann H. 1971. Z. Morphol. Tiere. 69* (*3*): *201—273*; *В* — из *Foelix R. F. 1970. J. Morphol. 132*: *313—334*; *Г* — с любезного разрешения *D. J. Harris*; *Д* — из *Görner P. 1965. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30*:*69—73*)

http://jurassic.ru/

всем остальным конечностям головогруди. У большинства паукообразных брюшные ганглии входят также в состав субэзофагального ганглия, и только у относительно примитивных скорпионов сохраняется абдоминальный отдел нервного ствола, несущий обособленные ганглии брюшных сегментов (рис. 18.7, *А*). Мозг и субэзофагальный ганглий соединены околокишечными коннективами.

Большинство паукообразных обычно имеет органы чувств трех типов, общая характеристика которых была приведена в гл. 16. Это самые разнообразные чувствительные щетинки, глаза и щелевидные органы чувств. Щетинки, главные органы чувств у большинства паукообразных, представлены механорецепторами, хеморецепторами (рис. 18.8, *В*) и трихоботриями.

Трихоботрии (trichos — волосок, bothrium — чаша) — это механорецепторы, служащие для определения слабых движений воздуха. Трихоботрия представляет собой длинную тонкую твердую щетинку (рис. 18.8, *Д*), прикрепленную ко дну чашевидного углубления кутикулы — **ботрии**. Щетинка соединена с кутикулой, выстилающей дно ботрии, с помощью тонкой кутикулярной мембраны. Такое гибкое соединение позволяет щетинке изменять положение в ответ на малейшее давление. К проксимальному концу основания щетинки прикреплены дендриты не менее четырех чувствительных нейронов, что позволяет этой сенсорной системе определять направление действия стимула. Щетинки отклоняются под влиянием самых незначительных движений воздуха, и это перемещение активирует дендриты. Потоки воздуха, создаваемые движениями крыльев насекомых, могут стимулировать трихоботрии, позволяя тем самым слепому пауку ловить мух. Трихоботрии особенно распространены у паукообразных, у которых они играют важную роль, но имеются они и у насекомых.

Предки паукообразных имели латеральные сложные глаза и медиальные простые глазки (оцелли), устроенные по типу пигментных бокалов. Хотя некоторые ископаемые скорпионы и обладали крупными сложными глазами, похожими на глаза мечехвостов, у современных паукообразных они редуцировались до 3—5 маленьких глаз с крайне модифицированными омматидиями. Омматидии латеральных глаз паукообразных, в отличие от сложных глаз других членистоногих, слились и имеют одну общую роговичную линзу и общую сетчатку (рис. 18.8, *А*). Современные паукообразные могут обладать либо латеральными, либо медиальными глазами. У некоторых имеются и те, и другие. Существуют и слепые формы, у которых глаза отсутствуют.

Фоторецепторные клетки могут быть направлены в сторону, откуда поступает свет (такие глаза называются прямыми, или эвертированными, — рис. 18.8, *Б*), либо в противоположную сторону, как в обращенных, или инвертированных, глазах (рис. 18.8, *А*) (см. также гл. 6. — *Примеч. ред.*). У некоторых паукообразных имеются только эвертированные или только инвертированные глаза, но у многих пауков присутствуют глаза обоих типов.

Щелевидные органы чувств — это кутикулярные сенсорные структуры, которые воспринимают мельчайшие напряжения, возникающие в экзоскелете при его деформации. Они реагируют на нагрузки, которые испытывают гибкие сочленения при движении организма и функционально являются проприоцепторами. Щелевидные органы чувств могут также вос-

http://jurassic.ru/

принимать направление силы тяжести и вибрацию воздуха. Каждый из них состоит из длинной, узкой щели в экзоскелете длиной от 8 до 200 мкм и шириной 1—2 мкм. Снаружи щель прикрыта очень тонкой кутикулярной мембраной. Дендриты рецепторного нейрона соединены с внутренней поверхностью мембраны. Напряжение, возникающее в экзоскелете, приводит к сжатию щели, она сужается, мембрана прогибается внутрь. В ответ на деформацию мембраны дендрит деполяризируется, и в мозг поступает соответствующий сигнал. Щелевидные органы чувств имеются у всех паукообразных, но наибольшего разнообразия они достигают у пауков.

Щелевидные органы чувств часто располагаются поодиночке или собраны в группы; в последнем случае их называют **лировидными органами** (рис. 18.8, *Г*•). Лировидные органы находятся вблизи сочленений склеритов экзоскелета, тогда как одиночные щелевидные органы обычно в большом количестве распределены по всему телу и конечностям, где они ориентированы параллельно продольной оси члеников. Паук *Cupiennius salei*, например, имеет около 3000 щелевидных органов, частично входящих в состав лировидных органов и частично одиночных.

Отсутствие антенн на первом головном сегменте у многих паукообразных компенсируется преобразованием в чувствительные придатки каких-то других конечностей. Иногда это бывает одна из пар ходных ног (см. рис. 18.31). У представителей некоторых таксонов тельсон преобразован в длинный чувствительный придаток, или жгут (флагеллюм), функционирующий как задняя антенна (см. рис. 18.16, *А*).

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Все паукообразные — раздельнополые животные. Для них характерно только внутреннее оплодотворение, но перенос спермы может осуществляться как прямым, так и непрямым способами[16]. Некоторые представители имеют пенис, с помощью которого в процессе копуляции сперма непосредственно передается самке (прямой перенос семени). Многие же организмы — скорпионы, уропиги, шизомиды, псевдоскорпионы, амблипиги — передают сперму в сперматофорах (непрямой перенос семени). По-видимому, это исходный способ осеменения самки у паукообразных, возникший как приспособление к размножению на суше[17]. Непрямой перенос спермы, только без сперматофоров, имеет место у пауков. Половые отверстия и у самцов, и у самок обычно располагаются на вентральной стороне второго брюшного сегмента (см. рис. 18.20). Гонады лежат внутри брюшка и могут быть либо одиночными, либо парными (см. рис. 18.20).

Многие виды перед копуляцией осуществляют сложный **ритуал ухаживания**. Представители обоего пола, особенно самки, реагируют на химические, тактильные или зрительные сигналы, исходящие от потенциального партнера. Эти сигналы не только позволяют особям одного вида узнавать друг друга, но и вызывают ряд сложных взаимных действий партнеров. Они приводят партнеров в состояние готов-

Таким знаком • здесь и далее отмечены рисунки, правообладателей которых не удалось найти и разрешение на их опубликование не получено. В последующих изданиях, при получении издательством соответствующего уведомления от правообладателя, сведения о нем будут скорректированы или данный материал будет исключен.

http://jurassic.ru/

ности к копуляции: животные принимают определенные позы, необходимые для успешного совершения непрямого переноса спермы. Подобное сложное поведение имеет особенно важное значение для активных хищников, ибо позволяет самке распознать в самце партнера для спаривания, а не легкую добычу.

Макролецитальные яйца паукообразных относятся к центролецитальному типу. Дробление обычно поверхностное. Бластула, как правило, состоит из однородной разделенной на клеточные территории бластодермы, окружающей массу желтка. Большинство паукообразных откладывают яйца, но для всех скорпионов и некоторых клещей характерно живорождение.

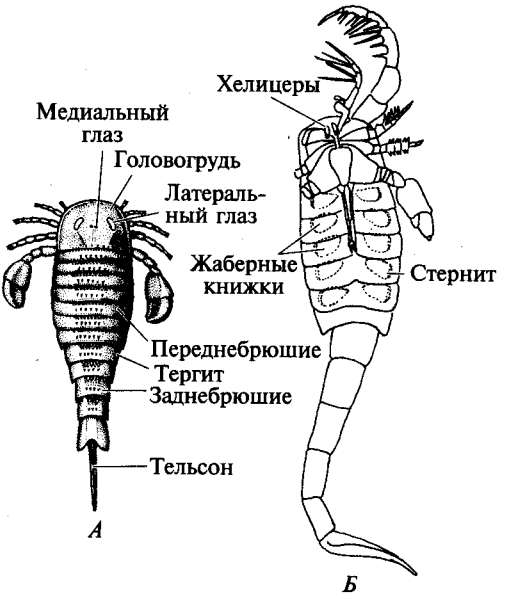


Рис. 18.9. Eurypterida:

А — *Eurypterus remipes* (вид со спинной стороны); *Б* — *Mixopterus kiaeri*, на головогруди конечности изображены лишь с одной стороны (вид с вентральной стороны) (*А* — по *Nieszkowski*; *Б* — по *Stormer* из *Fage*)

EURYPTERIDA[O] (ГИГАНТСКИЕ ЩИТНИ, ИЛИ РАКОСКОРПИОНЫ)

Гигантские щитни — группа вымерших хелицеровых, которые появились на Земле в ордовике и исчезли в перми. Эти «морские скорпионы» (рис. 18.9) вели водный образ жизни. Они обитали в море, солоноватых и пресных водах и были активными хищниками. Вероятно, некоторые из них периодически на короткое время выходили на сушу. Эвриптериды были крупнейшими из когда-либо существовавших членистоногих. Так, представители вида *Pterygotus* достигали в длину почти 3 м. В некоторых зоологических системах таксон Eurypterida рассматривается как подкласс в классе Merostomata[18].

Считается, что гигантские щитни очень рано отделились от ветви, которая в дальнейшем привела к паукообразным. Эвриптериды и современные скорпионы обладают несколькими общими признаками, в том числе их тело сходным образом разделено на тагмы. Возможно, между ними существуют родственные связи, но гигантские щитни не были непосредственными предками скорпионов[19]. И эвриптериды, и скорпионы имеют общий апоморфный признак: стернум у них образован слившимися хилариями, которые сохраняются у форм, образующих основание ствола хелицеровых (см. примеч. 23. — *Примеч. ред.*).

Много общего в строении имеется у эвриптерид и мечехвостов, хотя в организации представителей этих двух групп есть и существенные различия. Тело и тех, и других состоит из двух тагм — головогруди и брюшка (см. рис. 18.9). Шесть сегментов головогруди[20] сливаются и покрыты карапаксом, но головогрудь эвриптерид в отличие от

http://jurassic.ru/

мечехвостов меньше брюшка. Головогрудь несет шесть пар придатков, причем первая пара представлена небольшими хелицерами, а последняя — у одних видов гребными конечностями, а у других — ходными ногами. Вероятно, эвриптериды могли и плавать, и ползать по дну. Важным отличием между мечехвостами и эвриптеридами было то, что у последних брюшные сегменты не сливались. У них имеются отчетливо выраженное, состоящее из семи сегментов переднебрюшие и более узкое, образованное пятью сегментами заднебрюшие. Переднебрюшие несет пять пар жаберных книжек, тогда как половая крышечка отсутствует[21]. Заднебрюшие не несет никаких придатков, лишь последний сегмент снабжен хвостовым шипом. Возможно, некоторые виды использовали его как ядовитое жало.

SCORPIONES^{O} (СКОРПИОНЫ)

Скорпионы принадлежат к древнему таксону, ископаемые представители которого встречаются начиная с силура. Силурийские и девонские скорпионы вели водный образ жизни, имели жабры, а клешни на ногах отсутствовали. Наземные скорпионы появились в девоне. Описанные 1 200 видов современных скорпионов распространены преимущественно в тропиках и субтропиках, но встречаются на всех континентах, за исключением Антарктиды. В Западном полушарии их можно встретить от южной Канады до юга Южной Америки, а в Северной Америке скорпионы наиболее многочисленны на юго-востоке и юго-западе.

Скорпионы — это преимущественно ночные животные, ведущие скрытный образ жизни. В дневное время они прячутся под поваленными деревьями, корой или камнями, в расщелинах скал и в норках. Скорпионов можно обнаружить практически во всех наземных местах обитания, в том числе в лесах, на лугах и в пустынях, причем некоторые виды связаны с растительностью, известны также виды, живущие на деревьях и обитающие в пещерах, а небольшое число форм приурочено к морской литорали. Часто скорпионов можно обнаружить вблизи или даже внутри человеческого жилья, и привычка жителей пустыни вытряхивать обувь, прежде чем ее надеть, является мудрой предосторожностью. Многие виды характерны для пустынных регионов, причем в аридной зоне Южной Калифорнии[22] наблюдается самое большое в мире разнообразие видов скорпионов. Однако это вовсе не означает, что скорпионы населяют только засушливые места обитания. Многим требуется влажная окружающая среда, а некоторые живут в тропических лесах. Скорпионы обладают способностью светиться ярко-зеленым светом под ультрафиолетом, и их легко можно видеть ночью, используя ультрафиолетовую лампу.

Скорпионы — это относительно крупные паукообразные. Длина большинства представителей составляет 3—9 см. Самый маленький скорпион — обитатель пещер *Typlochactas mitchelli*, достигающий лишь 9 мм в длину, а самый крупный — африканский *Hadogenes troglodytes* длиной 21 см. Длина некоторых скорпионов, живших в карбоне, составляла 86 см.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Внешняя морфология скорпионов, начиная с силура, практически не изменилась. Их тело состоит из голо-

http://jurassic.ru/

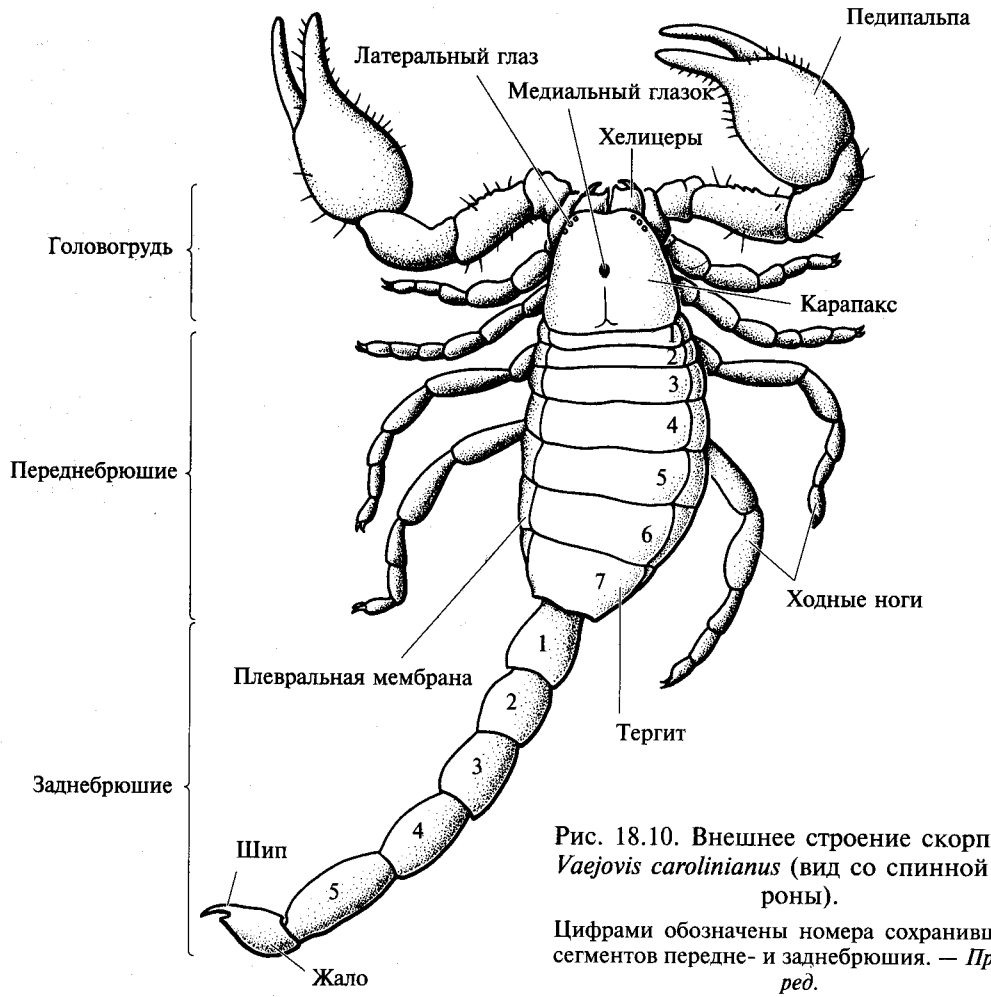


Рис. 18.10. Внешнее строение скорпиона *Vaejovis carolinianus* (вид со спинной стороны).

Цифрами обозначены номера сохранившихся сегментов передне- и заднебрюшия. — *Примеч. ред.*

вогруди и длинного сегментированного брюшка, которое оканчивается тельсоном, или жалом (рис. 18.10). С дорсальной стороны головогрудь полностью покрыта карапаксом, посередине которого располагаются два крупных выпуклых медиальных глаза. Кроме них от двух до пяти пар маленьких боковых глаз расположены вдоль переднего и боковых краев карапакса. У некоторых скорпионов, обитающих в пещерах, глаза отсутствуют.

Хелицеры скорпионов имеют небольшие размеры, несут клешни и отходят вперед от переднего конца тела (рис. 18.11). Вместе с верхней губой (лабрумом) они образуют верхнюю стенку преоральной полости (рис. 18.12). Отличительной чертой скорпионов являются сильно увеличенные педипальпы с большими клешнями — приспособление для захвата и удержания добычи. Их коксы образуют боковые стенки преоральной полости. Коксы четырех пар ходных конечностей формируют вентральную поверхность головогруди (рис. 18.11). Они замещают утраченные стерниты передней части

http://jurassic.ru/

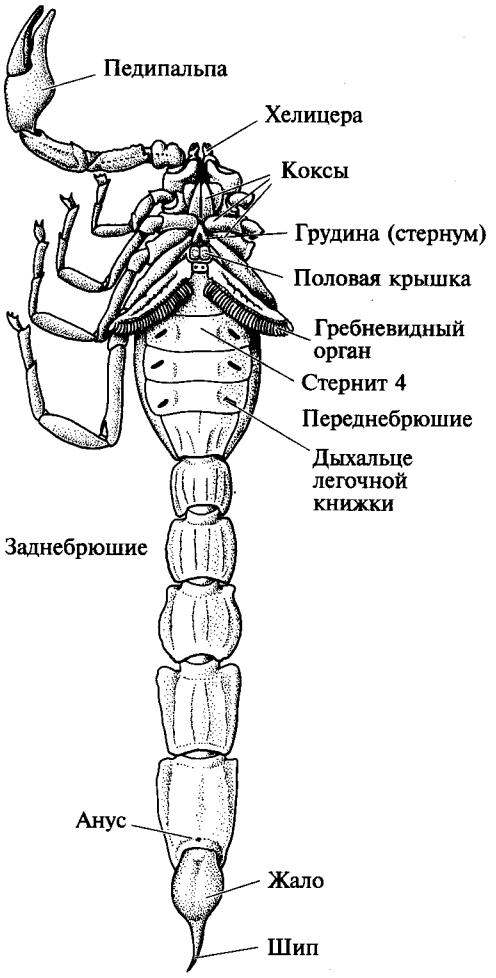


Рис. 18.11. Внешнее строение скорпиона *Androctonus australis* (вид с вентральной стороны) (по *Lankester* из *Millot and Vachon, 1949*)

головогруди. Вентральная пластинка, или стернум (см. рис. 18.11), представляет собой слившиеся стерниты пятого и шестого сегментов[23]. Коксы первых двух пар ходных ног преобразуются в гнатобазы, образующие дно преоральной полости (см. рис. 18.12).

Головогрудь и брюшко соединены между собой по всей площади поперечного сечения, соответственно стебелек у скорпионов отсутствует (см. рис. 18.10; 18.11)[24]. Непосредственно за головогрудью располагается длинное брюшко: его широкое переднебрюшие насчитывает семь сегментов, а узкое заднебрюшие — пять сегментов. То, что передне- и заднебрюшие хорошо развиты и заметно отличаются друг от друга, следует рассматривать как примитивный признак, сближающий скорпионов и эвриптерид. С дорсальной стороны сегменты переднебрюшия защищены семью тергитами, а с вентральной — их стернитами. Стерниты и тергиты по бокам соединены гибкими несклеротизованными плевральными мембранами. Передние стерниты формируют для защиты полового отверстия две половые крышечки, расположенные на первом сегменте переднебрюшия[25]. Два уникальных образования, гребневидные органы, представляют собой видоизмененные придатки второго сегмента переднебрюшия, которые играют роль органов чувств. Внешне они похожи на два гребня, которые прикреплены посередине к вентральной поверхности тела и сильно разведены в стороны. Стерниты III—VII сегментов брюшка практически не видоизменены. Первые четыре (III—VI сегменты) несут по два дыхальца (стигмы), ведущие в легкие (см. рис. 18.11). Сегменты заднебрюшия, которое иногда называют «хвостом», защищены не разделенными на отдельные склериты склеротизованными кольцами небольшого диаметра. На вентральной поверхности последнего сегмента находится анус, а к его заднему концу прикреплено ядовитое жало[26].

ПИТАНИЕ

Скорпионы питаются беспозвоночными животными, в первую очередь другими паукообразными и насекомы-

http://jurassic.ru/

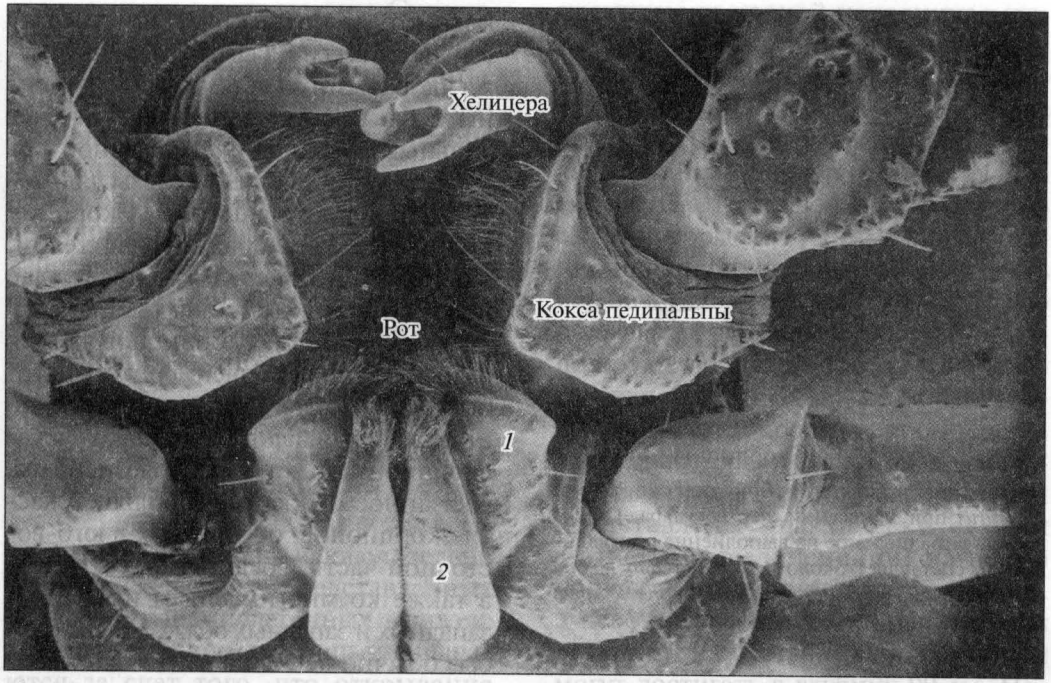


Рис. 18.12. Скорпион, вид спереди.

Преоральная полость — это небольшое пространство перед ротовым отверстием, ограниченное основаниями нескольких придатков. Верхняя губа (лабрум), образующая верхний свод преоральной полости, не видна из-за хелицер; *1* и *2* — гнатобазы (коксы) первой и второй ходных ног (из *Farley R. D. 1999*, в *Harrison F. W. and Foelix R. F.* (*Eds.*): *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 8A* (*Fig. 3—13 a, b*). *Copyright 1999*, воспроизведено с разрешения *Wiley-Liss, Inc.*, субсидировано *John Wiley and Sons.* Фотография предоставлена *R. D. Farley*)

ми. Многие (возможно, большинство скорпионов) подкарауливают добычу, принимая при этом особую позу ожидания. «Пальцы» клешней педипальп у них расставлены, причем концы подвижных «пальцев» и гребешки касаются земли. Роющие виды поджидают добычу у входа в свою норку. Информацию о приближении добычи скорпион получает с помощью расположенных на педипальпах трихоботрий или, в некоторых случаях, воспринимая тарзальными волосками и щелевидными органами вибрацию грунта. Обитающий в пустынных районах Северной Америки *Paruroctonus mesaensis* может определить местонахождение земляного таракана на расстоянии 50 см и выкопать его всего за несколько секунд. Некоторые скорпионы ловят добычу на лету, определяя ее местонахождение и отслеживая с помощью трихоботрий с расстояния в 10 см.

Во время питания скорпион хватает и удерживает добычу своими большими педипальпами, а жало использует для умерщвления или парализации жертвы (рис. 18.13). Однако если с жертвой можно справиться с помощью одних педипальп, жало остается не задействованным. Затем пойманную добычу скорпион помещает в преоральную полость, где ее медленно раздавливают и разрывают хелицеры и гнатобазы (см. рис. 18.12). Выделяемые из средней кишки гидролитиче-

http://jurassic.ru/

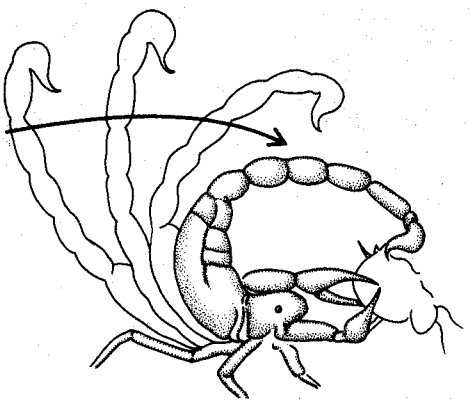


Рис. 18.13. Скорпионы.

Изменение положения брюшка скорпиона *Hadrurus* при нанесении жертве удара. Общее время, затрачиваемое на выполнение всего движения, составляет около 0,75 с (из *Bub K. and Bowerman R. F. 1979. Prey capture by the scorpion* Hadrurus arizonensis. *J. Arachnol. 7: 243—253*)

ские ферменты смачивают пищу по мере пережевывания, при этом начинается ее внекишечное переваривание. Полупереваренная пищевая кашица с помощью глотки засасывается в пищеварительный тракт, где процесс пищеварения продолжается и заканчивается подобно тому, как это протекает у всех остальных паукообразных. Уровень метаболизма у скорпионов один из самых низких среди всех изученных в этом отношении животных. Некоторые скорпионы могут обходиться без пищи около года. Для многих видов характерна крайне низкая активность: они проводят в покоящемся состоянии в своих норках более 90 % времени. Усвоение съеденной добычи у скорпионов осуществляется очень эффективно. В результате одной трапезы масса тканей животного может увеличиться на одну треть.

Жало прикреплено к заднему концу последнего сегмента. Оно состоит из вздутого основания и острого, полого, изогнутого **острия**, с помощью которого яд впрыскивается в добычу (см. рис. 18.11). **Яд** вырабатывается двумя ядовитыми железами, расположенными во вздутом основании. За счет сильных сокращений мышечной обкладки, окружающей железы, яд поступает в проток острия. Скорпион поднимает заднебрюшие над телом, наклоняет его вперед и наносит удар по своей жертве (см. рис. 18.13).

У большинства скорпионов яд хотя и достаточно токсичен для того, чтобы убить многих беспозвоночных, но не опасен для человека; однако «укус» скорпиона может быть болезненным. Сказанное относится к большей части скорпионов, обитающих в юго-восточной части Соединенных Штатов, а также ко многим видам из среднезападных и западных областей. Их «укусы» обычно не летальны для человека. Однако в мире существует около 25 видов, относящихся к семейству Buthidae, яд которых очень токсичен. Их нападение может быть фатальным для человека. Наиболее хорошо известны *Androctonus* из Северной Африки и разные виды рода *Centruroides*, встречающиеся в Мексике, Аризоне и штате Нью-Мексико. По имеющимся данным, всего в мире ежегодно от «укусов» скорпионов погибает около 5000 человек. Человек, подвергшийся нападению *Androctonus australis*, может умереть через 6—7 часов. В Мексике причиной смерти, главным образом детей, часто оказываются виды рода *Centruroides*. Нейротоксины, содержащиеся в яде скорпионов, могут вызывать конвульсии, паралич дыхательной мускулатуры и сердечные приступы. Случаев смерти людей от «укусов» скорпионов больше, чем от любых других непаразитических животных, за исключением пчел и змей. Для ядов опасных видов существуют эффективные противоядия. К собственному яду

http://jurassic.ru/

скорпионы не чувствительны. Скорпионы обычно наиболее активны в первые часы после наступления темноты, однако в любой конкретный момент времени активность, по-видимому, проявляют лишь около 10 % популяции. Когда скорпионы ищут добычу, большинство роющих видов остается в пределах одного метра от входа в норку, но известно, что *Paruroctonus mesaensis* возвращается к своей норке с расстояния около 8 м.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Дышат скорпионы исключительно с помощью легких, представленных четырьмя парами легочных книжек. Потери воды при дыхании уменьшаются за счет того, что открывание дыхалец (стигм) контролируется специальными мышцами.

Кровеносная система включает дорсально расположенное трубчатое сердце, несущее семь пар остий, которые открываются в перикардиальный синус переднебрюшия. Транспорт кислорода из легких в ткани осуществляется с помощью хорошо развитой и эффективно функционирующей кровеносной системы, устроенной принципиально так же, как это было описано в общей характеристике паукообразных.

Экскреторная функция реализуется двумя парами мальпигиевых сосудов и одной парой мешковидных нефридиев, которые открываются на коксах третьей пары ходных ног. Обитающие в пустынях скорпионы обладают рядом специальных адаптаций к жизни в условиях острого дефицита влаги. Летальные для скорпионов температуры очень высоки (45—47 °С), а потери влаги за счет испарения из-за практически полной непроницаемости экзоскелета минимальны и являются самыми низкими среди всех членистоногих: 0,01 % от веса тела в час при 25 °С. Скорпионы могут выдерживать потерю воды, достигающую 40 % от веса тела. Подобно кенгуровым крысам некоторые пустынные виды скорпионов никогда не пьют и могут жить исключительно за счет воды, которую получают из пищи. При этом они используют во многом те же физиологические механизмы, что и кенгуровые крысы: покровы непроницаемы для испарения, фекалии максимально обезвожены, продукты экскреции представлены практически сухими азотистыми соединениями, обитают в норках и ведут ночной образ жизни. У некоторых видов, например *Hadrurus arizonensis* из пустыни Сонора, норки могут достигать в глубину 90 см. Некоторые скорпионы периодически приподнимаются на своих ножках над грунтом. Такое поведение, называемое «проветриванием», позволяет воздуху обдувать тело со всех сторон, в том числе и вентральную поверхность. С одной стороны, это позволяет максимально усилить теплоотдачу, а с другой — минимизирует поступление тепла из сильно прогретого грунта.

В составе нервной системы скорпионов, в отличие от других паукообразных, сохраняется отчетливо выраженный брюшной нервный ствол, по ходу которого расположены семь ганглиев (см. рис. 18.7, *А*). Наличие гигантских аксонов позволяет координировать работу педипальп, мгновенно захватывающих добычу, и быстрое движение заднебрюшия с жалом, которым скорпион наносит удар по схваченной жертве. Вероятно, наиболее важную информацию об окружающей среде скорпионы получают с помощью трихоботрий. Роль гребневидных орга-

http://jurassic.ru/

нов еще не очень ясна, но вентральная поверхность каждого «зуба» гребневидного органа несет хемо- и механорецепторы. Во время движения скорпион выставляет гребешки в стороны в горизонтальной плоскости так, что их «зубы» касаются поверхности земли. С помощью гребневидных органов скорпионы воспринимают вибрацию грунта и, возможно, получают информацию о каких-то его физических и химических свойствах. По-видимому, гребневидные органы используются скорпионами для выбора субстрата при откладке сперматофоров. После удаления гребешков самцы теряют способность откладывать сперматофоры.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Скорпионы — раздельнополые животные. Перенос спермы от самца к самке осуществляется с помощью сперматофоров (непрямой перенос). Гонады, расположенные в переднебрюшии между трубчатыми выростами (дивертикулами) средней кишки, имеют необычное строение и состоят из четырех продольных трубок, соединенных несколькими поперечными перемычками[27]. И у самцов, и у самок протоки гонад объединяются в общий половой атриум, который, в свою очередь, открывается наружу одним гонопором на первом сегменте брюшка (см. примеч. 2 и 25. — *Примеч. ред.*). Женская половая система включает два семяприемника для хранения спермы. В состав мужской половой системы входит пара параксиальных органов, в которых формируются сложные сперматофоры, состоящие из «рычага», ножки, аппарата для выбрасывания спермы и резервуара спермы (рис. 18.14, *А*). Самец тратит 3—4 дня на формирование одного сперматофора.

Детали ухаживания и спаривания варьируют у представителей разных родов, но в целом весь этот процесс укладывается в следующую схему. С наступлением брачного периода самец начинает активно перемещаться, часто меняя направление движения. Это продолжается до тех пор, пока он не встретит самку. После этого начинается довольно длительный период ухаживания (рис. 18.14, *Б—Г*). Самец удерживает самку за педипальпы своими педипальпами, и дальше они перемещаются вперед и назад вместе, совершая, так сказать, рука об руку «promenade a deux» (прогулка вдвоем, франц. — *Примеч. ред.*). Иногда самец жалит самку. Возможно, во время этого танца самец с помощью гребневидных органов и подыскивает место, подходящее для откладки сперматофора. Вся процедура может длиться от нескольких минут до нескольких часов, в зависимости от того, как долго самцу приходится искать приемлемый участок. В конце концов самец выделяет сперматофор высотой примерно 6 мм и приклеивает его к субстрату. Затем он подтаскивает самку, заставляя ее занять такое положение, при котором ее генитальный сегмент и гребневидные органы оказываются над сперматофором. Когда гребешки самки касаются сперматофора, половая крышечка отгибается и открывает доступ к половому отверстию. Давление, неизбежно оказываемое на крыловидный рычаг в момент соприкосновения сперматофора с краями гонопора, приводит к выбросу спермы, которая впрыскивается в половое отверстие самки. Сперма перемещается в семяприемник, где сохраняется до момента оплодотворения.

http://jurassic.ru/

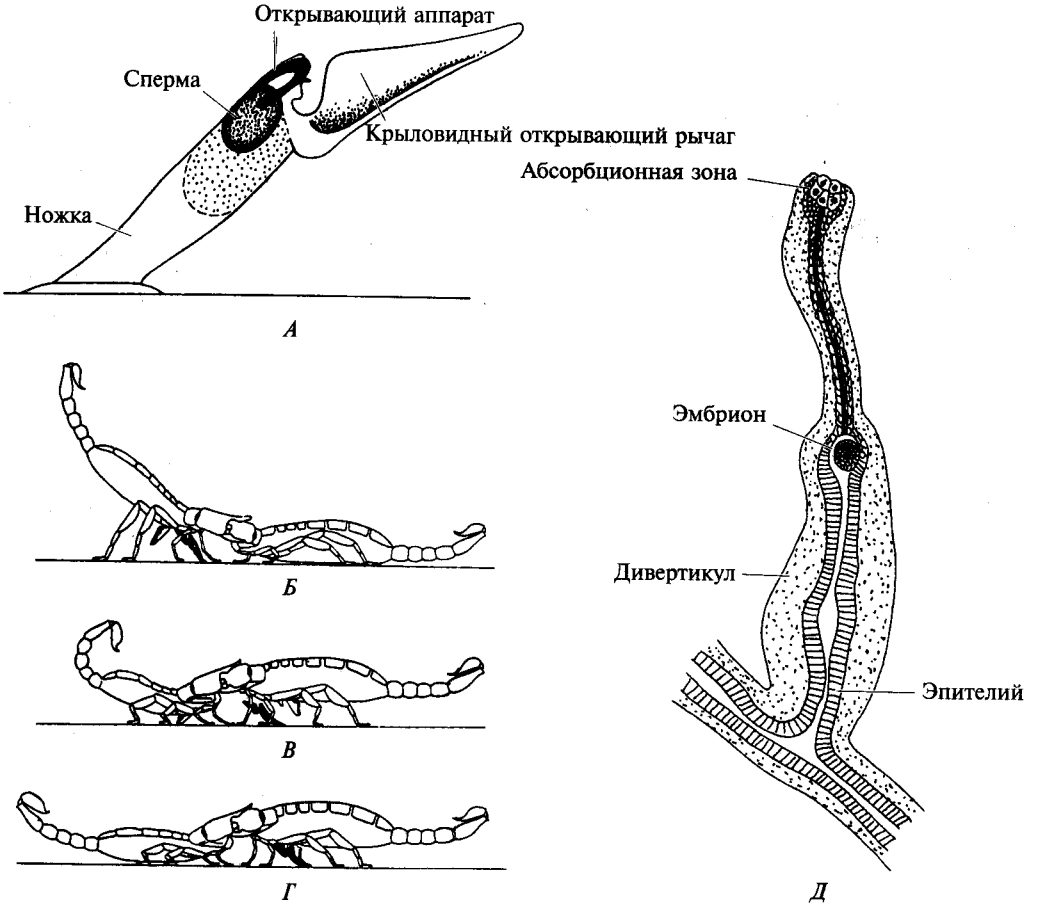


Рис. 18.14. Размножение скорпионов:

А — схема строения сперматофора; *Б—Г* — перенос спермы у скорпионов: *Б* — удерживая педипальпы самки своими педипальпами, самец (слева) прикрепляет сперматофор к грунту (сперматофор изображен черным цветом), *В* — самец подтягивает самку вперед так, чтобы она оказалась над сперматофором; *Г* — самка захватывает сперматофор, свободный конец которого вводится в половое отверстие; *Д* — дивертикул яичника тропического азиатского скорпиона *Hormurus australasiae*, матротрофного живородящего вида; дивертикул содержит развивающийся эмбрион (*А—Г* — по *Angermann*; *Д* — по *Pflugfelder* из *Dawydoff*)

В отличие от большинства наземных членистоногих скорпионы живородящи, и яйца не покидают половые протоки самки. На рождение потомства и заботу о нем скорпионы тратят больше времени и энергии, чем любые другие наземные членистоногие. Развитие прямое, и самка производит на свет уже относительно крупную молодь, которая внешне похожа на миниатюрных взрослых особей. У лецитотрофных видов развитие больших, богатых желтком яиц происходит в просвете трубочек яичника. Яйца матротрофных видов, таких как тропический азиатский *Hormurus australasiae*, имеют небольшое количество желтка и развиваются в дивертикулах яичника (рис. 18.14, *Д*)[28]. На верхнем конце каждого дивертикула находит-

http://jurassic.ru/

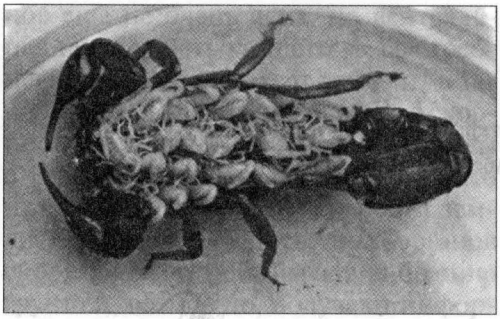


Рис. 18.15.• Самка скорпиона с молодью (фотография любезно предоставлена *H. L. Stahnke*)

ся группа всасывающих клеток. Клетки примыкают к пищеварительной железе, из которой черпаются питательные вещества. К зародышу пища поступает по трубчатому каналу.

Развитие продолжается от нескольких месяцев до года и более. В зависимости от видовой принадлежности одна самка дает от 1 до 95 молодых особей. При рождении молодые особи, длина которых измеряется миллиметрами, немедленно забираются на спину матери (рис. 18.15), где и остаются до первой линьки, которая происходит примерно через 1—4 недели. Затем молодые скорпионы покидают мать и начинают жить самостоятельно. Достижение половой зрелости занимает от 6 месяцев до 6 лет, при этом скорпионы линяют от 4 до 7 раз. Срок жизни некоторых видов достигает 25 лет. Эти особенности репродуктивного цикла иногда приводят к тому, что присущая скорпионам скорость естественного прироста популяции (r) оказывается ниже, чем у любых других животных, в том числе у китов и слонов. Основной причиной смерти скорпионов является их истребление хищными позвоночными, такими как птицы, змеи и амфибии.

UROPYGI^{O} (ТЕЛИФОНЫ)

К этому таксону относится около 100 известных видов[29]. Некоторые из них имеют крупные размеры: так, американский *Mastigoproctus giganteus* достигает 80 мм в длину (рис. 18.16, *А*). Головогрудь полностью закрыта карапаксом, который на переднем конце несет два медиальных глаза и три или четыре пары латеральных глаз. У представителей этой группы хелицеры маленькие и состоят из двух члеников. Дистальный членик образует «коготь», который подгибается, плотно прилегая к крупному основному члениику[30]. Массивные педипальпы этих хищников толстые, мощные, но заметно короче ходных ног. Последние два членика педипальп могут формировать клешню, используемую для ловли добычи (см. рис. 18.16, *А*). При питании животное хватает добычу педипальпами и разрывает, а затем передает ее хелицерам. Педипальпы и используемые в качестве чувствительных придатков ходные ноги первой пары при движении телифона направлены вперед. Эти ноги напоминают антенны, и передвигающийся телифон периодически ощупывает ими субстрат.

Большое сегментированное брюшко разделено на два отдела, которые иногда обозначают как переднебрюшие и заднебрюшие. Переднебрюшие широкое и состоит из восьми сегментов, тогда как заднебрюшие, имеющее в своем составе всего три сегмента, гораздо меньше и у́же[31]. От заднебрюшия отходит длинный, похожий на антенну жгут. На втором и третьем брюшных сегментах расположены две пары легочных книжек. Две крупные **отпугивающие железы** открываются по бокам от ануса. Потревоженное животное приподнимает заднебрюшие и

http://jurassic.ru/

обрызгивает нападающего жидкостью из этих желез. У *Mastigoproctus* секрет желез содержит 84 % уксусной и 5 % каприловой кислот. Каприловая кислота облегчает проникновение уксусной кислоты через покровы членистоногого хищника. Жидкость, попавшая на кожу человека, может вызвать сильное жжение. Непрямой перенос спермы осуществляется с помощью сперматофора. Во время сложного ритуала ухаживания самец своими хелицерами удерживает самку за кончики ее длинных видоизмененных чувствительных ног, а она захватывает сперматофоры своим генитальным отделом. Самцы *Mastigoproctus* и *Thelyphonellus* вводят сперматофоры в гонопор самки с помощью педипальп. Самка откладывает яйца в особую, прикрепленную к ее телу сумку. Она остается в своей норке до тех пор, пока молодь не вылупится из яиц и несколько раз не перелиняет.

Группа Schizomida (рис. 18.16, *Б*) иногда рассматривается как самосто-

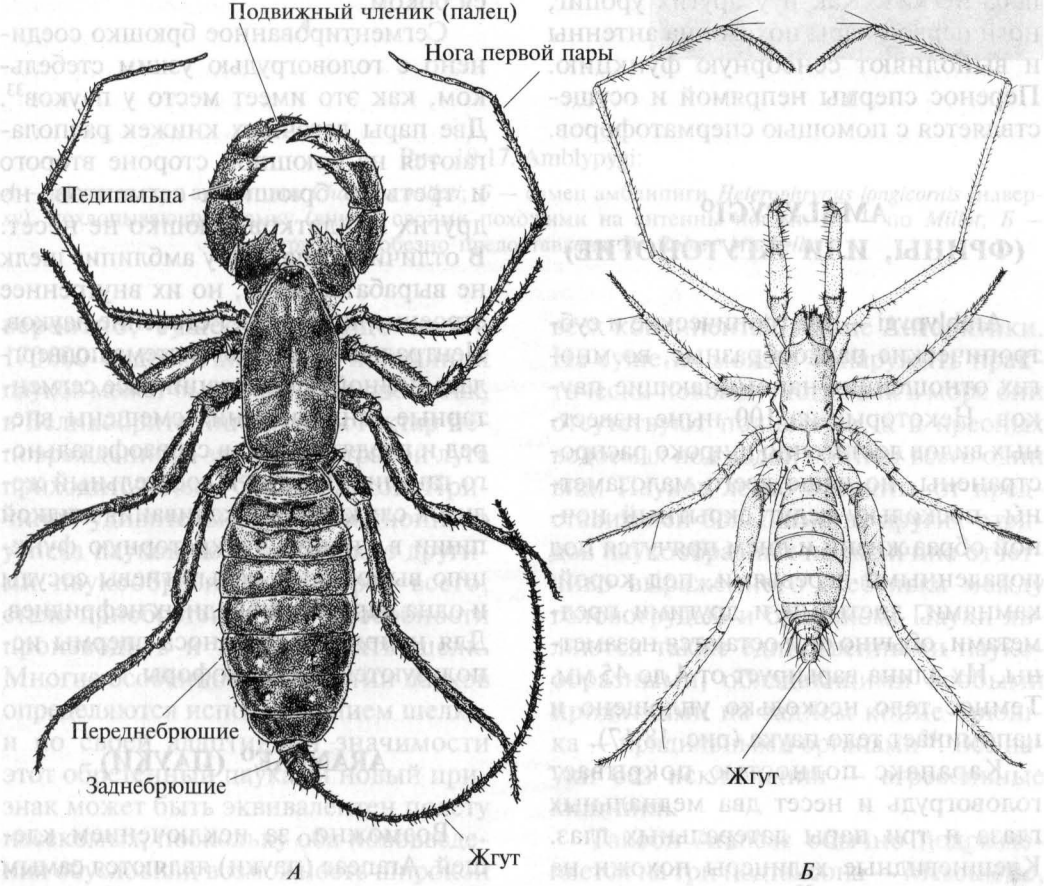


Рис. 18.16. Uropygi:

А — американский вид *Mastigoproctus giganteus*; *Б* — самец азиатской шизомиды *Schizomus sawadai*, длина тела составляет примерно 5 мм (*А* — по *Millot J. 1949. Traité de Zoologie. Vol. VI. Masson et Cie, Paris*; *Б* — из *Sekiguchi K. and Yamasaki T. 1972. A redescription of «Trithyreus sawadai» from Bonin Islands. Acta Arachnol. 24 (2): 73—81*)

http://jurassic.ru/

ятельный таксон, однако, по мнению большинства специалистов, это всего лишь очень специализированные представители таксона Uropygi. Шизомиды входят в состав интерстициальной фауны, т.е. приспособились к обитанию в почве. Группа насчитывает примерно 180 видов, размеры которых колеблются от 8 до 13 мм. Карапакс не покрывает полностью цефалоторакс, а два задних сегмента несут обособленные тергиты (см. рис. 18.16, *Б*). Жгут короткий, образован максимум тремя сегментами. Имеется только одна пара легких. Как и у других уропиг, ноги первой пары похожи на антенны и выполняют сенсорную функцию. Перенос спермы непрямой и осуществляется с помощью сперматофоров.

AMBLYPYGI^{O} (ФРИНЫ, ИЛИ ЖГУТОНОГИЕ)

Amblypygi — это тропические и субтропические паукообразные, во многих отношениях напоминающие пауков. Некоторые из 100 ныне известных видов достаточно широко распространены, но чаще всего малозаметны, поскольку ведут скрытный ночной образ жизни и днем прячутся под поваленными деревьями, под корой, камнями, листьями и другими предметами, обычно они остаются незаметны. Их длина варьирует от 4 до 45 мм. Темное тело несколько уплощено и напоминает тело паука (рис. 18.17).

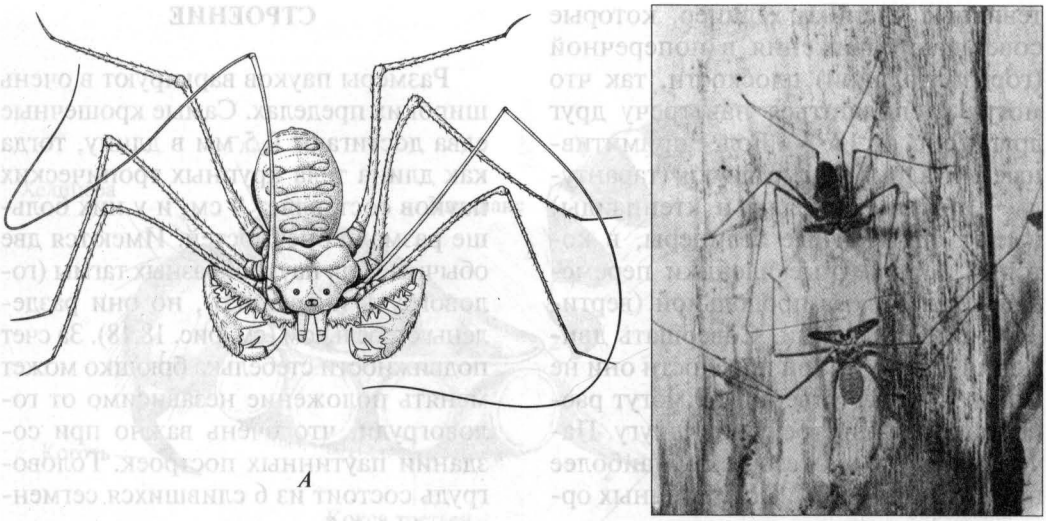
Карапакс полностью покрывает головогрудь и несет два медиальных глаза и три пары латеральных глаз. Клешневидные хелицеры похожи на хелицеры пауков[32], но в отличие от последних лишены ядовитых желез. Бросающиеся в глаза хватательные педипальпы массивны и вооружены шипами. Они используются для захвата добычи главным образом насекомых. Конечности первой пары особенно длинные и похожи на антенны (см. рис. 18.17), но и все остальные ходные ноги выполняют сенсорную функцию. Одна из двух длинных осязательных конечностей первой пары всегда вытянута по направлению движения, тогда как вторая может исследовать пространство по обе стороны движущегося животного. Движения амблипиг напоминают движения крабов, поскольку их тело заметно уплощено и они проявляют тенденцию двигаться боком.

Сегментированное брюшко соединено с головогрудью узким стебельком, как это имеет место у пауков[33]. Две пары легочных книжек располагаются на брюшной стороне второго и третьего брюшных сегментов, но других придатков брюшко не несет. В отличие от пауков у амблипиг шелк не вырабатывается, но их внутреннее строение напоминает строение пауков. Центральная нервная система подверглась полной цефализации, все сегментарные ганглии у них смещены вперед и входят в состав субэзофагального ганглия. Глотка и сосательный желудок служат для закачивания жидкой пищи в кишку. Экскреторную функцию выполняют мальпигиевы сосуды и одна пара мешковидных нефридиев. Для непрямого переноса спермы используются сперматофоры.

ARANEAE^{O} (ПАУКИ)

Возможно, за исключением клещей, Araneae (пауки) являются самым крупным таксоном паукообразных. Всего описано около 40 000 видов пауков, которые группируются в 3000 родов, образующих примерно 100 семейств. В настоящее время на Земле,

http://jurassic.ru/



А *Б*

Рис. 18.17. Amblypygi:

А — африканская амблипига *Charinus milloti*; *Б* — самец амблипиги *Heterophrynus longicornis* (наверху), похлопывающий самку (внизу) своими похожими на антенны ногами (*А* — по *Millot*; *Б* — фотография любезно предоставлена *Dr. Robert Mitchell*)

вероятно, существуют еще около 170000 видов. Плотность популяций пауков может быть очень большой. Так, в Великобритании на один гектар неповрежденного заросшего травой луга приходится более 5 млн пауков. Причиной удивительного эволюционного успеха пауков по сравнению с другими паукообразными, скорее всего, стало приобретение ими способности производить и использовать шелк. Многие особенности биологии пауков определяются использованием шелка, и по своей адаптивной значимости этот обретенный пауками новый признак может быть эквивалентен полету насекомых, поскольку оба нововведения обусловили возможность широкой адаптивной радиации. Зримым проявлением этих процессов стало огромное разнообразие видов. За немногими исключениями, пауки являются наземными животными и встречаются на всех континентах, кроме Антарктики. На суше их можно обнаружить практически повсюду, тогда как в море они отсутствуют полностью, а в пресных водоемах под водой обитает всего один вид. Пауков легко отличить от представителей большинства других отрядов паукообразных по наличию отчетливо выраженного стебелька между головогрудью и брюшком. Пауки являются также единственными паукообразными, обладающими особыми придатками на заднем конце брюшка — прядильными органами[34]. Все пауки без исключения — агрессивные хищники.

Таксон Araneae обычно подразделяется на три подтаксона — Mesothelae, Mygalomorphae (Orthognatha) и Araneomorphae. Большинство пауков, в том числе наиболее эволюционно продвинутые, относятся к третьей группе и имеют лабидогнатные острые ког-

http://jurassic.ru/

тевидные членики хелицер, которые совершают движения в поперечной (горизонтальной) плоскости, так что могут располагаться навстречу друг другу (рис. 18.18, *Б*). Более примитивные мигаломорфные пауки (тарантулы[35], пауки-птицеяды и ктенизиды) имеют ортогнатные хелицеры, в которых когтевидные членики перемещаются только в продольной (вертикальной) плоскости. Совершать движения в поперечной плоскости они не могут и соответственно не могут расположиться навстречу друг другу. Пауки из группы Mesothelae наиболее примитивны и помимо архаичных ортогнатных хелицер имеют сегментированное брюшко и ряд других столь же примитивных признаков (рис. 18.19).

СТРОЕНИЕ

Размеры пауков варьируют в очень широких пределах. Самые крошечные едва достигают 0,5 мм в длину, тогда как длина тела крупных тропических пауков составляет 9 см, и у них больше размах конечностей. Имеются две обычные для паукообразных тагмы (головогрудь и брюшко), но они разделены стебельком (см. рис. 18.18). За счет подвижности стебелька брюшко может менять положение независимо от головогруди, что очень важно при создании паутинных построек. Головогрудь состоит из 6 слившихся сегментов, каждый из которых несет пару придатков, а брюшко состоит из 12 сегментов[36], полностью слившихся

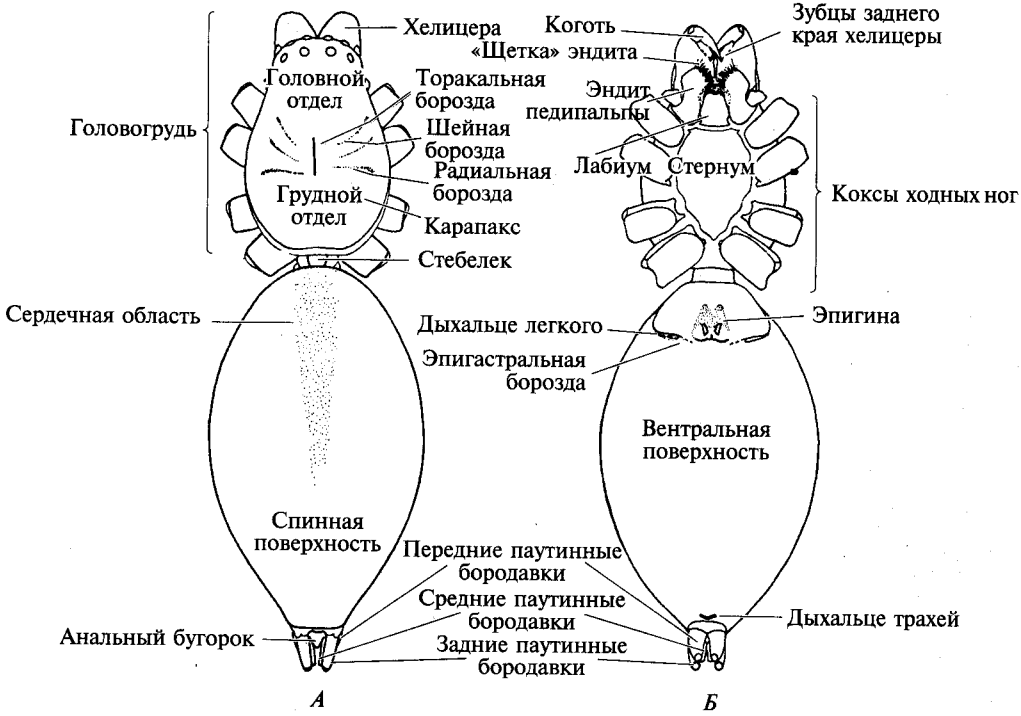


Рис. 18.18. Araneae.

Внешний вид паука со спинной (*А*) и с брюшной (*Б*) стороны тела (из *Kaston B.J. 1948. Spiders of Connecticut. State Geol. Nat. Hist. Surv. Bull. 70:13*)

http://jurassic.ru/

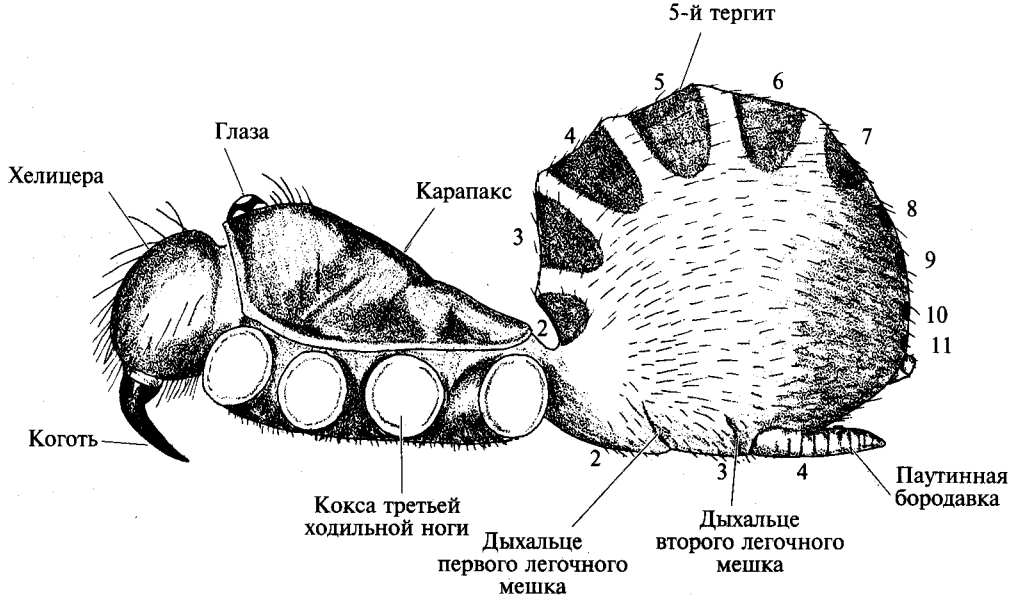


Рис. 18.19. Примитивный азиатский паук *Liphistius malayanus* из группы Mesothelae.

Для упрощения рисунка конечности удалены (вид сбоку) (по *Millot 1949. Traité de Zoologie. Vol. VI. Masson et Cie, Paris*) (Арабскими цифрами помечены порядковые номера сегментов опистосомы. — *Примеч. ред.*)

почти у всех пауков; какие-либо внешние проявления сегментации на брюшке отсутствуют.

Спинная сторона головогруди полностью покрыта хорошо развитым карапаксом, передняя часть которого обычно несет восемь глаз (см. рис. 18.19). Посередине карапакса вдоль головогруди тянется **торакальная борозда**. Она маркирует положение аподемы, к которой крепятся мышцы-дилататоры, растягивающие функционирующий как насос желудок (см. рис. 18.18, *А*; 18.20). На вентральной поверхности головогруди расположены два стернита. Это маленькая нижняя губа (labium) и лежащая непосредственно за ней крупная грудина (sternum)[37] (см. рис. 18.18, *Б*). В ходе эмбрионального развития головогрудь формируется в результате слияния шести передних сегментов.

Каждая хелицера состоит из расположенного дистально когтевидного членика и базальной части, или **основания**, причем хелицера может складываться наподобие лезвия перочинного ножа (см. рис. 18.27, *А*). На конце когтевидного членика открывается проток ядовитой железы (см. рис. 18.20). Педипальпы самок напоминают короткие ноги (см. рис. 18.20) и ничем не примечательны, а педипальпы самцов видоизменены и служат для переноса спермы, причем последний членик очень сильно увеличен и вздут (см. рис. 18.28, *А*). Кокса педипальп снабжена отростком, который называется **эндитом педипальпы** (или гнатобазой). Эндиты педипальп ограничивают преоральную полость с боков (см. рис. 18.18, *Б*). У пауков всегда четыре пары ног, которые могут различаться по размерам, стро-

http://jurassic.ru/

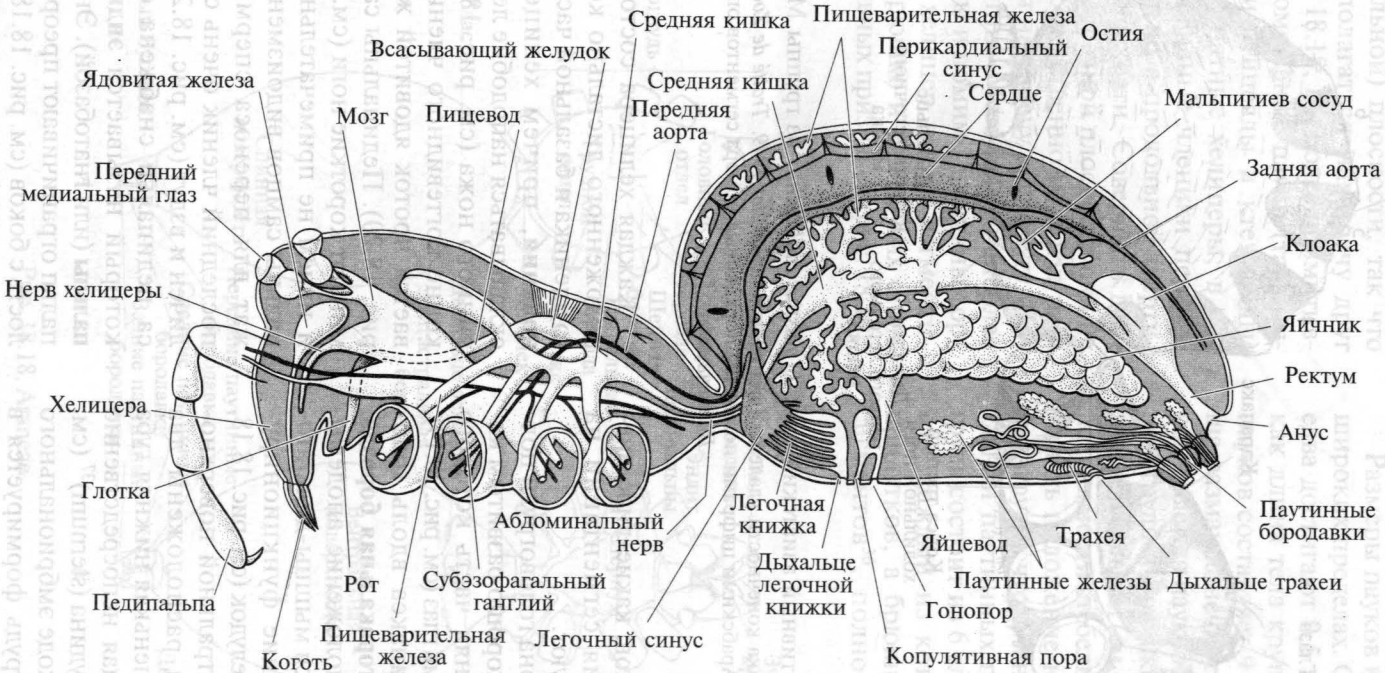


Рис. 18.20. Внутреннее строение паука из группы Araneomorphae (по *Comstock, 1940*)

http://jurassic.ru/

ению и функциям. Каждая нога состоит из семи члеников и на свободном конце несет два тарзальных коготка. У пауков, плетущих паутину, имеется дополнительный тарзальный коготок.

Мягкое брюшко яйцевидной формы не сегментировано, за исключением примитивных Mesothelae, у которых на его спинной стороне сохраняются тергиты (см. рис. 18.19). Брюшко не несет придатков, за исключением легочных мешков и прядильных органов, или паутинных бородавок. Спереди на вентральной поверхности располагается поперечная бороздка, которая называется **эпигастральной бороздой** (см. рис. 18.18, *Б*). С бороздкой связаны эпигина и гонопор. У большинства пауков на концах эпигастральной борозды лежат щелевидные дыхальца двух легких. На заднем конце брюшка расположена группа видоизмененных придатков, **паутинные бородавки** (прядильные органы) (см. рис. 18.18). Стигма трахеи лежит непосредственно перед паутинными бородавками, а анус — позади них (см. рис. 18.20).

ШЕЛК

Способность производить шелк (паутину), хотя и не является исключительной привилегией пауков, но тем не менее это один из самых характерных признаков этого таксона, определяющий многие особенности их биологии и экологии. Ископаемые пауки с хорошо различимыми паутинными бородавками встречаются уже в девонских отложениях. Шелк вырабатывается несколькими крупными, расположенными в брюшке **шелковыми, или паутинными, железами** (см. рис. 18.20) и выделяется из отдельных **прядильных трубочек**, сконцентрированных на концах паутинных бородавок (рис. 18.21). Вероятно, пауки исходно обладали четырьмя парами паутинных бородавок, но у большинства их число

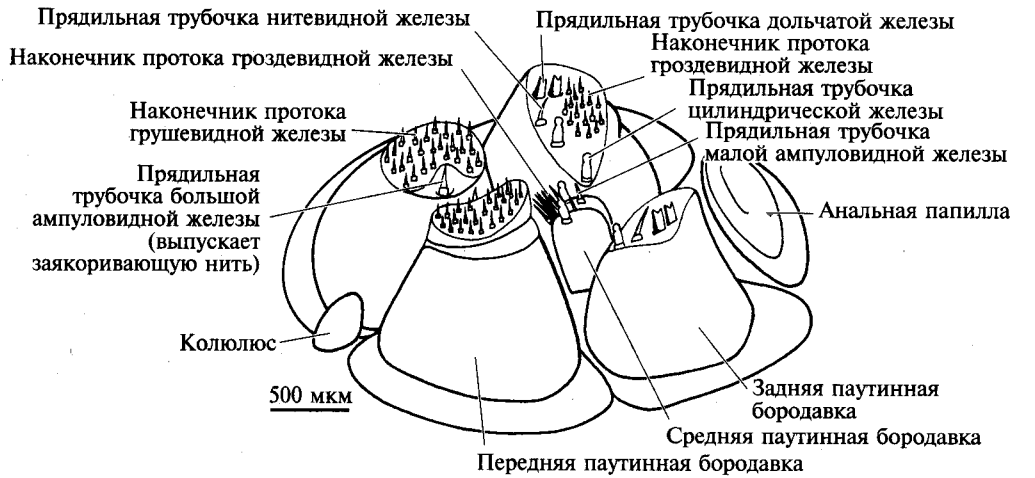


Рис. 18.21. Паутинные бородавки паука *Araneus diadematus*, сооружающего колесовидные сети.

Показано расположение прядильных трубочек, принадежащих разным паутинным железам. Передний конец тела слева (из *Wilson R. S. 1969. Am Zool. 9* (*1*): *103—111*)

http://jurassic.ru/

сократилось до трех пар: передней, средней и задней (см. рис. 18.21)[38]. Известно не менее шести типов паутинных желез, производящих разные типы шелка. На вершине отдельной паутинной бородавки открывается много прядильных трубочек, каждая из них соединена с определенной паутинной железой, и, таким образом, через нее выводится только один тип шелка. Однако на каждой паутинной бородавке могут располагаться прядильные трубочки, связанные с разными паутинными железами. Паутинные бородавки имеют форму коротких конусов и представляют собой модифицированные придатки четвертого и пятого брюшных сегментов. Они очень подвижны и могут двигаться независимо друг от друга. Более того, само брюшко может активно перемещаться благодаря наличию стебелька.

Сито, или **крибеллум** (cribellum), имеющееся у некоторых представителей группы Araneomorpha, представляет собой модифицированные паутинные бородавки со множеством (до 40 000) тончайших прядильных трубочек. Из каждой трубочки выделяется лишь одно очень тонкое волокно. Волокна вытягиваются из сита с помощью особой гребенки — **каламиструма** (calamistrum), образованного рядом щетинок, расположенных на метатарзусах четвертой пары ходных ног, и сплетаются в сложную, «пушистую» нить. Весь процесс напоминает прядение шерсти. В таких нитях особенно эффективно запутываются щетинки, покрывающие поверхность тела насекомых. Крибеллум имелся уже у самых первых представителей группы Araneomorphae. Для этого таксона наличие крибеллума — аутапоморфный признак. Однако большинство представителей современных групп его и утратили. Это был первый шелк, пригодный для поимки насекомых, и он позволил паукам использовать сети для ловли добычи еще до того, как они приобрели способность производить липкую шелковую нить. Создается впечатление, что в процессе эволюции аранеоморфных пауков утрата крибеллума и гребенки происходила неоднократно.

Шелк пауков — это белок, который весьма близок к шелку насекомых и состоит преимущественно из глицина, аланина и серина. Он выделяется из тела в виде жидкости и затвердевает не от контакта с воздухом, а оттого, что при «вытягивании» в нить имеет место изменение структуры белковых молекул. Шелк пауков примерно так же прочен, как нейлон, но более эластичен. По некоторым физическим характеристикам он в основном близок к другим биологическим структурным материалам — целлюлозе, хитину и коллагену, но обладает большей растяжимостью и выдерживает 10-кратные нагрузки без разрушения. Одна нить сплетена из нескольких фибрилл, каждая из которых вытягивается из жидкого шелка, который выделяется одной прядильной трубочкой. Шелковая нить удлиняется по мере удаления паука от места прикрепления нити к субстрату или когда он вытягивает нить задними ногами.

Шелк играет важную роль в жизни паука. Он используется самыми разными способами даже представителями тех групп, которые не создают ловчих сетей. Исходно шелк, по-видимому, использовался в процессах репродукции, и эта его функция осталась одной из главных. Яйца пауков всегда заключены в шелковый кокон (рис. 18.22), а самцы плетут особую **спермальную сеточку** (см. рис. 18.28, *А*), что является неотъемлемым этапом процесса переноса семени самке. Большинство пауков в процессе движения

http://jurassic.ru/

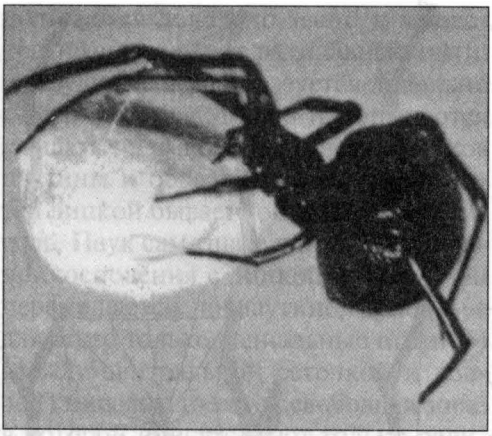


Рис. 18.22. Черная вдова (*Latrodectus mactans*) с паутинным яйцевым коконом (Фотография любезно предоставлена *W. Van Riper, Colorado Museum of Natural History*)

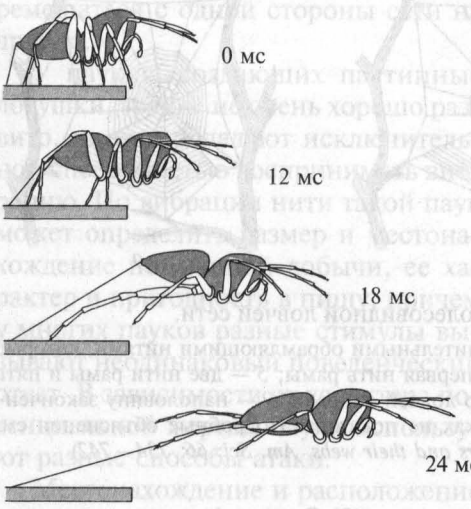


Рис. 18.23. Рисунки с последовательных кадров киносъемки паука-скакунчика, использующего во время прыжка заякоривающую паутинную нить.

Паук с силой отталкивается от субстрата в результате быстрого выпрямления ног четвертой пары, что происходит при мгновенном увеличении давления крови. Обратите внимание на то, что перед прыжком нить закрепляется на субстрате и сохраняется во время прыжка (по фотографиям *Parry u Brown Foelix R.F. 1982. Biology of Spiders. Harvard University Press, Cambridge, MA. P. 155*)

непрерывно выделяют не клейкую, а сухую паутинную нить, она выполняет функции своего рода **драглиня** (**«направляющей нити»**) (рис. 18.23). Время от времени они прикрепляют нить к субстрату с помощью липкого шелка. Очень часто можно наблюдать, как паук повисает на конце этой нити, если он случайно сорвется с субстрата, расположенного над землей. Многие пауки строят под корой или камнями из шелка гнезда, которые могут использовать как убежища или как укрытия для зимовки. При заливании водой гнездо может защитить паука, так как шелковые стенки сохраняют пузырь воздуха. После вылупления из яиц молодь некоторых видов разносится в разные стороны потоками воздуха, удерживаясь на шелковых нитях, как на парашютах. Однако наиболее часто шелк используется для создания ловчих сетей (рис. 18.24).

ЛОВЛЯ ДОБЫЧИ

Пауки, как и большинство паукообразных, являются хищниками и питаются главным образом насекомыми, хотя крупные пауки могут ловить и мелких позвоночных животных. При этом одни виды для поимки добычи строят из паутины шелковые ловушки (сети), тогда как другие активно перемещаются в поисках жертвы и внезапно атакуют ее.

Предшественником паутинных ловушек могла быть простая заякоривающая паутинная нить (драглинь). В ходе эволюции пауки постепенно «научились» создавать из простой нити самые разнообразные и весьма эффективные ловушки, которые используются и современными видами. Наиболее совершенными и хорошо всем знакомыми являются «колесовидные»

http://jurassic.ru/

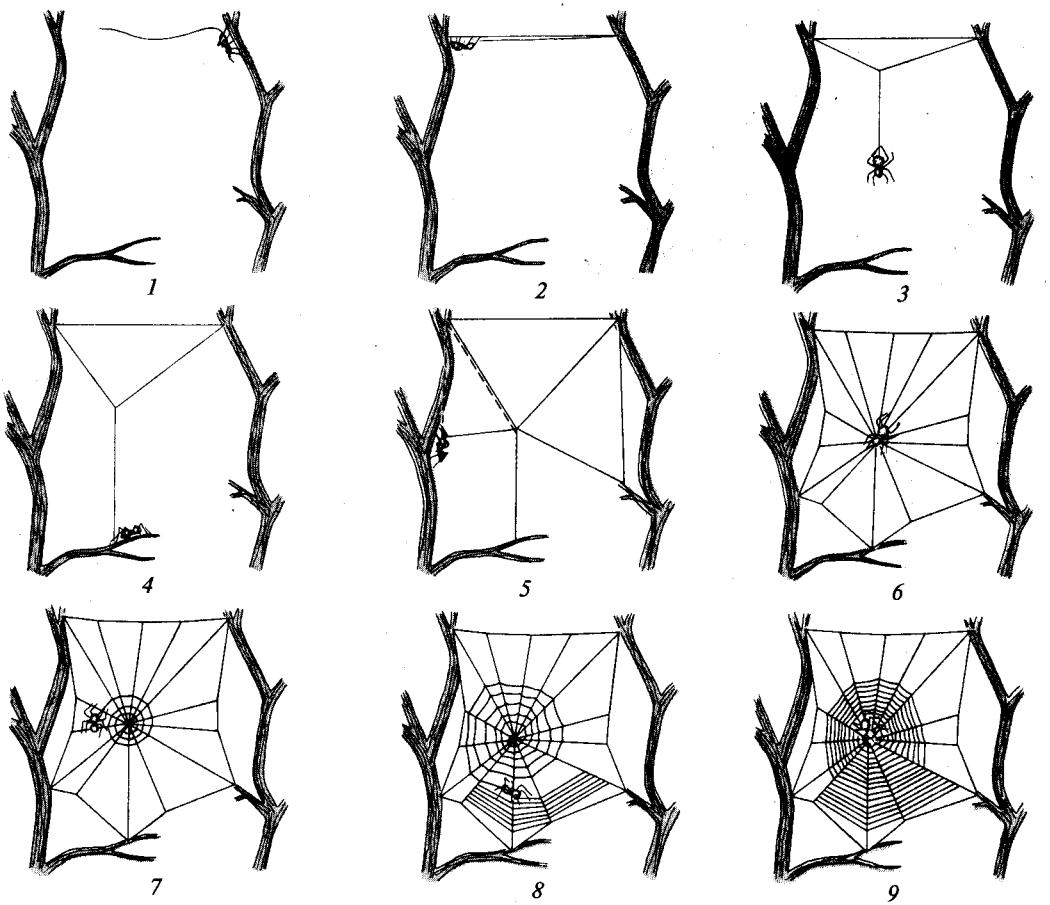


Рис. 18.24. Стадии сооружения колесовидной ловчей сети.

Сеть обычно прикрепляется к растительности дополнительными обрамляющими нитями, которые для упрощения опущены на данном рисунке. *1, 2* — первая нить рамы; *5* — две нити рамы и пять радиальных нитей; *7* — центральная сеточка и начало ловчей спирали; *9* — наполовину законченная ловчая спираль. Свободная зона на этих рисунках не показана. Подробные объяснения см. в тексте (из *Levi H. W. 1978. Orb-weaving spiders and their webs. Am. Sci. 66: 734—742*)

сети, которые плетут пауки из таксона Araneidae, например обычный садовый паук *Argiope*. Большая часть нитей такой паутины (всего их несколько типов) лежит в одной плоскости (рис. 18.24). В типичном случае в ней можно выделить пять отдельных элементов (см. рис. 18.30, *B*). (1) Центральное положение занимает небольшой участок неправильной сети — **платформа**, или **центральная сеточка**, на которой паук проводит большую часть времени. (2) От платформы к так называемой раме расходятся лучи **радиальных нитей**. (3) **Рама** построена из одиночных нитей; она обрамляет сеть и служит для прикрепления последней к растениям или другим окружающим предметам. (4) **Ловчая спираль** — самая заметная часть паутины. Она представляет собой липкую нить, которая по спирали тянется от платформы к раме и занимает бóльшую часть площади сети. Витки ловчей спирали рас-

http://jurassic.ru/

полагаются довольно тесно и многократно пересекают радиальные нити, в результате чего образуется довольно густая сеть, в которую и попадаются крылатые насекомые. Из всех участков паутины и образующих ее типов нитей липкой бывает только ловчая спираль. Паук сам тщательно избегает соприкосновения с липкой нитью — он перемещается по паутине, используя для этого только радиальные нити. (5) Между центральной сеточкой и ловчей спиралью имеется **свободная зона**, в которой присутствуют только радиальные нити. Поскольку липких нитей в этой зоне нет, то нет и опасности для паука самому попасться в собственную ловушку. Именно здесь паук может без всякого риска свободно перемещаться с одной стороны сети на другую.

У пауков, создающих паутинные ловушки, зрение не очень хорошо развито, но они обладают исключительной способностью воспринимать вибрацию. По вибрации нити такой паук может определить размер и местонахождение пойманной добычи, ее характер и пригодность в пищу, причем у многих пауков разные стимулы вызывают неодинаковый поведенческий ответ. В зависимости от характера потенциальной жертвы пауки используют разные способы атаки.

Местонахождение и расположение паутинных ловушек не случайны. Некоторые виды располагают свои сети горизонтально. В них преимущественно попадаются насекомые, взлетающие с расположенных ниже растений. Другие плетут колесовидные ловчие сети вертикально, причем каждый вид использует в качестве основы вполне определенные возвышающиеся объекты. В такие ловушки преимущественно попадаются насекомые, летящие в горизонтальном направлении. Таким образом, в одном биотопе могут сосуществовать разные виды тенетных пауков, которые мирно делят между собой пищевые ресурсы, охотясь за представителями разных групп сообщества насекомых[39].

К бродячим, активно охотящимся паукам относятся пауки-волки (Lycosidae), пауки-охотники (Pisauridae), бокоходы, или пауки-крабы (Thomisidae), пауки-скакунчики (Salticidae) и многие мигаломорфные пауки (тарантулы, пауки-птицеяды и др.)[40]. Считается, что бродячие пауки произошли от предков, создававших паутинные ловушки, однако позднее утративших эту способность. Виды, которые активно ловят свою добычу, обычно обладают более мощными конечностями, чем пауки, использующие паутинные ловушки. У большинства из них на лапках, непосредственно за коготками, имеется плотный пучок тонких волосков, усиливающий сцепление конечности с субстратом и помогающий крепче удерживать добычу. Каждый пучок, называемый **скопулой**, состоит из щетинок, кончики которых расщеплены на множество (до 1000) веточек наподобие метлы. Это очень увеличивает площадь поверхности, с которой контактирует каждая щетинка. Пауки, обладающие скопулами, могут передвигаться вверх по гладким вертикальным стенкам или стеклу и даже перемещаться по потолку вверх ногами. Механизм этого не вполне понятен, но, по-видимому, такое передвижение возможно благодаря силам адгезии между щетинками и чрезвычайно тонким слоем молекул воды на поверхности субстрата. Без этой тонкой пленки скопулы не могут прилипать к гладкой поверхности.

Некоторые бродячие пауки постоянно блуждают, активно разыскивая насекомых, тогда как другие поджи-

http://jurassic.ru/

дают свои жертвы в засаде. Например, многие пауки, обладающие покровительственной окраской, сидят в цветках и нападают на садящихся туда насекомых. Многие пауки ходят или бегают по поверхности прудов и озер, подбирая попавших на поверхность воды насекомых. Пауки-волки и скакунчики постоянно передвигаются. Они определяют местонахождение добычи, используя для этого осязание и зрение. Обнаружив добычу, они внезапно набрасываются на нее. У представителей этих и некоторых других групп очень хорошо развиты глаза, именно они играют главную роль в обнаружении и ловле добычи.

Хотя в большинстве своем пауки ведут одиночный образ жизни, у небольшого числа видов, относящихся к девяти разным семействам, в той или иной степени проявляются признаки социальной организации. Такие «общественные» пауки используют общую паутину и кооперируются при ловле добычи.

ПИТАНИЕ

Пауки-хищники, как и большинство паукообразных, поглощают жидкую пищевую массу, которая образуется в результате переваривания добычи в преоральной полости. Таким образом, помимо кишечного тракта в обработке пищи принимают участие ротовые части и преоральная полость. К ротовым частям относятся хелицеры, коксы педипальп (эндиты педипальп, гнатобазы педипальп) и нижняя губа (labium) (см. рис. 18.18, *Б*). Рот ведет в переднюю кишку, которая подразделяется на глотку и пищевод. Средняя кишка связана с хорошо развитыми пищеварительными железами, представленными системой обильно ветвящихся трубочек, а задняя кишка преобразована в короткий ректум.

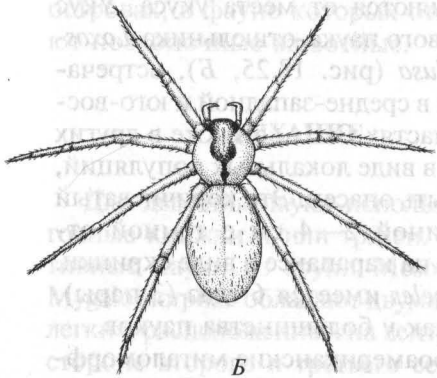
Уникальной особенностью организации пауков является наличие хелицер, снабженных ядовитыми железами, протоки которых открываются на конце когтевидного членика (см. рис. 18.20). После того как паук поймает добычу, подкараулив ее или использовав паутинную ловушку, он наносит ей уколы хелицерами и впрыскивает яд. Сами железы лежат в базальном членике хелицер и обычно заходят в головогрудь. Нападая, паук поднимает когтевидные членики и вонзает их в свою жертву. Одновременно с этим мышцы, окружающие ядовитые железы, сокращаются и ядовитая жидкость через когтевидный членик впрыскивается в ранку на теле жертвы. Кроме того, хелицеры могут быть использованы также для удержания и размельчения тканей добычи на первом этапе переваривания пищи. В связи с тем что хелицеры в первую очередь выполняют хватательную функцию, пауки с их помощью могут переносить коконы, копать норки и даже стрекотать.

Яд большинства пауков не токсичен для человека, но укусы некоторых видов опасны. К ним относится *черная вдова* (*Latrodectus*)[41], которая встречается практически по всему свету, включая США и южную Канаду (рис. 18.25, *А*). Яд *черной вдовы* содержит нейротоксины и, как у большинства пауков, состоит из смеси нескольких белков. Хотя момент укуса может остаться незамеченным, тем не менее, спустя некоторое время симптомы отравления проявляются очень остро и болезненно. К ним относятся боли в животе и ногах, высокое давление спинно-мозговой жидкости, тошнота, судороги и удушье. Однако смертельные случаи редки и скорее вызваны

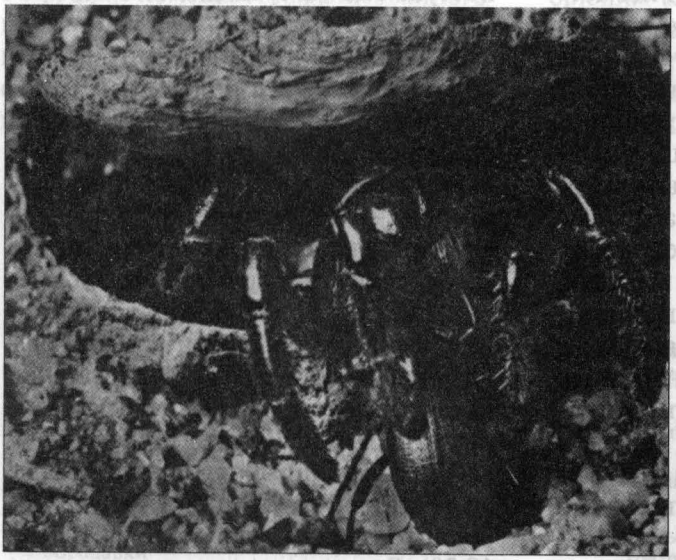
http://jurassic.ru/

неправильной постановкой диагноза и неправильным лечением (например, удалением аппендикса), а не самим ядом паука. Существуют эффективные противоядия и соответствующие методы лечения. Черная вдова — это гладкие, блестящие черные пауки с шаровидным брюшком и отчетливым красным узором в виде песочных часов на вентральной поверхности брюшка.

А



Б



В

Г

Рис. 18.25. Некоторые североамериканские пауки:

А — самка черной вдовы *Latrodectus mactans*, висящая на своей паутине; этот вид повсеместно распространенного рода *Latrodectus* встречается на юго-востоке и среднем западе США, где он может быть обычным; *Б* — коричневый паук-отшельник *Loxosceles reclusa*, чей укус вызывает некроз ткани вокруг ранки, которая плохо заживает; *В*, *Г*• — пауки из группы Mygalomorpha; *В* — ловящий жука паук из сем. Ctenizidae, *Г* — тарантул, обитающий на юго-западе США (*А* — из *Kaston B.J. 1970. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 16* (*3*): *33—82*; *В* — фотография любезно предоставлена *W. Van Riper, Colorado Museum of Natural History*; *Г* — из *Buchsbaum R. and Milne L. 1960. Lower Animals: Living Invertebrates of the World. Doubleday and Co., New York*)

http://jurassic.ru/

Пауки-отшельники из рода *Loxosceles* (некоторые виды рода представлены в Северной Америке) продуцируют гемолитический яд, вызывающий стойкий местный некроз тканей или изъязвления, которые постепенно распространяются от места укуса. Укус коричневого паука-отшельника *Loxosceles reclusa* (рис. 18.25, *Б*), встречающегося в средне-западной и юго-восточной частях США, а также в других районах в виде локальных популяций, может быть опасен. Это коричневатый паук длиной 2—4 см с темной отметиной на карапаксе в виде скрипки. У *Loxosceles* имеется 6 глаз (3 пары), а не 8, как у большинства пауков.

Североамериканские мигаломорфные тарантулы (рис. 18.25, *Г*), несмотря на свои размеры и дурную репутацию, не токсичны, но укус других представителей этой группы, например австралийского *Atrax* и южно-американского *Trechona*, плетущих паутину в виде воронки, может быть смертелен. Кроме того, многие тарантулы Нового Света (Theraphosidae) имеют на брюшке защитные **жгучие щетинки**. Они сильно зазубрены, вызывают раздражение и легко вонзаются в кожу потенциальных хищников, например мелких млекопитающих, проникающих в норку тарантула. У человека щетинки могут проникать в кожу на глубину до 2 мм и вызывать сыпь и сильный зуд.

У всех пауков переваривание пищи начинается в преоральной полости, но осуществляться это может двумя способами. Некоторые пауки прокалывают практически не поврежденную добычу и закачивают в нее ферменты из средней кишки. Затем они высасывают образовавшуюся в результате гидролиза жидкость, оставляя после себя почти целую шкурку жертвы. Другие же сначала измельчают жертву, превращая ее с помощью хелицер в бесформенную массу, которую смешивают с пищеварительными ферментами, поступающими из средней кишки. Первые этапы переваривания этой массы протекают непосредственно в преоральной полости, образованной хелицерами, коксами педипальп и нижней губой. Коксы педипальп имеют зазубренный край, который используется для измельчения добычи и смешивания ее с пищеварительными ферментами. Образующаяся в процессе гидролиза жидкость отсасывается в кишечник, а аморфная масса непереваримых, главным образом хитиновых, остатков отбрасывается. При обоих типах пищеварения жидкость, поступающая в среднюю кишку, проходит через два фильтра из щетинок, чтобы исключить попадание внутрь кишки твердых частиц. Первый, относительно грубый, фильтр образован преимущественно щетинками, расположенными на эндитах педипальп, а второй — напротив, очень тонкий фильтр залегает в глотке. Размер его «ячеи» составляет примерно 1 мкм. Всасывание осуществляется при сокращении мускулистой глотки и всасывающего желудка (см. рис. 18.20). Последний представляет собой специализированный отдел задней части пищевода.

Средняя кишка и пищеварительные железы занимают практически все брюшко и часть головогруди (см. рис. 18.20). Внеклеточное пищеварение завершается в пищеварительных железах, и там же происходит всасывание. Задняя часть средней кишки образует расширение — клоакальную камеру, в которую открываются мальпигиевы сосуды. Здесь скапливаются непереваренные остатки пищи и продукты экскреции, а затем вся эта масса поступает в короткий склеротизованный ректум и выводится наружу через анус.

http://jurassic.ru/

Большинство пауков обладает относительно низким уровнем метаболизма, что можно рассматривать как своего рода адаптацию к хищничеству и соответственно к нерегулярному, спорадическому питанию. Они способны выдерживать длительное голодание и благодаря значительной емкости пищеварительных желез могут удвоить вес тела за одно кормление.

Хотя пауки — это одни из главных врагов насекомых, на них, в свою очередь, охотятся некоторые насекомые и позвоночные. Две группы ос ловят пауков и используют их в качестве пищи для своих личинок. Самка осы парализует паука своим жалом и на его тело откладывает яйцо. Осы из сем. Pompilidae помещают парализованного паука в специально вырытую в земле камеру, а осы из таксона Sphecidae строят гнезда из грязи и ила на возвышающихся над землей предметах. В ячейках этих гнезд они запасают парализованных пауков. О значении пресса, который оказывают на популяции пауков хищные позвоночные, свидетельствует 10-кратное увеличение плотности популяции пауков на островах, в фауне которых отсутствуют позвоночные животные.

ДЫХАНИЕ

Для дыхания пауки используют легочные книжки и/или трахеи. Примитивные пауки из групп Mesothelae и Mygalomorphae обладают двумя парами легких, расположенных на вентральной стороне второго и третьего сегментов брюшка (см. рис. 18.19; 18.26, *А*), и не имеют трахей. Однако у большинства пауков есть пара легочных книжек и расположенный позади них комплекс трубчатых трахей (см. рис. 18.20), воз-

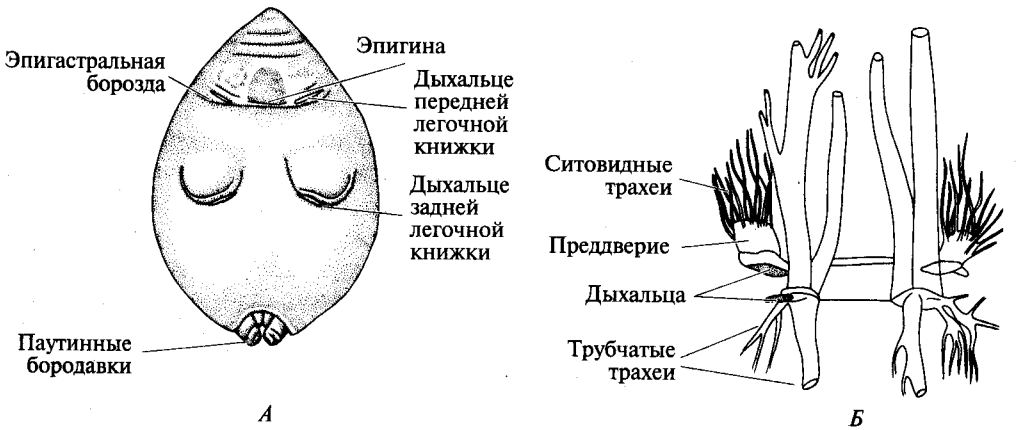


Рис. 18.26. Дыхание у пауков:

А — брюшко мигаломорфного паука, вид с вентральной стороны, видны дыхальца двух пар легочных мешков; *Б* — система трахей паука *Nops coccineus* (Caponiidae), у которого легочные мешки предковых форм, располагавшиеся во 2-м и 3-м сегментах брюшка, замещены трахеями двух типов. Две «ситовидные» трахеи, изображенные на рисунке, образовались из легких 2-го сегмента. Для них характерно наличие хорошо выраженного атриума, от которого отходят ламеллы, приобретающие трубчатое строение. Каждая из двух тубулярных трахей состоит из четырех больших ветвящихся или неветвящихся трубок, которые берут начало от дыхальца. Две латеральные трубки возникли из легочных мешков 3-го сегмента, а две медиальные трубки — из аподем (*А* — по *Comstock*; *Б* — по *Bertkau* из *Kaestner, 1968*)

http://jurassic.ru/

никших из второй пары легочных книжек. Дыхальца трахей смещены назад, а у большинства пауков сохраняется одна общая трахейная стигма, расположенная медиально на вентральной поверхности брюшка (см. рис. 18.18, *Б*). У некоторых пауков передняя пара легочных книжек также трансформировалась в трубчатые трахеи. Такие формы полностью лишены легких (рис. 18.26, *Б*). Небольшое число видов обладает ситовидными трахеями, причем либо только ими, либо в сочетании с трубчатыми трахеями (см. рис. 18.26, *Б*). Трахеи пауков представлены простыми ветвящимися или неветвящимися трубочками, которые поддерживаются хитиновыми тенидиями — расположенными в стенке трахеи спиральными хитиновыми утолщениями.

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система пауков (см. рис. 18.20) принципиально не отличается от остальных членистоногих, например скорпионов. Сердце представляет собой трубку, расположенную дорсально в брюшке, в перикардиальном синусе. Оно снабжено лишь двумя или тремя парами остий. Легочные синусы, окружающие легочные книжки, соединены с перикардиальным синусом с помощью пневмоперикардиальных вен (см. рис. 18.20).

Пауки используют изменения давления крови (см. примеч. 18 к гл. 16. — *Примеч. ред.*) для разгибания (выпрямления) конечностей, в которых отсутствуют мышцы-разгибатели. При нарушении целостности стенки головогруди это становится невозможно. У мертвых пауков ноги всегда подогнуты. Пауки-скакунчики (Salticidae) совершают прыжок за счет резкого повышения давления крови. При этом с силой выпрямляются третья и четвертая пары ног (см. рис. 18.23). Есть данные, что эти пауки могут совершать скачки на расстояние, в 50 раз превышающее длину их тела.

ЭКСКРЕЦИЯ

Конечными продуктами азотистого обмена преимущественно являются гуанин, аденин и мочевая кислота. Они абсорбируются из крови мальпигиевыми сосудами и накапливаются в клоакальной камере (см. рис. 18.20), а впоследствии включаются в состав фекалий. Однако у примитивных пауков (Mesothelae и Mygalomorphae) в головогруди присутствуют две пары хорошо развитых мешковидных нефридиев. Их нефридиопоры открываются на коксах ходных ног первой и третьей пар. У более продвинутых пауков (Araneomorphae) сохраняется лишь передняя пара нефридиев, но они, как правило, недоразвиты.

Пауки обладают и другими механизмами удаления конечных продуктов азотистого обмена. Эпителий кишечника и клоаки похож на эпителий мальпигиевых сосудов и участвует в переносе азота из крови в просвет кишечника. Мигрирующие нефроциты абсорбируют азотистые отходы, которые затем передаются в мальпигиевы сосуды или коксальные железы. Расположенные в эпителии пищеварительных желез гуаноциты и интерстициальные клетки абсорбируют и хранят гуанин.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Для центральной нервной системы характерна сильная цефализация: все сегментарные ганглии сливаются в

http://jurassic.ru/

супраэзофагальный и субэзофагальный ганглии (см. рис. 18.20; 18.7, *Б*), которые занимают большую часть объема головогруди. Ветви одного или двух **брюшных нервов**, направляющихся от субэзофагального ганглия в брюшко, иннервируют расположенные там органы.

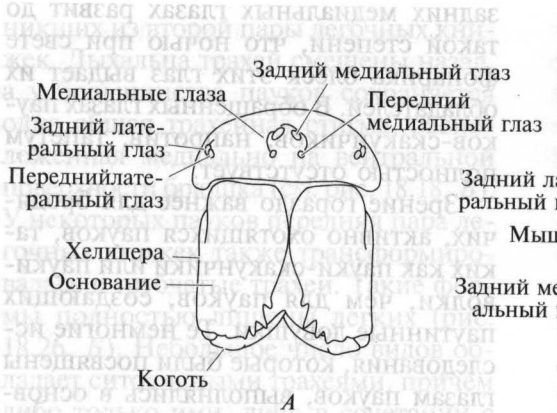
Большинство пауков имеют восемь глаз, которые располагаются на переднем крае карапакса четырьмя парами — передняя медиальная, передняя латеральная, задняя медиальная, задняя латеральная (рис. 18.27, *А*). Каждый глаз имеет единственный хрусталик, который обслуживает все рецепторы, фасетки отсутствуют. Для пауков характерны два типа глаз. Передние медиальные, или **главные**, **глаза** представляют собой медиальные простые глазки (оцелли) эвертированного типа (см. рис. 18.27, *А*; 18.8, *Б*). У них нет отражающего свет пигментного слоя (тапетума), и они черные. Главные глаза обычно маленькие, но у пауков-скакунчиков они очень крупные (рис. 18.27, *В*). Пауки, имеющие всего шесть глаз, свои главные глаза утратили.

Передние латеральные, задние медиальные и задние латеральные глаза (см. рис. 18.27, *А*) — **вторичные**. Считается, что эти инвертированные глаза произошли от латеральных сложных глаз предковых форм членистоногих, хотя у них и не сохраняется фасеточное строение, характерное для типичных сложных глаз (см. рис. 18.8, *А*). Вторичные глаза обычно имеют тапетум из отражающего свет пигмента, что улучшает зрение при низкой освещенности, а сами глаза часто кажутся жемчужно-белыми благодаря способности отражать свет. У представителей некоторых таксонов, а именно у бродячих, активно охотящихся пауков-волков, отражающий свет тапетум в крупных задних медиальных глазах развит до такой степени, что ночью при свете фонарика блеск этих глаз выдает их обладателей. В обращенных глазах пауков-скакунчиков, напротив, тапетум полностью отсутствует.

Зрение гораздо важнее для бродячих, активно охотящихся пауков, таких как пауки-скакунчики или пауки-волки, чем для пауков, создающих паутинные ловушки. Те немногие исследования, которые были посвящены глазам пауков, выполнялись в основном на пауках-скакунчиках (Salticidae), имеющих наиболее развитые глаза. Глаза некоторых представителей этого таксона превосходят глаза всех других паукообразных. У этих пауков глаза выдаются над поверхностью передней части карапакса, что значительно увеличивает площадь общего поля зрения. Последнее состоит из перекрывающихся полей зрения отдельных глаз (рис. 18.27, *Г*). Вторичные глаза регистрируют движение, а главные глаза сальтицид способны формировать изображение. Большие передние медиальные (главные) глаза сальтицид (см. рис. 18.27, *В*, *Г*) уникальны тем, что их фоторецепторы располагаются в четыре слоя, причем считается, что каждый из них реагирует на определенную длину световой волны. Правда, неясно, способствует ли это лучшему распознаванию цвета или увеличивает контрастность изображения.

Бродячим паукам глаза необходимы для определения местонахождения движущегося объекта и для выслеживания добычи. Главные глаза сальтицид способны создавать относительно четкое изображение. Число рецепторов велико, особенно в главных глазах, где их число достигает 1000. У многих видов Salticidae длина передних медиальных глаз увеличена, что превращает их в своеобразные трубчатые телеобъективы

http://jurassic.ru/



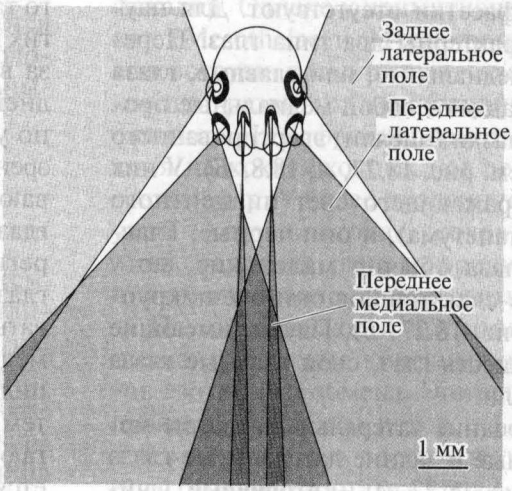


Рис. 18.27. Глаза:

А — вид головы паука спереди, показаны восемь глаз, расположенных двумя поперечными рядами — передним и задним, по четыре глаза в каждом; такое расположение обычно для представителей многих таксонов; *Б* — голова тарантула; главные глаза — маленькие передние медиальные, задние медиальные глаза очень большие, задние латеральные глаза расположены за краем карапакса и не видны; *В* — глаза паука из группы Salticidae; обратите внимание на крупные передние медиальные (главные) глаза: они имеют трубчатое строение и напоминают телеобъективы; остальные глаза вторичные; *Г* — поля зрения глаз паука *Trite planiceps* (Salticidae); задние латеральные глаза служат для определения местонахождения добычи; передние медиальные (главные) глаза служат для слежения за добычей после того, как паук устремится в направлении жертвы; задние медиальные глаза не показаны (*А* — по *Kaston*; *В* — из *Land M. F. 1969 a. Structure of the retinae of the principal eyes of jumping spiders* (*Salticidae*: *Dendryphantinae*) *in relation to visual optics. J. Exp. Biol. 51*: *443*, с изменениями, и по *Land M. F. 1969 b. Movement of the retinae of jumping spiders in relation to visual optics. J. Exp. Biol. 51*: *443*; *Land M. F. Movement of the retinae of jumping spiders* (*Salticidae*: *Dendryphantinae*) *in response to visual stimuli. J. Exp. Biol. 51*: *471*; *Г* — из *Forster L. M. 1979. Visual mechanisms of hunting behavior in* Trite planiceps, *a jumping spider. N. Z. J. Zool. 6*: *79—93*, с изменениями)

http://jurassic.ru/

(см. рис. 18.27, *В*). Прикрепленные сзади мышцы могут поворачивать трубчатые глаза относительно оси зрения.

Кутикулярные сенсиллы пауков разнообразны: трубчатые хеморецепторные щетинки, расположенные на концах придатков, осязательные щетинки, трихоботрии, щелевидные органы и расположенные на лапках тарзальные органы чувств. По-видимому, с сенсорными дендритами соединены и все хорошо заметные многочисленные щетинки, покрывающие тело и конечности многих пауков. Для всех пауков эти сенсиллы являются важным источником информации об окружающей среде, а для форм, создающих паутинные ловушки, они гораздо важнее глаз. Пауки *Agelena*, плетущие воронковидные ловушки, могут определить местоположение добычи с помощью трихоботрий на расстоянии 1 см. Щетинки, выполняющие функции контактных хеморецепторов (вкусовые рецепторы), полые, их дистальный конец несет отверстие, а внутри находится 21 дендрит (см. рис. 18.8, *В*). Из 21 дендрита 19 являются хеморецепторами, а 2 — механорецепторами. Вкусовые рецепторы сосредоточены на педипальпах и лапках первых ходных ног. Паук определяет вкус предмета, когда прикасается к нему.

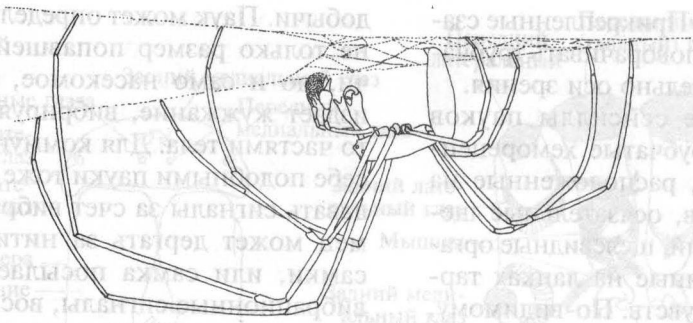
Из всех паукообразных щелевидные органы чувств наиболее развиты у пауков и особенно у видов, использующих паутинные ловушки. Их щелевидные органы чувств, расположенные в месте сочленения тарзуса и метатарзуса, отличаются особой чувствительностью и позволяют различать частоту вибрации, которая передается по шелковым нитям паутины или даже по воздуху. У тех видов, у которых паучата после вылупления остаются в родительском паутинном гнезде, самка может отличить свое потомство от добычи. Паук может определить также не только размер попавшейся добычи, но и само насекомое, если оно издает жужжание, вибрируя какими-то частями тела. Для коммуникации с себе подобными пауки тоже могут издавать сигналы за счет вибрации. Самец может дергать за нити паутину самки, или самка посылает особые вибрационные сигналы, воспринимаемые паучатами. **Тарзальные органы** чувств, представляющие собой чашевидные образования на лапках ног, возможно, используются как органы обоняния для восприятия феромонов.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

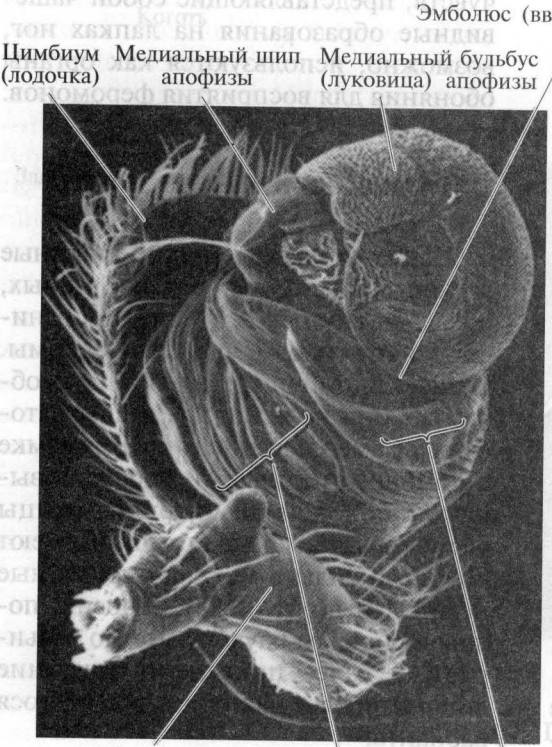
Пауки — раздельнополые животные и, как большинство паукообразных, обладают внутренним оплодотворением с непрямым переносом спермы. Однако в отличие от других паукообразных они не используют сперматофоры. Самец переносит сперму самке с помощью педипальп. У пауков выражен половой диморфизм, самцы часто гораздо меньше самок и имеют крупные, сильно модифицированные педипальпы (рис. 18.28). Строение половой системы пауков заметно варьирует, и далее приведено описание лишь наиболее часто встречающегося варианта.

Яичники представляют собой два удлиненных параллельных мешочка, расположенных в вентральной части брюшка (см. рис. 18.20). От каждого из них на переднем конце отходит яйцевод. Яйцеводы соединяются и образуют выстланную хитином трубку — матку (влагалище), которая направляется вперед по средней линии тела и заканчивается гонопором, расположенным глубоко в эпигастральной борозде на брюшной поверхности тела

http://jurassic.ru/

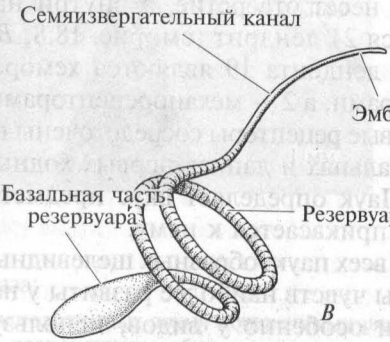


А



Г

Б



В

Рис. 18.28. Половая система самцов:

А — самец пауков из таксона Tetragnatha на спермальной паутине (гамачке), наполняющий педипальпы спермой, выпущенной на паутину; *Б* — Простая педипальпа *Filistata hibernalis*; *В* — содержащая семя часть педипальпы самца, эту структуру можно видеть внутри педипальпы *Filistata* (*Б*); *Г* — левая педипальпа самца *Zosis geniculatus*, служащая копулятивным органом. Отделенный от тела базальный конец педипальп обращен в нижний левый угол (*А* — по *Gerhardt* из *Millot, 1949 d*; *Б, В* — по *Comstock*; *Г* — из *Opell B. D. 1979. Revision of the genera and tropical American species of the spider family Uloboridae. Bull. Mus. Comp. Zool. 148* (*10*): *443—549*)

http://jurassic.ru/

(см. рис. 18.18, *Б*; 18.29, *Б*). В матку открываются **протоки оплодотворения**, соединяющие ее с двумя семяприемниками. Оплодотворение осуществляется в матке. Яйца выводятся наружу через гонопор. У примитивных пауков (Mesothelae и Mygalomorpha) самец вводит педипальпу непосредственно в гонопор самки и помещает сперму в семяприемники.

У более продвинутых пауков (Araneomorphae) этот процесс протекает сложнее. Помимо протоков оплодотворения они имеют дополнительные **копулятивные протоки**, которые соединяют копулятивные поры, расположенные на эпигине, с семяприемниками (см. рис. 18.29, *Б*). Эпигина — это склерит на вентральной поверхности брюшка, лежащий непосредственно перед эпигастральной бороздой (см. рис. 18.18, *Б*; 18.29, *А*). Самец вводит эмболюс педипальпы в копулятивную пору, и тот растягивается по всей длине копулятивного протока до семяприемника, в который и поступает сперма. Здесь она хранится неопределенно долгое время. Позже, по мере необходимости, сперма поступает из семяприемников по протокам оплодотворения в матку, где и оплодотворяет яйца.

В брюшке у самца находятся два больших трубчатых семенника. От них отходят изогнутые семяпроводы, которые открываются общим гонопором, расположенным, как и у самки, медиально на вентральной поверхности тела в области эпигастральной борозды. Копулятивные органы, роль которых играют сильно измененные кончики педипальп, удалены от полового отверстия. Особенно сложно устроены тарзальные отделы педипальп (см. рис. 18.28, *Б*—*Г*[42]). Главная их особенность состоит в том, что они

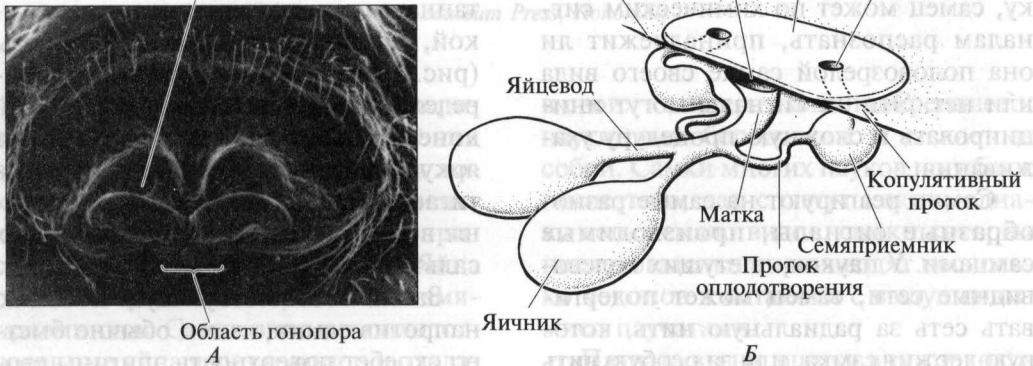


Рис. 18.29. Половая система самки паука:

А — эпигина, склеротизованная пластинка, несущая половые отверстия самки *Philoponella republicana*; *Б* — половая система самки паука. Во время копуляции самец вставляет педипальпу в копулятивную пору, при этом эмболюс расправляется и по копулятивному протоку достигает семяприемника. Из семяприемника сперма поступает в матку по протоку оплодотворения. По мере того как самка откладывает яйца через гонопор, они оплодотворяются непосредственно в матке (*А* — из *Opell B. D. 1979. Revision of the genera and tropical American species of the spider family Uloboridae. Bull. Mus. Comp. Zool. 148* (*10*): *443—549*; *Б* — из *Kaestner A. 1968. Invertebrate Zoology. Vol. II*: *Chelicerata. John Wiley and Sons, New York. 472 pp.*)

http://jurassic.ru/

имеют **резервуар для спермы**, проток и **эмболюс**, который непосредственно и выполняет функцию копулятивного аппарата. Сперма хранится в резервуаре.

Перед ухаживанием и спариванием самец плетет небольшую сперматическую сеть, куда выделяет капельку спермы из своего полового отверстия (см. рис. 18.28, *А*). Затем он окунает кончики педипальп в каплю спермы и заполняет находящиеся в них резервуары. Когда педипальпы заполнены, он отправляется на поиски самки, которая могла бы быть осеменена.

Для пауков как агрессивных хищников чрезвычайно важно иметь возможность идентифицировать полового партнера, чтобы самка не приняла по ошибке самца за добычу. С этой целью у многих видов выработалось очень сложное поведение, предшествующее спариванию. Наибольшее значение здесь имеют химические и тактильные стимулы. Обнаружив одиночную нить или паутинную ловушку, самец может по химическим сигналам распознать, принадлежит ли она половозрелой самке своего вида или нет. Эти же сигналы могут инициировать и сложную процедуру ухаживания.

Самки реагируют на самые разнообразные сигналы, производимые самцами. У пауков, плетущих колесовидные сети, самец может подергивать сеть за радиальную нить, которую держит самка, или за особую **нить спаривания**, которую он прикрепляет к паутине самки (рис. 18.30). Видовая принадлежность самца кодируется числом, частотой и интенсивностью подергиваний. У некоторых видов самец настолько мал, что самка не расценивает его как нечто пригодное в пищу и игнорирует, когда он вскарабкивается на нее для выполнения функции продолжения рода.

У бродячих пауков-охотников иной способ ухаживания. При непосредственной встрече самец прыгает на самку и начинает поглаживать ее тело педипальпами и ногами, отчего та впадает в состояние оцепенения. Самцы некоторых пауков-волков издают стрекотание с помощью расположенных на месте сочленения голени и тарзуса педипальпы зазубренного «напильника» и «скребка» [43]. Вибрация, возникающая в этом сочленении, когда напильник и скребок трутся друг о друга, передается нескольким массивным шипам, расположенным на концах педипальп, которыми самец касается субстрата. Самка воспринимает именно эту вибрацию субстрата, а не изменения давления воздуха, сопровождающие звуковые волны.

Для пауков с хорошо развитым зрением, таких как Salticidae, важны также визуальные стимулы. Ухаживание у этих форм приобретает вид танца: самец, исполняя его перед самкой, принимает определенные позы (рис. 18.30, *Б*). Танец состоит из определенных движений и помахиваний конечностями, которые часто имеют яркую окраску. Такое поведение достигает наибольшей сложности и лучше всего изучено у ярко окрашенных сальтицид.

Заняв соответствующую позицию напротив самки, самец обычно быстро скребет поверхность эпигины своей педипальпой до тех пор, пока соответствующие части педипальпы и эпигины не соприкоснутся. Затем педипальпа быстро наполняется кровью, при этом эмболюс через копулятивное отверстие проникает в копулятивный канал и семяприемник, куда самец выпускает семя (рис. 18.30, *А*).

http://jurassic.ru/

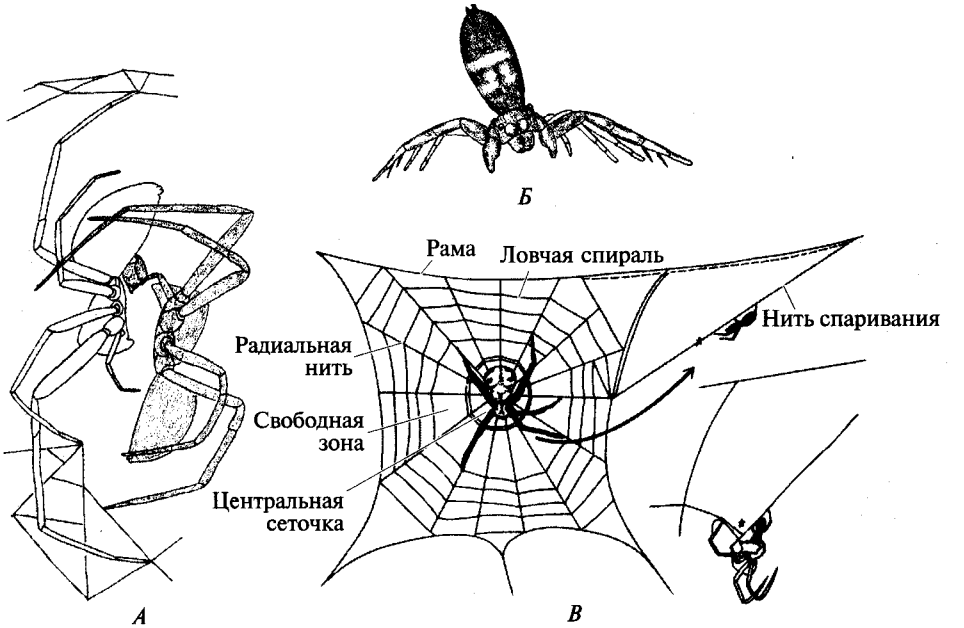


Рис. 18.30. Половое поведение:

А — положение самца и самки при спаривании пауков рода *Chiracanthium* (самец обозначен более темным цветом); *Б* — поза ухаживания самца *Gertschia noxiosa* (Salticidae); *В* — структура колесовидной ловчей сети и половое поведение строящих их пауков. Самец (силуэт) дергает за нить спаривания, которую он прикрепил к паутине самки. Самка оставляет свое место в центре паутины и перемещается на нить спаривания, где и происходит копуляция (место отмечено звездочкой) (*А* — по *Gerhardt* из *Kaston*; *Б* — по *Kaston*; *В* — из *Robinson M. H. and Robinson B. 1980. Comparative Studies of the Courtship and Mating Behavior of Tropical Araneid Spiders. Pacific Insects Monograph 36. Bishop Museum Press, Honolulu*)

Спустя некоторое время после спаривания самка откладывает до 3000 яиц в один или несколько паутинных коконов. Сначала она сплетает маленькое плоское основание и к нему пристраивает стенки в виде чашечки. Яйца оплодотворяются спермой из семяприемников. Самка выводит оплодотворенные яйца через гонопор и откладывает их в паутинную чашечку. Потом она закрывает яйца еще одной плоской паутинкой и часто покрывает всю эту массу сверху дополнительным слоем шелка. В результате получается сферический кокон. Самка прикрепляет кокон к паутинной сети или прячет его в своем убежище, носит его в своих хелицерах или прикрепляет к паутинным бородавкам и таскает за собой. Самки многих пауков погибают после того, как сплетут кокон, однако есть немало видов, самки которых последовательно производят несколько коконов и остаются с вылупившимися паучатами.

Паучата вылупляются внутри кокона и остаются там до завершения первой линьки. Выйдя из кокона, молодь многих видов разлетается в разные стороны на паутинных нитях, как на воздушных шарах, что способствует расселению вида. Маленький паучок залезает на верхушку веточки или травинки и плетет шелковую нить. Когда

http://jurassic.ru/

поток воздуха подхватит нить, паучок отпускает травинку и уносится ветром.

Некоторые виды заботятся о своем потомстве. Самка паука-волка носит молодь у себя на спине. Спинная сторона ее брюшка покрыта специальными узловатыми и несущими шипы щетинками, которые помогают молоди удерживаться на теле матери. Паучата постепенно покидают мать и расселяются. Пока мать носит свое потомство, она не питается.

Хотя некоторые мигаломорфные тарантулы (Mygalomorphae) жили в неволе до 25 лет, большинство пауков живет только 1—2 года. Число линек, необходимое для достижения половой зрелости, варьирует в зависимости от размеров, присущих взрослым паукам каждого конкретного вида. Крупным видам требуется до 15 линек, чтобы достичь взрослой стадии, тогда как особи мелких видов линяют всего несколько раз. Почти у половины видов, распространенных в умеренных широтах, зимуют неполовозрелые особи, которые обычно укрываются в почве или листовом опаде. Виды, составляющие вторую половину, переживают зиму либо на стадии яйца, либо на зимовку уходят взрослые особи. Некоторые пауки зимуют на той стадии, на которой их застала зима. Ход жизненного цикла определяется главным образом такими факторами, как температура и длина светового дня (фотопериод).

РАЗНООБРАЗИЕ ПАУКОВ

Mesothelae^{sO}. Брюшко несет отдельные тергиты и стерниты сегментов (см. рис. 18.19). Семь или восемь паутинных бородавок, причем первые расположены на уровне второй пары легочных книжек. Хелицеры ортогнатного типа. Около 40 ныне существующих видов, составляющих один таксон Liphistiidae, обитают в тропической зоне Азии. *Liphistius*, *Heptathela*.

Mygalomorphae^{sO} (Orthognatha; см. рис. 18.25, *В*, *Г*). Сегментация брюшка внешне не выражена. Две пары легочных книжек. Шесть паутинных бородавок. Когтевидный членик хелицер ортогнатный, перемещается в плоскости, параллельной длинной оси тела. В эту группу входят тарантулы, пауки-птицеяды (и те, и другие из Theraphosidae: *Aphonpelma*, *Avicularia*, *Theraphosa*); пауки-землекопы (Atypidae: *Atypus*); Dipluridae: *Atrax*, *Diplura*, *Euagrus*, *Hadrnyche*, *Trechona*; Ctenizidae: *Bothryocyrtum*, *Ctenizia*, *Cyclocosmia*, *Ummidia*. Большинство подкрадывается к добыче или поджидает ее в засаде, несколько видов плетет паутину. Многие имеют очень крупные размеры. Самым опасным считается паук *Atrax robustus*, чей когтевидный членик может проколоть даже ноготь. В настоящее время известно около 2200 видов, относящихся к 15 семействам. Встречаются главным образом в Северной Америке.

Araneomorpha^{sO}. Когтевидный членик хелицеры не ортогнатного типа. Брюшко не сегментировано. У большинства видов одна пара легочных книжек. У примитивных видов имеются крибеллум и каламиструм, но у большинства они утрачены. Объединяет 90 семейств, включающих 32000 видов.

Palaeocribellatae^{iO}. Есть крибеллум. Когтевидный членик расположен по диагонали и занимает промежуточное положение между ортогнатным и лабидогнатным типами. Две пары легочных книжек. Эпигина отсутствует. Одно семейство.

http://jurassic.ru/

Hypochilidae[F]. Овальный крибеллум на конусовидном возвышении. Каламиструм несет два ряда щетинок. Восемь глаз. Девять видов. *Ectatosticta*, *Hypochilius*.

Neocribellatae[iO] **(Labidognatha)**. Когтевидный членик лабидогнатного типа перемещается в плоскости, расположенной перпендикулярно продольной оси. У самок обычно есть эпигина. Легочных книжек одна пара, но они могут отсутствовать; по крайней мере, одна пара трахей.

Dysderidae[F]. Крупные примитивные пауки. Короткие ноги. Шесть глаз, расположенных в два ряда по три[44]; передние медиальные глаза отсутствуют. Легкие и трахеи; легочные книжки содержат мало ламелл; две пары сближенных дыхалец. Эпигина отсутствует. *Dysdera*, *Sergestria*.

Filistatidae[F]. Небольшой крибеллум и редуцированный каламиструм. Большие разветвленные ядовитые железы, восемь глаз. *Kukulcania* (известна также под названием *Filistata*) *hibernalis*, в южных районах обычен в жилых помещениях; его иногда путают с коричневым пауком-отшельником.

Scytodidae[F]. «Плюющиеся» пауки. Шесть глаз, образующих три пары. На лапках три коготка. Карапакс очень выпуклый, так как вмещает большие ядовитые и слюнные железы. Бродячие ночные охотники. Для захвата добычи или отпугивания хищника выстреливают клейкую жидкость из хелицер на расстояние до 20 мм; для человека безопасен. *Scytodes*.

Sicariidae[F]. Пауки-отшельники (см. рис. 18.25, *Б*). Шесть глаз, расположенных тремя парами, задние латеральные глаза отсутствуют. Бродячие ночные охотники, строящие обширные дневные убежища в сухих темных местах. Укус коричневого паука-отшельника *Loxosceles reclusa* и ряда других видов приводит к появлению серьезных очагов некроза тканей жертвы. *Sicarius* преимущественно распространен в Южном полушарии. *Loxosceles*, *Sicarius*.

Pholcidae[F]. Пауки с длинными ногами, напоминают сенокосцев. Маленькие хелицеры. Создают небольшие тенёта из перепутанных нитей в укрытых местах. Некоторые виды обычны в жилищах людей. Именно они (правда, вместе с другими пауками) создают скопления паутины по углам. *Holocnemus*, *Pholcus*, *Physocyclus*, *Spermophora*.

Caponiidae[F]. Легкие отсутствуют, замещены трахеями; две пары дыхалец. Обычно имеют только два глаза (передние медиальные). Небольшие хелицеры. Бродячие пауки. *Caponina*, *Nops*, *Tarsonops*.

Mimetidae[F]. Ходные ноги первой пары несут ряд длинных изогнутых щетинок. Охотятся на других пауков. Бродячие пауки, не плетут паутины. Иногда поджидают жертву в засаде, а иногда совершают набеги на паутину своей добычи. *Ero*, *Meta*.

Uloboridae[F]. Имеется крибеллум. Яд не выделяют, ядовитые железы отсутствуют. Колесовидная ловчая сеть по крайней мере частично создается из шелка, выделяемого крибеллумом. Обычно располагается горизонтально. Некоторые «общественные» виды образуют плотные поселения и строят общие сети. *Philoponella*, *Uloborus*, *Zosis*.

Dinopidae[F]. Восемь глаз, расположенных в три ряда; передние медиальные глаза имеют огромные размеры и обращены вперед. *Dinopis*, *Menneus*.

Theridiidae[F]. Гребенчатоногие пауки. Большой таксон пауков, ведущих

http://jurassic.ru/

ночной образ жизни и создающих тенёта неправильной формы. К этой группе относятся ядовитая черная вдова *Latrodectus* (см. рис. 18.22; 18.25, *А*) и обычный домашний паук *Achaearanea tepidariorum*, похожий на черную вдову. *Steatoda*, *Theridion*.

Linyphiidae^F. Паутинные ловушки представляют собой небольшие горизонтально натянутые сети или гамачки, расположенные среди растений. Много мелких видов, обитающих в подстилке. *Linyphia*, *Erigone*, *Halorates*.

Tetragnathidae^F. Пауки-кругопряды похожи на Araneidae, но в их задних медиальных глазах отсутствует тапетум. *Pachygnatha*, *Tetragnatha* (см. рис. 18.28, *А*).

Araneidae^F. Пауки-кругопряды. В задних медиальных глазах есть тапетум. Многие из них имеют крупные размеры и ярко окрашены, например черно-желтый садовый паук *Argiope*. *Araneus*, *Gasteracantha*, *Gea*, *Neoscona*, *Nephila*.

Lycosidae^F. Пауки-волки. Быстро бегающие охотники; мохнатые, тускло-коричневые или черные. Из восьми глаз задние медиальные глаза самые крупные (см. рис. 18.27, *Б*). На лапках по три коготка. *Lycosa tarantula* — средиземноморский тарантул. Обычные представители наземной фауны, ведущие преимущественно ночной образ жизни. *Arctosa*, *Lycosa*, *Pardosa*, *Pirata*.

Pisauridae^F. Крупные бродячие охотники; похожи на пауков-волков, но обладают более длинными ногами. Обычны у пресноводных водоемов и эффективно передвигаются по поверхности воды, а иногда и под водой, чтобы поймать добычу. *Dolomedes*, *Pisaura*, *Thalssius*, *Tinus*.

Agelenidae^F. Травяные пауки. Плетут плоскую паутину с убежищем в виде воронки. Добыча попадается на плоскую сеть. Паутина сооружается в зарослях растительности, расщелинах камней или поваленных деревьев и в домах. Паутину легко заметить, особенно когда трава покрыта росой. *Agelena consorciata* является общественным видом. *Agelena*, *Agelenopsis*, *Desis*, *Hololena*, *Tegenaria*.

Argyronetidae^F. Один вид. Распространенный в Евразии паук-серебрянка *Argyroneta aquatica* — это единственный паук, ведущий водный образ жизни. Бродячий вид. Живет и охотится под поверхностью воды. Ловит водных насекомых и съедает их в своем убежище, которым служит воздушный колокол — пузырь воздуха, заключенный в куполообразную паутину. Запас воздуха пополняется за счет пузырьков воздуха, которые удерживаются на несмачиваемом опушении брюшка.

Oxyopidae^F. Охотятся в дневное время в низкой растительности. Способны прыгать на добычу. Хорошее зрение; глаза расположены шестиугольником. Длинные, тонкие, покрытые шипами конечности с тремя коготками на лапке. *Oxyopes*.

Clubionidae^F. Пауки-мешочники. Из шелка строят похожее на кокон убежище, иногда вплетают туда сложенный лист. Большие паутинные бородавки. Охотятся ночью. Укус паука *Chiracanthium* (см. рис. 18.30, *А*), который часто встречается внутри помещений, болезненный, но не смертелен. На лапке два коготка. *Clubiona*, *Scotinella*, *Trachelas*.

Thomisidiae^F. Пауки-бокоходы. Бродячие хищники, нападают из засады, часто ярко окрашены и живут на цветках. Двигаются боком, подобно крабам. Длинные передние ноги, участвующие в ловле добычи, вы-

http://jurassic.ru/

тянуты вперед, как хелипеды крабов. Длина и ширина карапакса примерно равны. На лапке два коготка. *Aphantochilus*, *Synema*, *Thomisus*, *Xysticus*.

Salticidae[F]. Пауки-скакунчики. Самое большое семейство пауков. Бродячие пауки с массивным мохнатым телом, прыгающие на добычу. Охотятся в дневное время. У многих видов самцы ярко окрашены. Превосходное зрение. Широко распространены в умеренных и тропических областях, обычно встречаются в жилищах человека. На лапке два коготка. *Corythalia*, *Gertschia* (см. рис. 18.30, *Б*), *Menemerus*, *Neon*, *Phidippus*, *Salticus*, *Trite*.

PALPIGRADI[O] (КЕНЕНИИ)

Длина большинства из 70 известных видов кенений едва достигает 1,5 мм, и ни один из них не превышает 3 мм. Слепые, живущие в почве (интерстициальные) паукообразные (рис. 18.31), обитают преимущественно в тропиках и субтропиках, но встречаются и в Европе. Многие из присущих им необычных признаков, в том числе миниатюрные размеры, являются приспособлениями к жизни в ограниченном пространстве.

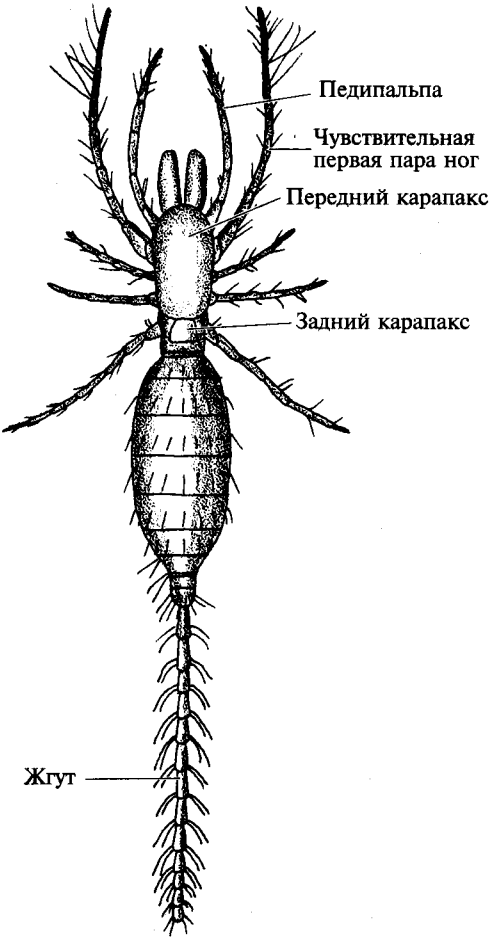


Рис. 18.31. Кенения (Palpigradi) *Eukoenenia* (по *Kraepelin*, *Hansen* из *Millot*, *1949 e*)

Головогрудь разделена на большой передний участок, состоящий из четырех слившихся сегментов, покрытых карапаксом, и двух свободных задних сегментов, покрытых отдельными тергитами[45]. Хелицеры трехчлениковые. Сходное разделение головогруди наблюдается у шизомид из таксона Uropygi, которые обитают в аналогичных условиях. Считается, что это сходство — результат конвергенции. Такая организация может рассматриваться как адаптация, обеспечивающая бóльшую гибкость тела, что облегчает движение в узких пространствах. Брюшко подразделяется на переднебрюшие, состоящее из восьми сегментов, и заднебрюшие, включающее три сегмента. Заднебрюшие заканчивается длинным, похожим на антенну жгутом. Педипальпы относительно крупные и похожи на ходные ноги. Конечности первой пары напоминают антенны и выполняют сенсорную функцию. Обе пары легочных мешков утрачены. По-видимому, специализиро-

http://jurassic.ru/

ванные органы дыхания у кенений отсутствуют[46]. Мальпигиевы сосуды отсутствуют, но есть пара мешковидных нефридиев. Глаз нет, а главными органами чувств являются трихоботрии. Кровеносная система редуцирована, но имеется трубчатое сердце. Перенос спермы непрямой, используются сперматофоры.

PSEUDOSCORPIONES[o] (ЛЖЕСКОРПИОНЫ)

Этот таксон включает мелких паукообразных (рис. 18.32), длина которых редко превышает 7 мм и в основном достигает лишь половины этой величины. Лжескорпионы обитают преимущественно в лиственной подстилке (см. рис. 18.35), под корой деревьев, в почве, во мху, детрите, где они мало заметны, хотя в действительности это весьма обычные формы. Один из видов, *Chelifer cancroides*, живет в человеческом жилье и известен под названием книжный скорпион. Всего изучено и описано около 2500 видов. Этот четко ограниченный и однородный по составу таксон не имеет тесных связей с другими паукообразными, возможно, за исключением сольпуг. Сходство лжескорпионов с настоящими скорпионами чисто внешнее и обусловлено наличием и у тех, и у других относительно крупных клешневидных педипальп. Лжескорпионы способны быстро передвигаться назад (пятиться), хотя некоторые могут нормально перемещаться вперед, а некоторые — боком. Для них характерна форезия, т.е. способность временно использовать другой организм для перемещения на значительные расстояния. При этом они удерживаются своими педипальпами на ножках насекомых, когда те перелетают с одного места на другое.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

На спинной стороне головогрудь покрыта сплошным, не разделенным на сегменты карапаксом, а с боков — мягкой, несклеротизованной плевральной мембраной. На спинной стороне в передних латеральных углах карапакса расположена одна или две пары белых глаз (рис. 18.32, *А*). На переднем конце головогрудь несет пару коротких клешневидных хелицер (см. рис. 18.32), на которых располагаются производящие шелк прядильные органы. С помощью двучлениковых хелицер[47] лжескорпионы либо измельчают добычу, либо прорезают в ее покровах отверстие, в которое вводят пищеварительные ферменты. Вторая пара придатков представлена большими, хорошо выраженными педипальпами (см. рис. 18.32). Каждая состоит из шести члеников, причем два последних образуют клешню. На концах «пальцев» клешни имеются поры, которыми открываются ядовитые железы, расположенные в одном или обоих пальцах. Педипальпы используются для ловли и умерщвления добычи, строительства гнезд, ухаживания, борьбы с противником и как органы чувств. Головогрудь несет четыре пары ходных ног. На брюшной стороне головогруди находятся пять пар кокс, принадлежащих педипальпам и ходным ногам. Они замещают отсутствующие стерниты, покрывая вентральную поверхность головогруди (см. рис. 18.32, *Б*). Крупные коксы педипальп (эндиты) образуют дно преоральной полости.

Соединение между головогрудью и брюшком широкое, обычно такой же ширины, как и головогрудь, хотя у некоторых видов оно слегка сужено. Как и у скорпионов, брюшко относительно большое и лишено локомоторных конечностей. Брюшко состоит из

http://jurassic.ru/

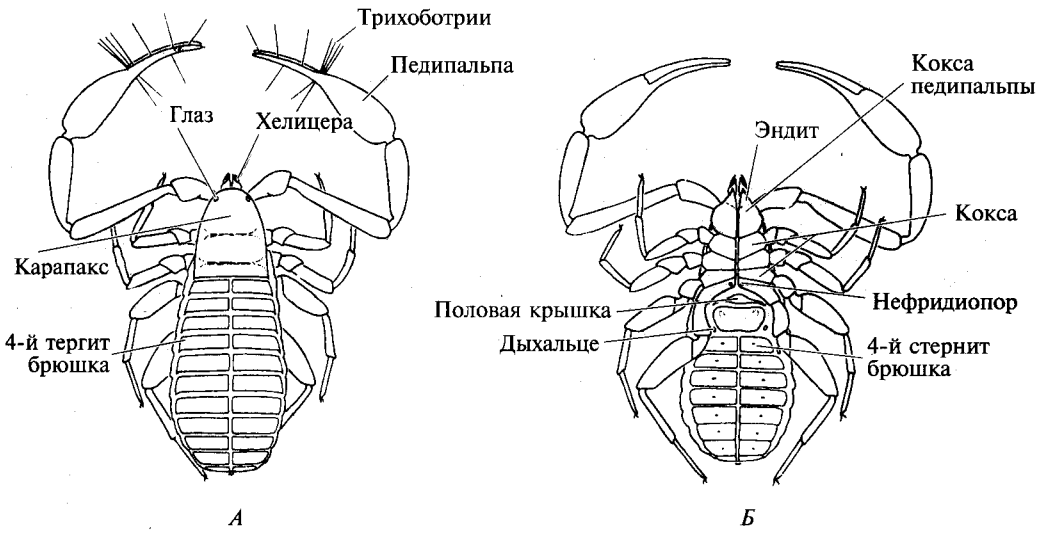


Рис. 18.32. Лжескорпионы. Внешнее строение самца *Chelifer cancroides*.
Вид со спинной (*А*) и с брюшной (*Б*) сторон (по *Beier* из *Weygoldt P. 1969. Biology of Pseudoscorpions. Harvard University Press, Cambridge, MA*)

12 сегментов, а на спинной стороне несет только 11 хорошо выраженных тергитов (см. рис. 18.32, *А*)[48]. У одних видов они цельные, у других разделены на правую и левую половинки. Каждый тергит окружен гибким несклеротизованным участком экзоскелета. С вентральной стороны брюшко покрыто 11 крупными стернитами (см. рис. 18.32, *Б*). Стернит первого брюшного сегмента утрачен. Стерниты второго и третьего брюшных сегментов сливаются, образуя половую крышечку. На ней открываются два гонопора, а на крошечном 12-м сегменте терминально расположен анус. Две пары трахейных дыхалец локализуются латерально, у заднего края стернитов третьего и четвертого брюшных сегментов.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Лжескорпионы питаются мелкими членистоногими, такими, как ногохвостки и клещи, которых они ловят, убивают или парализуют ядовитыми педипальпами, а затем передают хелицерам. У примитивных форм, таких, как *Neobisium* и *Chthonius*, хелицеры измельчают пищу и превращают ее в мягкую массу, по мере того как она смачивается пищеварительными ферментами, поступающими из средней кишки. Наружное пищеварение осуществляется в преоральной полости, расположенной между основаниями хелицер и коксами педипальп (рис. 18.33). Представители более специализированных таксонов с помощью хелицер проделывают в жертве отверстие и впрыскивают туда пищеварительные ферменты. Переваренные до жидкого состояния ткани добычи всасываются в кишечник. У таких видов преоральная полость играет роль своеобразного инжектора, с помощью которого пищеварительные ферменты вводятся в добычу.

Жидкая пищевая масса засасывается в среднюю кишку с помощью мус-

http://jurassic.ru/

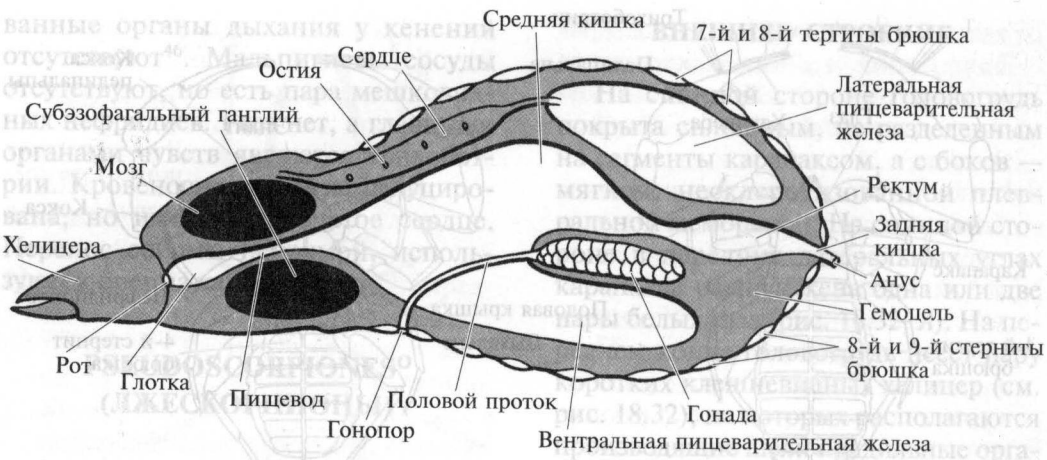


Рис. 18.33. Сагиттальный разрез через тело лжескорпиона *Neobisium* (из *Weygoldt 1969. Biology of Pseudoscorpions. Harvard University Press, Cambridge, MA*)

кулистой глотки, а снаружи остается сухая пережеванная шкурка. Обширная средняя кишка с несколькими крупными пищеварительными железами занимает большую часть внутреннего пространства брюшка и является местом секреции ферментов и гидролиза, а также абсорбции и хранения питательных веществ. Гликоген и липиды запасаются в клетках средней кишки, и лжескорпионы могут продержаться на этих запасах в течение нескольких месяцев после кормления. Короткая задняя кишка начинается от средней кишки и заканчивается анусом, расположенным на кончике анального конуса.

Для дыхания используются трахеи, которые открываются двумя парами дыхалец на третьем и четвертом брюшных сегментах. Трубчатое сердце расположено дорсально в брюшке в сегментах 1—4 (рис. 18.33). Сердце имеет одну, две или четыре пары остий. Два мешковидных нефридия открываются нефридиопорами между коксами третьей и четвертой пар ног. Мальпигиевы сосуды отсутствуют, однако, несмотря на это, в пищеварительных железах образуются гранулы гуанина, которые выводятся в просвет кишки и удаляются через анус. Есть нефроциты; паутинные железы также могут выделять гуанин. Имеется типичная для паукообразных центральная нервная система, она сильно цефализирована и занимает большую часть объема головогруди (рис. 18.33). Все сегментарные ганглии собраны в один субэзофагальный ганглий. Лжескорпионы обычно имеют одну или две пары глаз, расположенных по бокам головогруди, но есть и слепые, лишенные глаз формы. Большинство видов, вероятно, обладают хорошо развитой хеморецепцией, но наиболее важными органами чувств несомненно являются трихоботрии, улавливающие самое слабое движение воздуха. Это главные сигналы, которые используются при выслеживании и ловле добычи. Лжескорпионы способны обнаруживать жертву на расстоянии около 15 мм.

Лжескорпионы — раздельнополые животные, причем ритуал ухаживания у одних видов полностью отсутствует, но зато у других может быть чрезвычайно сложным. Трубчатая гонада за-

http://jurassic.ru/

легает медиально в брюшке между средней кишкой и вентральной пищеварительной железой (см. рис. 18.33). Она соединяется двумя половыми протоками с двумя гонопорами, расположенными между стернитами второго и третьего сегментов[49] в передней части брюшка. Перенос спермы осуществляется с помощью сперматофоров, но сам механизм варьирует. Обычно самец прижимает свое половое отверстие к земле, а затем приподнимается как можно выше и при этом выделяет сперматофор (рис. 18.34, *А*, *Б*), который расположен на конце длинной тонкой ножки. Самка перешагивает через сперматофор (или ее проводит над сперматофором самец) и забирает сперму своим гонопором. Сперма некоторое время сохраняется в половой системе самки. Оплодотворение осуществляется позже, в процессе откладки яиц.

Анализ разных вариантов передачи спермы от самца к самке может дать ключ к пониманию эволюции механизма непрямого переноса спермы с помощью сперматофоров у паукообразных. При самом простом и наиболее расточительном способе самец

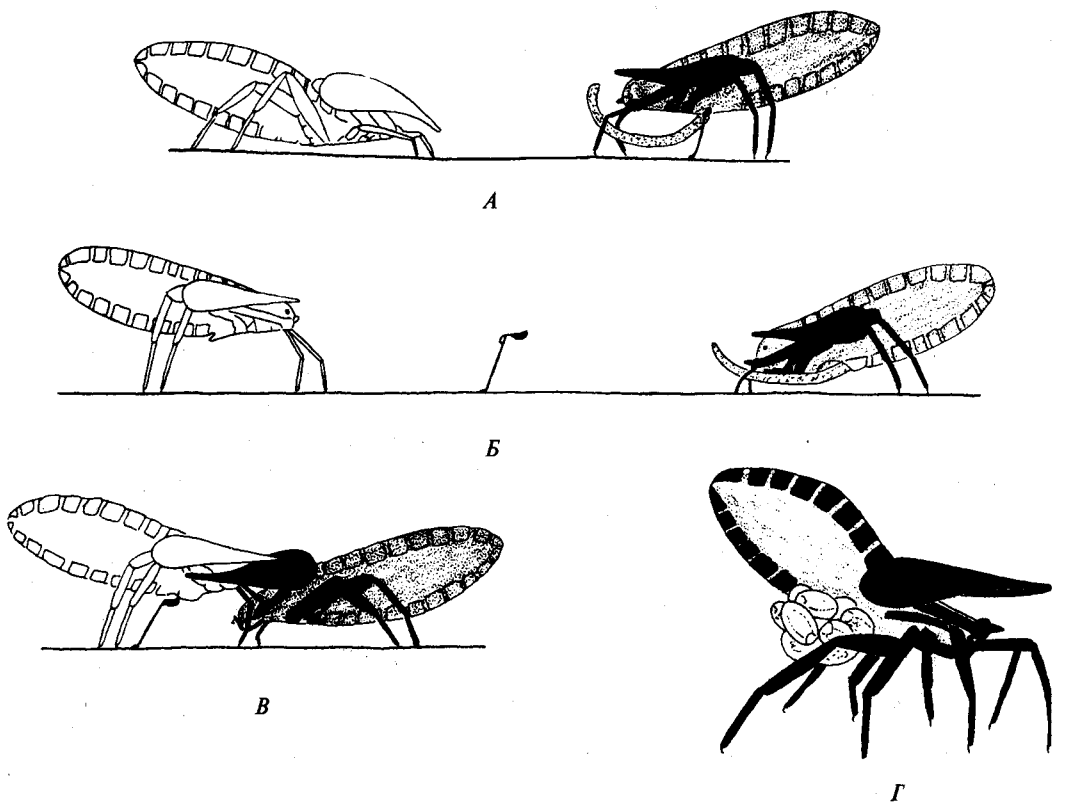


Рис. 18.34. Размножение лжескорпионов:

А—В — ухаживание и перенос спермы у *Chelifer cancroides* (самка слева, самец справа): *А* — самец выделяет сперматофор, *Б* — сперматофор прикреплен к субстрату, *В* — самец прижимает самку к сперматофору; *Г* — самка *C. cancroides* с развивающимися зародышами (по *Vachon M. 1949. Traité de Zoologie. Vol. VI. Masson et Cie, Paris*)

http://jurassic.ru/

просто оставляет сперматофоры повсюду, независимо от того, присутствует самка или нет. Самка может случайно оказаться над одним из них или может быть привлечена к сперматофору химическими и тактильными стимулами и подобрать сперму. Такие сперматофоры в большом количестве остаются не найденными и пропадают. Самцы более специализированных видов откладывает сперматофоры только в присутствии самки. Замыкают этот ряд виды, у которых разнополые особи выполняют сложный брачный танец. Главная функциональная задача этого сложного поведения — гарантировать осеменение самки, которая обязательно должна подобрать сперматофор (рис. 18.34, *В*).

Самки вынашивают яйца и выкармливают зародышей на поверхности тела. В зависимости от вида самка может выносить от 2 до 50 и более яиц. Из шелка и других материалов самка сооружает **выводковое гнездо**. Забравшись в это гнездо, она откладывает яйца в особую **выводковую сумку**, плотные стенки которой секретируются самкой. Сумка прикреплена к вентральной поверхности тела в области гонопоров (рис. 18.34, *Г*). Развитие протекает в выводковой сумке. Яйца микролецитальные, в них мало желтка, и развивающиеся в сумке зародыши выкармливаются за счет питательной жидкости, вырабатываемой яичником. Самка остается в гнезде до тех пор, пока из яиц не выйдут ювенили первого возраста — протонимфы. После этого самка оставляет гнездо, но продолжает вынашивать молодь в выводковой сумке. Молодые особи покидают выводковую сумку, достигнув третьего возраста — стадии тритонимфы.

Жизненный цикл включает три ювенильных возраста (стадии протонимфы, дейтонимфы и тритонимфы) и стадию взрослого организма. Взрослые особи не линяют. Развитие прямое, и ювенильные особи похожи на взрослых животных, но меньше их. Лжескорпионы достигают половозрелости через год или раньше и живут от двух до пяти лет. Виды умеренных широт могут производить несколько поколений за год. Лжескорпионы иногда зимуют в паутинном гнезде. Все представители этого таксона обитают в узких, щелевидных пространствах (рис. 18.35).

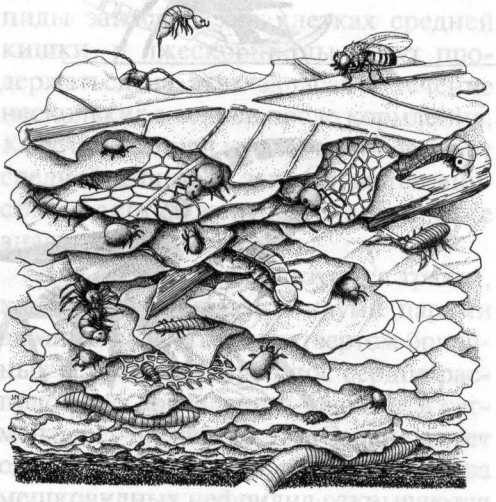


Рис. 18.35. Срез через участок лиственной подстилки.

Видны некоторые из ее многочисленных обитателей, главным образом членистоногие

SOLIFUGAE^{O} (СОЛЬПУГИ, ИЛИ ФАЛАНГИ)

Сольпуги образуют таксон, включающий от 800 до 1000 тропических и субтропических паукообразных (рис. 18.36). В США несколько видов сольпуг обнаружено во Флориде и более 100 — на юго-западе, а некоторые заходят далеко на север, вплоть до Колорадо. Многие сольпуги встре-

http://jurassic.ru/

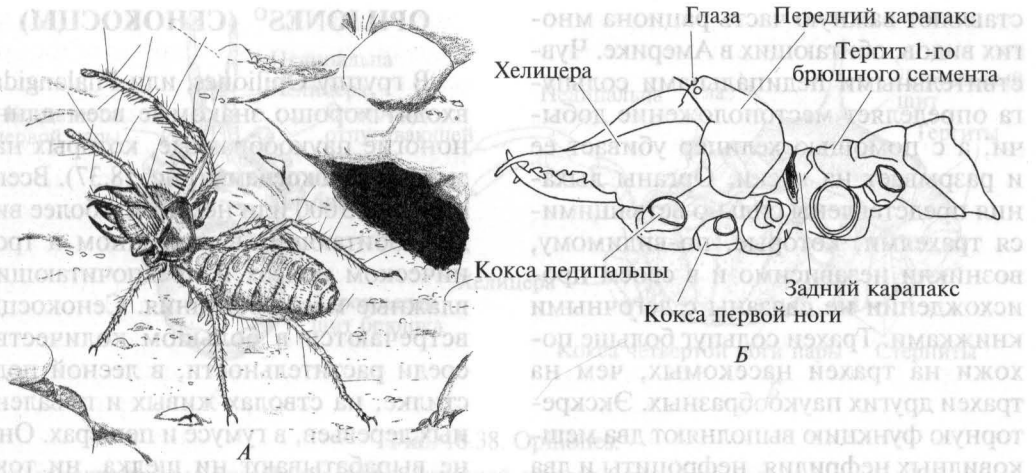


Рис. 18.36. Сольпуги:

А — североафриканская сольпуга *Galeodes arabs*, на четвертой ходной ноге видны четыре «ракетки»; *Б* — головогрудь сольпуги *G. graecus* (вид сбоку) (*А* — по *Millot J. and Vachon M. 1949b. Traité de Zoologie. Vol. VI. Masson et Cie, Paris*; *Б* — по *Kaestner, 1968*, из *Millot J. and Vachon M. 1949b*)

чаются в теплых сухих районах земного шара, но известны также виды, обитающие на лугах и в лесах. Сольпуги прячутся под камнями и в расщелинах, многие роют норки (рис. 18.36). Их длина варьирует от нескольких миллиметров до 7 см. Головогрудь на спинной стороне покрыта большим передним карапаксом, несущим на своем переднем крае пару близко расположенных медиальных глаз, и коротким задним карапаксом, или тергумом[50]. Сочленение между передним и задним отделами карапакса сохраняет подвижность. В месте соединения крупного сегментированного брюшка с головогрудью имеется небольшое сужение.

Самая заметная деталь строения сольпуг — громадные, сильно выступающие вперед хелицеры, которые поднимаются вверх при сгибании головогруди в месте гибкого сочленения (рис. 18.36). Учитывая размеры сольпуг, можно сказать, что они обладают самыми большими челюстями среди всех существующих в мире животных. Каждая хелицера состоит из двух члеников, образующих клешню, причем подвижный членик перемещается в вертикальной плоскости. На нижней поверхности хелицеры несут **стридуляционный орган** (см. примеч. 43. — *Примеч. ред.*). Длинные, похожие на ноги педипальпы заканчиваются своеобразным **прикрепительным диском**, который, пока не вывернут, обычно не заметен. Коксы педипальп преобразованы в гнатобазы, они измельчают пищу до начала ее внекишечного переваривания. Первая пара ног используется как антенны, а остальные три пары — для локомоции. Сегментированное брюшко большое, мягкое, имеет овальную форму и растяжимо. Оно соединяется с головогрудью своим широким основанием и несет на сегментах хорошо заметные тергиты и стерниты. Тельсон отсутствует.

Сольпуги — хищники или всеядные животные, причем термиты со-

http://jurassic.ru/

ставляют важную часть рациона многих видов, обитающих в Америке. Чувствительными педипальпами сольпуга определяет местоположение добычи, а с помощью хелицер убивает ее и разрывает на куски. Органы дыхания представлены сильно ветвящимися трахеями, которые, по-видимому, возникли независимо и в своем происхождении не связаны с легочными книжками. Трахеи сольпуг больше похожи на трахеи насекомых, чем на трахеи других паукообразных. Экскреторную функцию выполняют два мешковидных нефридия, нефроциты и два мальпигиевых сосуда. Сердце из брюшка заходит в головогрудь и несет восемь пар остий, два из которых находятся в головогруди. Нервная система состоит из обычного мозга и субэзофагального ганглия, но в состав последнего входят не все брюшные ганглии. Вместо этого сегментарные ганглии задней части брюшка сливаются в отдельный ганглий, который смещен в переднюю часть абдомена. На коксах и вертлугах четвертой пары ног имеется от двух до пяти особых чувствительных органов — маллеолей («ракеток»).

У некоторых сольпуг перенос спермы непрямой и осуществляется с помощью сперматофоров. Самец хватает самку и своими непродолжительными прикосновениями и поглаживаниями приводит ее в состояние оцепенения. Затем он переворачивает самку и открывает своими хелицерами ее половое отверстие. Самец выпускает сперматофор на землю, поднимает его хелицерами и помещает в половое отверстие самки. Вся процедура занимает всего несколько минут, затем самец убегает. У американских сольпуг перенос спермы прямой, сперма передается от самца в половое отверстие самки без сперматофора.

OPILIONES^{O} (СЕНОКОСЦЫ)

В группу Opiliones, или Phalangida, входят хорошо знакомые всем длинноногие паукообразные, которых называют **сенокосцами** (рис. 18.37). Всего описано 5000 или немногим более видов, обитающих в умеренном и тропическом поясах и предпочитающих влажные места обитания. Сенокосцы встречаются в большом количестве среди растительности, в лесной подстилке, на стволах живых и поваленных деревьев, в гумусе и пещерах. Они не вырабатывают ни шелка, ни токсинов и не кусаются, хотя (очень редко) могут слегка ущипнуть. Широко распространенное мнение о том, что сенкосцы обладают чрезвычайно токсичным ядом, объясняется тем, что их путают с представителями семейства пауков Pholcidae (см. с. 169. — *Примеч. ред.*), тоже имеющих длинные конечности. Эти пауки действительно внешне напоминают сенокосцев, но в отличие от последних производят сильный яд, хотя их хелицеры слиш-

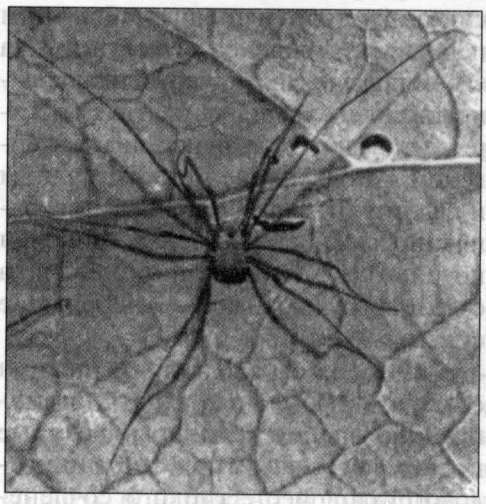


Рис. 18.37. Opiliones. Сидящий на листе сенокосец, вид со спинной стороны (фотография любезно предоставлена *Betty M. Barnes*)

http://jurassic.ru/

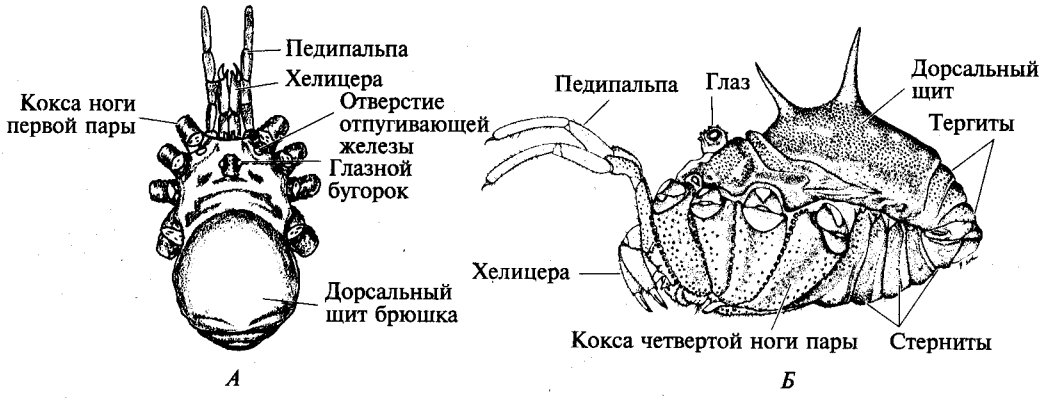


Рис. 18.38. Opiliones:

А — сенокосец *Leiobunum flavum*, вид со спинной стороны, показаны только основания конечностей; брюшко у этого вида не имеет такой хорошо выраженной сегментации, как у многих других сенокосцев; *Б* — сенокосец, брюшко которого несет два крупных шипа, вид сбоку, ноги удалены, чтобы было лучше видно тело (*А* — по *Bishop*)

ком малы и слабы, чтобы причинить вред человеку. Большинство сенокосцев — хищники, однако среди них немало растительноядных форм и типичных падальщиков. В отличие от других паукообразных, они способны поглощать оформленные кусочки пищи и переваривать их в кишечнике. Поступление пищевых частиц в пищеварительный тракт происходит неизбежно, поскольку в глотке сенокосцев отсутствует обычный фильтр из щетинок. Средняя длина тела сенокосцев без учета длины конечностей обычно составляет 5—10 мм, но некоторые тропические гиганты достигают 22 мм и имеют ноги длиной 160 мм. Самые крошечные, коротконогие виды, внешне напоминающие клещей, не превышают 1 мм в длину. Большинство сенокосцев окрашено в разные оттенки коричневого цвета, но встречаются красные, оранжевые, желтые, зеленые или пестрые виды. У ряда форм на теле имеются шипики (рис. 18.38, *Б*).

Головогрудь соединяется с коротким сегментированным брюшком без какой бы то ни было перетяжки (см. рис. 18.38), все туловище имеет овальную форму. Спинная поверхность головогруди полностью покрыта карапаксом, в центре которого находится **глазной бугорок**, несущий с каждой стороны по медиальному глазу. Латеральные глаза отсутствуют. На переднелатеральном крае карапакса находятся парные отверстия протоков «отпугивающих» желез, продуцирующих вещества-репелленты. Для последних характерен едкий запах, так как в их состав часто входят хиноны и фенолы. Некоторые виды при угрозе нападения распыляют эти вещества, тогда как другие из этого секрета, смешанного с отрыгнутой из кишечника жидкостью, формируют каплю, предназначенную для атаки потенциального хищника. На брюшной стороне головогрудь прикрыта коксами, нижней губой и стернитами. Маленькие тонкие хелицеры состоят из трех члеников, причем второй и третий членики образуют клешню (см. рис. 18.38). Педипальпы обычно похожи на ходные ноги, но у представителей одного из крупных таксонов они приспособле-

http://jurassic.ru/

ны для захватывания и удержания добычи. В этом случае они увеличены в размерах и заканчиваются серповидно изогнутым острым «когтем». Коксы педипальп несут гнатобазы.

Ноги сенокосцев могут быть такими же короткими, как и ноги пауков, но в основном они чрезвычайно длинные, и это отличительный признак таксона (см. рис. 18.37). По образному выражению английского арахнолога Теодора Савори, изучение сенокосцев — это изучение ног. Каждая нога состоит их семи обычных члеников, но ее общая длина возрастает за счет многочленистой лапки, которая у некоторых видов состоит из сотен крошечных члеников, отчего она становится гибкой и напоминает хлыст. Обычно самыми длинными являются ноги второй пары, которые выполняют сенсорную функцию и используются в качестве антенн: животное постоянно ощупывает ими субстрат перед собой. Если сенокосца потревожить, он может быстро передвигаться, а виды, обитающие среди растительности, могут забираться на верхушки травинок, оплетая их своими гибкими лапками. Отбрасывание конечности служит важным способом защиты от хищников, хотя утраченная нога и не отрастает снова. Благодаря длине своих конечностей сенокосцы очень эффективно перемещаются по неровной поверхности.

Брюшко сегментировано и несет несколько обособленных друг от друга склеротизованных и твердых тергитов и стернитов (см. рис. 18.38, *Б*). Первые тергиты брюшка (от трех до восьми) обычно сливаются и образуют единый дорсальный щит, который часто сливается с карапаксом. Задние тергиты и стерниты лежат свободно и не сливаются (см. рис. 18.38, *Б*). На конце брюшка располагается анус.

В целом сенокосцы — хищники, однако по сравнению с другими паукообразными важную роль в их рационе играет падаль. По имеющимся наблюдениям, североамериканские и европейские сенокосцы питаются мелкими беспозвоночными, останками мертвых животных и кусочками фруктов и овощей. Хищные виды питаются разными мелкими членистоногими, а некоторые улитками. Сенокосец хватает пищу педипальпами и передает хелицерам, которыми удерживает ее и раздавливает. В отличие от других паукообразных сенокосцы заглатывают не только жидкую пищу, но и мелкие частицы. Таким образом, в значительной своей части процессы пищеварения должны осуществляться в средней кишке. Непосредственно перед ротовым отверстием расположена преоральная полость, ограниченная с дорсальной стороны верхней губой, с вентральной стороны — нижней губой, а латерально — гнатобазами педипальп и первых конечностей.

Экскреторную функцию выполняют нефроциты и два мешковидных нефридия. Мальпигиевы сосуды отсутствуют. Дыхание осуществляется с помощью трахей, вероятно, не гомологичных трахеям других паукообразных. Дыхальца располагаются по бокам первого брюшного сегмента. У многих активных длинноногих сенокосцев имеются вторичные дыхальца на голенях. Они снабжают кислородом дистальные части ног. Сердце несет две пары остий. Центральная нервная система сильно цефализирована: все сегментарные ганглии сливаются в один субэзофагальный ганглий.

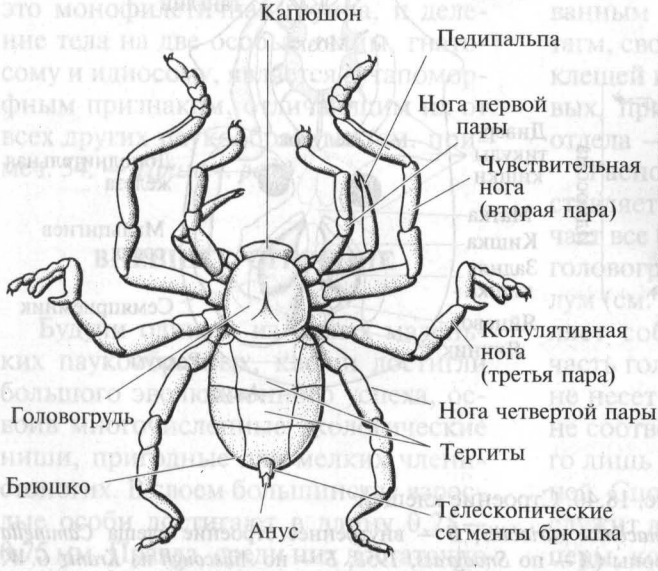
Сенокосцы раздельнополы, им присуще внутреннее оплодотворение с прямым переносом спермы. Парные гонады сливаются сзади, из-за чего половая железа приобретает U-образ-

http://jurassic.ru/

ную форму. Два гонодукта объединяются в один проток, открывающийся гонопором, расположенным на брюшной стороне головогруди[51]. У обоих полов гонодукт представляет собой длинную трубку, заканчивающуюся наружным выростом. Самцы используют его как пенис, а самки — как яйцеклад. Из всех паукообразных, помимо сенокосцев, только клещи имеют пенис или яйцеклад. Спариванию не предшествует сложное ухаживание. У многих видов самец встает перед самкой, пропускает между ее хелицерами свой трубчатый пенис, и, когда тот достигает полового отверстия, выделяется сперма. Вскоре после спаривания самка откладывает яйца в гумус, мох, гниющую древесину или раковины улиток. За один раз может быть отложено до нескольких сотен яиц, а за свою жизнь самка делает несколько кладок. В умеренных широтах продолжительность жизни сенокосцев составляет всего один год. Животные могут перезимовывать на стадии яйца или на одной из ювенильных стадий.

RICINULEI[O] (РИЦИНУЛЕИ)

Эта группа насчитывает около 75 видов мелких и довольно редких паукообразных (рис. 18.39, *Б*). Они встречаются в Африке (*Ricinoides*) и Америке (*Cryptocellus*) — от Бразилии до южных регионов США, где их находили в лиственной подстилке и пещерах. Рицинулеи — это мелкие животные с компактным, плотным телом, достигающим в длину 1 мм. У них очень толстая, сильно склеротизованная и часто скульптурированная кутикула. К переднему краю карапакса прикреплено уникальное образование — похожий на капюшон **клобучок** (cucullus), который может подниматься и опускаться (рис. 18.39, *А*). В опущенном состоянии он прикрывает преоральную полость, рот и хелицеры. Рицинулеи слепы, но у них есть светочувствительные пятнышки по бокам тела. В отличие от трехчлениковых хелицер клещей (Acari) (см. примеч. 55. — *Примеч. ред.*), хелицеры рицинулей состоят только из двух члеников[52]. Педипаль-



А

Б

Рис. 18.39.• Ricinulei:

А — схема строения самца, вид со спинной стороны; *Б* — рицинулея, обитающая на юго-западе США (*А* — из *Moritz, 1993, and Savory, 1977*, по *Hansen and Sörensen*; *Б* — фотография любезно предоставлена *Dr. Robert Michell*)

http://jurassic.ru/

пы несут клешни, ноги второй пары выполняют сенсорную функцию, третья пара ног самцов используется для переноса спермы в половое отверстие самки. Головогрудь и состоящее из 10 сегментов брюшко соединяются широким основанием. Передние сегменты брюшка широкие, а задние маленькие, узкие и образуют короткий телескопический придаток. Анус расположен на 10-м сегменте брюшка.

Сердце с остиями лежит в разделенном на отделы гемоцеле. Дышат рицинулеи с помощью ситовидных трахей, которые открываются двумя дыхальцами на задней части головогруди. Органы экскреции представлены двумя мальпигиевыми сосудами и двумя мешковидными нефридиями (коксальными железами). Перенос спермы напоминает аналогичный процесс у пауков, но самец вместо педипальп использует специализированные ноги третьей пары. Кроме того, он не плетет спермальную сеть. Развитие проходит одну личиночную, три нимфальные и взрослую стадии. Ювенильные организмы имеют три пары ходных ног.

ACARI^{O} (КЛЕЩИ)

Чрезвычайно разнообразный таксон Acari насчитывает около 40000 известных видов клещей[53] (рис. 18.40), причем, по осторожным оценкам, своего описания ждут еще около миллиона новых видов. Для человека это наиболее важные паукообразные, ибо они могут создавать серьезные проблемы в здравоохранении и экономике. Хотя большая часть клещей ведет свободный образ жизни, многие виды паразитируют на человеке, домашних животных и злаковых культурах. Другие повреждают пищевые продукты в хранилищах. Клещи — одни из самых

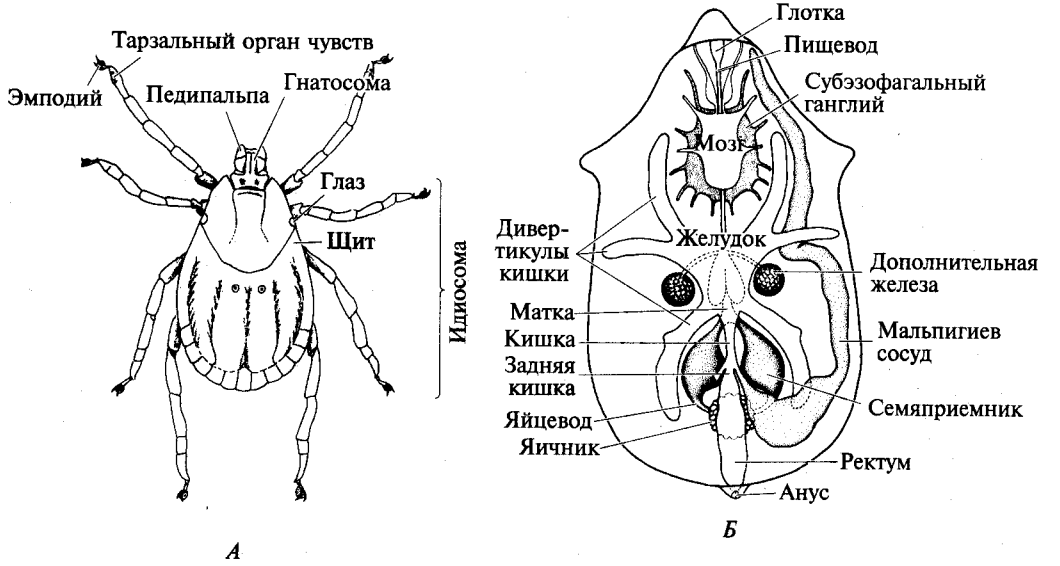


Рис. 18.40. Строение клещей:

А — внешнее строение клеща *Dermacentor variabilis*; *Б* — внутреннее строение клеща *Caminella* (Mesostigmata), вид со спинной стороны (*А* — по *Snodgrass, 1952*; *Б* — по *Ainscough* из *Krantz G. W. 1978. Manual of Acarology. 2nd edition. Oregon State University Press, Corvallis*)

http://jurassic.ru/

вездесущих животных, причем свободноживущие наземные виды чрезвычайно многочисленны, особенно на растениях, во мхах, подстилке из листьев, гумусе, почве, гнилой древесине и детрите. Плотность их популяций огромна и, несомненно, превосходит плотность популяций представителей всех других отрядов паукообразных. Горсть лесной подстилки из листового опада часто содержит сотни особей, принадлежащих десяткам видов (см. рис. 18.35). Клещи — это единственные паукообразные, в значительных количествах присутствующие в водных местах обитания. Они обычны и в море, и в пресных водоемах. Несмотря на их обилие и значение для экономики, клещи не так хорошо изучены, как другие паукообразные.

Некоторые акарологи считают, что клещи представляют собой полифилетическую группу, имевшую несколько предков среди паукообразных, в том числе сенокосцев и рицинулей, и разделяют их на семь самостоятельных таксонов (отрядов). Однако большинство специалистов все же полагает, что это монофилетичная группа, и деление тела на две особые тагмы, гнатосому и идиосому, является аутапоморфным признаком, отличающим их от всех других паукообразных (см. примеч. 54. — *Примеч. ред.*).

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Будучи одними из самых маленьких паукообразных, клещи достигли большого эволюционного успеха, освоив многочисленные экологические ниши, пригодные для мелких членистоногих. В своем большинстве взрослые особи достигают в длину 0,25—0,75 мм. Правда, среди них достаточно много и более крупных видов, но есть и совсем миниатюрные, длина тела которых не превышает 0,1 мм. Некоторые клещи настолько мелки, что могут жить в трахеях медоносных пчел, под крыльями жуков, в перьях птиц, в легких улиток, в волосяных фолликулах и сальных железах человека. Некоторые хищные клещи живут в специализированных углублениях на листьях и в особых карманах растения-хозяина, откуда они выползают для нападения на добычу — насекомых. Самые крупные — это клещи, питающиеся кровью (гематофаги). Некоторые из них, насосавшись крови, могут достигать 3 см.

Одним из наиболее характерных признаков клещей является отсутствие у них типичных тагм или внешних проявлений сегментации (см. рис. 18.40, *А*). У большинства видов исчезает сегментация брюшка, и оно сливается с головогрудью. Вследствие этого положение придатков, глаз и полового отверстия — это единственные маркеры, по которым можно определить исходные границы отделов тела. У многих видов все тело покрыто единым склеротизованным карапаксом. Вместо обычных тагм, свойственных хелицеровым, тело клещей вторично разделено на два новых, присущих только этому таксону отдела — гнатосому и идиосому[54].

Расположенная сзади **идиосома** составляет бóльшую часть тела и включает все брюшко и значительную часть головогруди. **Гнатосома**, или капитулум (см. рис. 18.40; 18.43, *А*), представляет собой лишь самую переднюю часть головогруди. Так как капитулум не несет глаз и не содержит мозга, он не соответствует всей голове. Это всего лишь небольшой фрагмент последней. Способная втягиваться гнатосома служит для питания и включает хелицеры, коксы педипальп, преоральную полость и некоторые, самые передние

http://jurassic.ru/

участки экзоскелета. Морфология этого отдела крайне разнообразна и в каждом конкретном случае соответствует типу питания, характерному для данного вида. Однако, максимально обобщая, можно сказать, что гнатосома состоит из двух частей — хелицер и инфракапитулума, прикрытых со спинной стороны тектумом (рострумом) — выступающим вперед выростом карапакса (см. рис. 18.43, *А*). Втягивающиеся хелицеры отходят от передней стенки тела между основанием тектума и **инфракапитулумом**. Последний образован расположенной дорсально верхней губой (labrum) и крупными эндитами кокс педипальп, формирующими его вентральный и боковые участки. Иногда эндиты педипальп сливаются и образуют гипостом, который фактически становится сплошной нижней стенкой инфракапитулума. Гнатосома ограничивает преоральную полость. В последней дорсально расположены хелицеры, а вентральная часть ее просвета непосредственно связана с передним участком передней кишки: сзади преоральная полость заканчивается ртом, ведущим в глотку.

Строение хелицер и педипальп сильно варьирует в зависимости от их конкретных функций. Обычно и те, и другие состоят из двух-трех члеников и могут оканчиваться клешнями (см. рис. 18.43)[55]. Педипальпы могут практически не подвергаться измене-

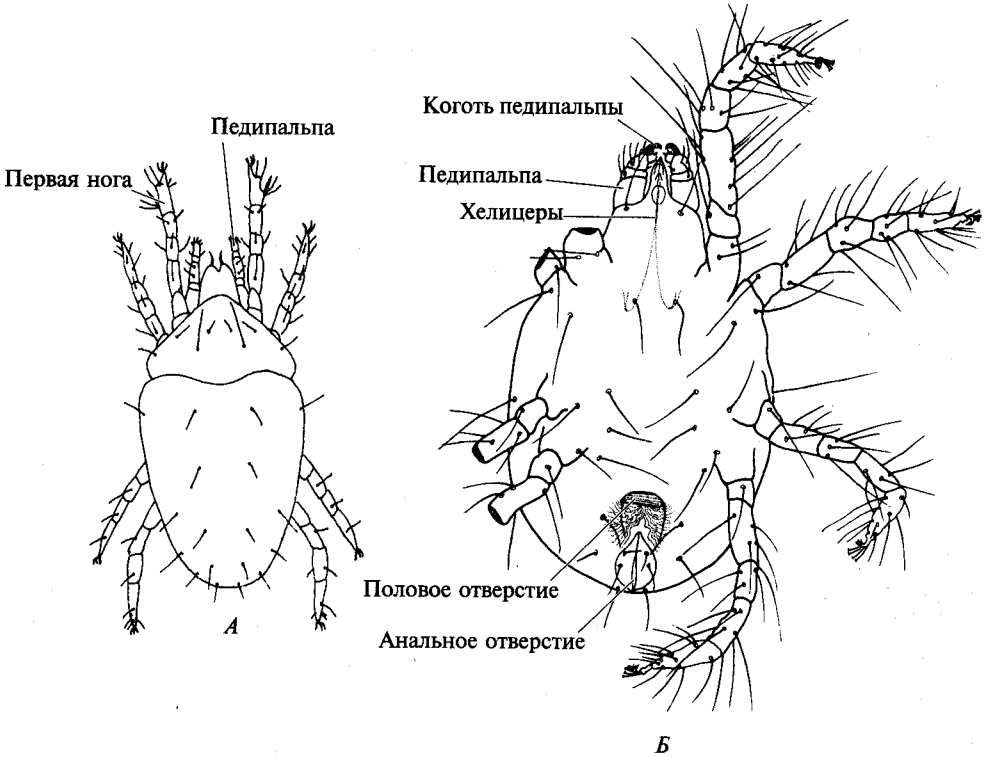


Рис. 18.41. Клещи. *А* — клещ *Tydeus starri* (Trombidiformes), вид со спинной стороны; *Б* — паутинный клещ *Tetranychus*, вид с брюшной стороны

(*А* — по *Baker and Wharton*; *Б* — по *Krantz G. W. 1978. Manual of Acarology. 2nd edition. Oregon State University Press, Corvallis*)

http://jurassic.ru/

ниям, и в таких случаях они очень похожи на обычные ноги, но могут и сильно видоизменяться. Они часто становятся более мощными и, подобно хелицерам, несут клешни. У некоторых паразитических форм они редуцированы. Ходных ног четыре пары, каждая нога обычно состоит из шести члеников (рис. 18.41). У некоторых видов конечности приспособлены к плаванию (рис. 18.42, *Б*) или выполнению каких-либо иных функций.

Брюшная поверхность тела несет склериты, размер, морфология и число которых варьируют в зависимости от таксономической принадлежности конкретного вида. Половая пластинка расположена между конечностями последних двух пар и несет гонопор (рис. 18.41, *Б*). Такое расположение является результатом вторичного смещения вперед брюшных сегментов. Нечто подобное произошло и в эволюции сенокосцев.

Все части тела клещей несут щетинки. Форма последних варьирует от простых волосовидных до булавовидных и особых уплощенных. Многие щетинки выполняют сенсорную функцию. Большинство клещей окрашено в различные оттенки коричневого цвета, однако встречаются разнообразно и ярко окрашенные формы: черные, красные, оранжевые, зеленые или пестрые, в окраске которых сочетаются разные цвета.

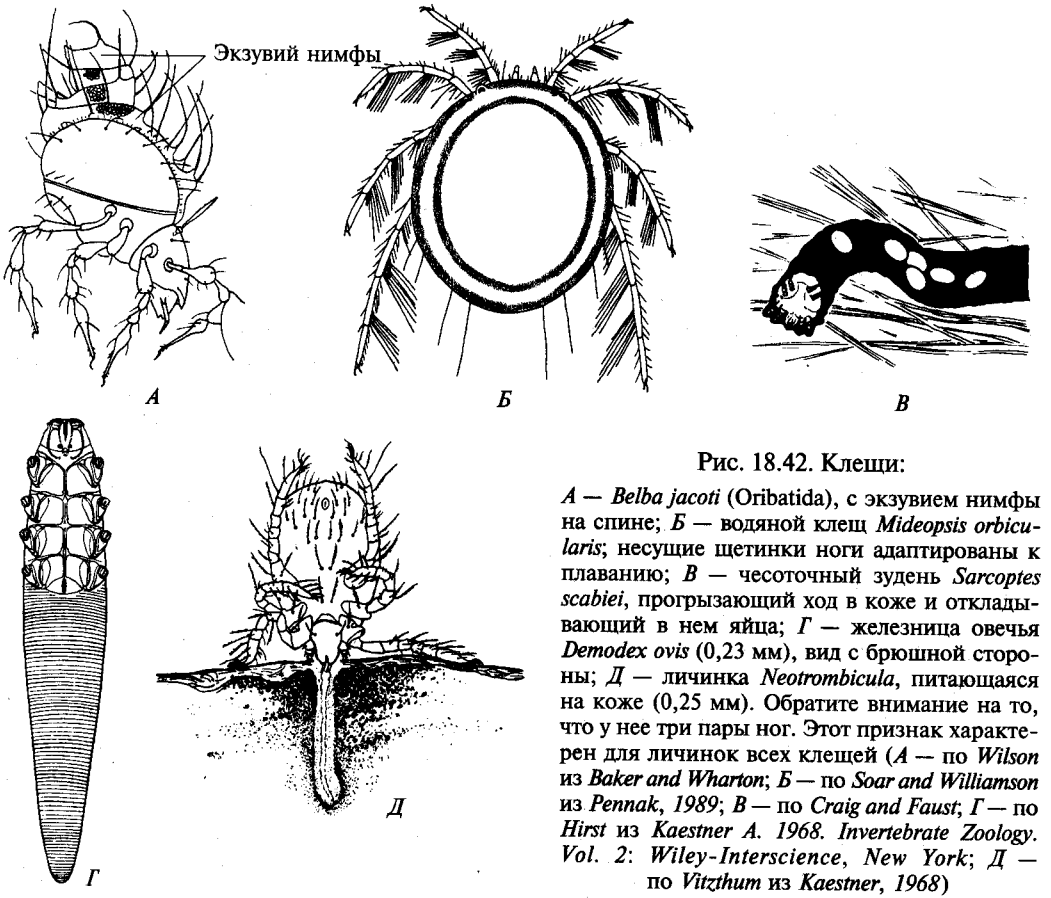


Рис. 18.42. Клещи:

А — Belba jacoti (Oribatida), с экзувием нимфы на спине; *Б* — водяной клещ *Mideopsis orbicularis*; несущие щетинки ноги адаптированы к плаванию; *В* — чесоточный зудень *Sarcoptes scabiei*, прогрызающий ход в коже и откладывающий в нем яйца; *Г* — железница овечья *Demodex ovis* (0,23 мм), вид с брюшной стороны; *Д* — личинка *Neotrombicula*, питающаяся на коже (0,25 мм). Обратите внимание на то, что у нее три пары ног. Этот признак характерен для личинок всех клещей (*А* — по *Wilson* из *Baker and Wharton*; *Б* — по *Soar and Williamson* из *Pennak, 1989*; *В* — по *Craig and Faust*; *Г* — по *Hirst* из *Kaestner A. 1968. Invertebrate Zoology. Vol. 2*: *Wiley-Interscience, New York*; *Д* — по *Vitzthum* из *Kaestner, 1968*)

http://jurassic.ru/

Две группы клещей, Oribatida (панцирные клещи) и несколько таксонов водяных клещей, заслуживают особого упоминания. Группа Oribatida, насчитывающая 145 семейств и 14000 видов, является самой крупной и наиболее хорошо изученной группой свободно живущих клещей (рис. 18.42, *А*). Представители этого таксона в большом количестве населяют лесную подстилку и мох. Эти мелкие паукообразные обычно имеют шаровидную форму, их спинная поверхность покрыта выпуклым, сильно склеротизованным панцирем, который делает их похожими на крошечных жуков. Водяные клещи, к которым относится около 2800 видов, приспособились к жизни в воде, как в пресной, так и морской. Морские виды встречаются от литорали до абиссали, широко распространены мелководные виды. Они не плавают, а скорее ползают по водорослям, мшанкам, гидроидным полипам и губкам. Однако большая часть водяных клещей все же обитает в пресной воде. Некоторые из них окрашены в ярко-красный или другие цвета; многие активно плавают, чему способствуют длинные плавательные щетинки на конечностях (см. рис. 18.42, *Б*).

ПИТАНИЕ

Клещи демонстрируют удивительное разнообразие способов питания и специализации к разным пищевым объектам. Хотя некоторые из них питаются оформленными плотными пищевыми частицами, большинство поглощает жидкую пищу. Даже если клещ использует плотные частицы, он сначала путем внекишечного наружного пищеварения переводит их в жидкое состояние. Живущие в почве и гумусе хищники питаются нематодами и мелкими членистоногими. Они поедают других клещей, яйца и личинок насекомых. Мелкие ракообразные служат основной добычей водяных клещей. Хелицеры хищных клещей подвергаются различным модификациям в зависимости от характера добычи. Некоторые клещи разрывают жертву на куски, а другие высасывают из нее мягкие ткани.

У многих растительноядных видов, таких, как паутинные клещики (Tetranychidae), хелицеры превращаются в похожие на иглы стилеты, которыми клещи прокалывают клетки растений и высасывают их содержимое. Некоторые паутинные клещики являются сельскохозяйственными вредителями и наносят серьезный ущерб фруктовым деревьям, посевам клевера, люцерны, хлопка и других культур. Они создают защитные паутинки из шелка, продуцируемого паутинными железами, протоки которых открываются у основания хелицер. Группа крошечных галлообразующих клещей Eriophyoidea[56], которые тоже питаются клетками растений и имеют хелицеры в виде стилетов, включает несколько видов сельскохозяйственных вредителей. Другие растительноядные клещи питаются грибами, водорослями, мхами.

Многие клещи являются падальщиками, или детритофагами. Большинство обитающих в почве орибатид питается грибами, водорослями, разлагающимися растительными или животными остатками. Часто детритофаги демонстрируют узкую пищевую специализацию. Например, разные виды клещей из таксона Acaridae и родственных групп питаются мукой, сухими фруктами, набивкой матрасов и мягкой мебели, сеном и сыром. Клеща *Dermatophagoides* часто можно обнаружить в домашней пыли, где он

http://jurassic.ru/

питается отшелушенными роговыми чешуйками кожи человека. Перьевые клещи и некоторые виды, живущие в шерсти животных, также фактически являются детритофагами, а не паразитами, так как поддерживают свое существование за счет выделений сальных желез, омертвевшей кожи и фрагментов перьев.

Большинство паразитических клещей — эктопаразиты позвоночных и беспозвоночных животных. Существуют также виды, отношения которых с животными-хозяевами приобретают и другие формы. Некоторые клещи стали эндопаразитами: они поражают воздухоносные пути позвоночных животных и трахеи членистоногих. Клещи рода *Acarapis* не просто поселяются в трахеях медоносных пчел (*Apis mellifera*), но и повреждают их, чтобы получить доступ к крови. За последние два десятилетия эти клещи и клещи из рода *Varroa*, которые также питаются кровью, вызвали серьезные затруднения в коммерческом пчеловодстве (оно стало гораздо более дорогим предприятием) и практически свели на нет популяции диких пчел. У многих клещей паразитируют только личинки. Например, личиночные стадии пресноводных клещей заражают водных насекомых и моллюсков.

Ювенильные стадии обычных краснотелок (Trombiculidae) паразитируют на коже позвоночных. Личинки представителей рода *Trombicula* — это всем хорошо знакомые быстро бегающие, маленькие красные клещики. Шестиногая личинка выходит из отложенного на почве яйца. Личинки могут нападать на представителей практически всех таксонов наземных позвоночных. Они прокусывают верхний слой кожи хозяина и питаются дермой, которая разрушается под действием протеолитических ферментов (рис. 18.42, *Д*). Личинка питается на протяжении 10 дней или более, а затем отваливается. После периода покоя она линяет и превращается в свободноживущую нимфу. В результате следующей линьки нимфа превращается во взрослую особь. И нимфа, и взрослая особь являются хищниками и питаются главным образом яйцами насекомых. Сильный зуд, возникающий в результате укуса личинки краснотелки, вызван иммунным ответом на ее слюну, а не на само присутствие клеща, как часто считают. При расчесывании клещ быстро удаляется, но раздражение остается еще несколько дней или даже недель. Хотя краснотелки могут вызывать сильный дерматит, гораздо более значима их роль как переносчиков возбудителей ряда опасных заболеваний (сыпнотифозная лихорадка цуцугамуши и др.).

Многие клещи обитают на хозяине на протяжении всего своего существования, но прикрепляются к нему временно только в период питания. Такой тип жизненного цикла можно проиллюстрировать на примере кровососущих представителей Parasitiformes — гамазовых клещей Dermanyssidae и иксодоидных клещей Ixodidae, паразитирующих на птицах и млекопитающих. Клещи прокалывают кожу хозяина с помощью сильно специализированных крючковидных хелицер (рис. 18.43, *Б*)[57] и питаются кровью. Покровы, особенно у самок, не очень склеротизованы и способны сильно растягиваться, когда клещ насосался крови (см. примеч. 15 к гл. 16. — *Примеч. ред.*). За немногими исключениями, клещ отваливается от хозяина после каждого приема пищи и линяет, прежде чем прикрепится к новому хозяину[58]. У многих видов промежуток между кормлениями может длиться очень долго, иногда больше года. Ко-

http://jurassic.ru/

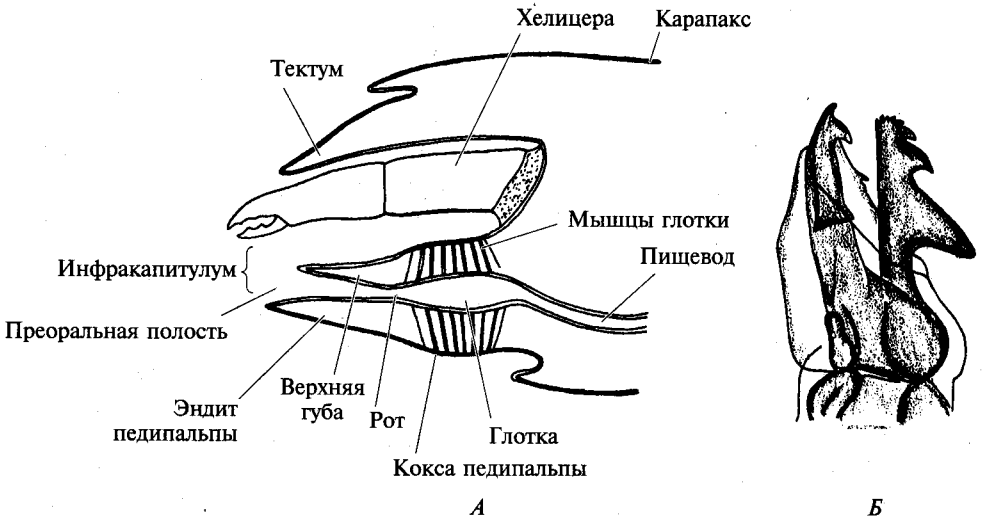


Рис. 18.43. Гнатосома клеща, сагиттальный разрез (*А*) и крючковидная хелицера клеща *Ixodes reduvius* (*Б*)

(*А* — по *Snodgrass*; *Б* — по *Neumann* из *Andre*)

пуляция происходит в то время, когда взрослые особи кормятся на хозяине. Оплодотворенная самка затем покидает хозяина и на грунте откладывает массу яиц. Из яиц выходят шестиногие личинки.

Клещи нападают на представителей всех таксонов наземных позвоночных и иногда служат переносчиками возбудителей опасных заболеваний. Нападения клещей часто становятся причиной заражения человека и животных пятнистой лихорадкой Скалистых гор в Америке, туляремией, техасской лихорадкой крупного рогатого скота, клещевым возвратным тифом и болезнью Лайма (боррелиозом)[59]. Болезнь Лайма вызывает спирохета *Borrelia burgdorfi*, которая передается оленьим клещом *Ixodes scapularis*. Развивающиеся иксодовые клещи на каждой стадии своего развития питаются на одном-единственном хозяине. После завершения питания они покидают хозяина и линяют во внешней среде. Перелинявшие и достигшие следующей стадии развития особи нападают на нового хозяина. Взрослые клещи встречаются главным образом на белохвостом олене, тогда как личинки и нимфы нападают на ряд других хозяев, в том числе на белоногого хомячка *Peromyscus leucopus*, который является главным природным резервуаром для спирохет. Любая личиночная стадия может паразитировать (кормиться) на человеке, но становится патогенной, только если предыдущая личиночная стадия приобрела спирохет, питаясь кровью зараженного белоногого хомячка.

Наконец, некоторые паразитические клещи на протяжении всей своей жизни теснейшим образом связаны со своим хозяином. К этой группе относятся червеподобные железницы (Demodicidae), обитающие в волосяных луковицах (фолликулах) млекопитающих (см. рис. 18.42, *Г*), и клещи из шерсти млекопитающих (Psoroptidae и Sarcoptidae), вызывающие паршу и чесотку. Клещ *Sarcoptes scabiei* (см.

http://jurassic.ru/

рис. 18.42, *В*), вызывающий чесотку у человека, проделывает ходы в эпидермисе. Длина самки менее 0,5 мм, самца — менее 0,25 мм. Раздражение вызывают выделения клеща. Самка откладывает яйца в проделанных ходах на протяжении двух месяцев, после чего погибает. Каждые два-три дня откладывается до 25 яиц. Через несколько дней из яиц выходят личинки, которые ведут такое же существование, как и взрослый клещ. Таким образом, инфекция может быть бесконечной. Новые хозяева заражаются при прямом контакте с пораженными участками кожи инфицированного человека.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Большинство свободно живущих клещей имеют типичный для паукообразных пищеварительный тракт (см. рис. 18.40, *Б*), хотя у некоторых форм отсутствует анус. Органы выделения клещей представлены двумя мешковидными нефридиями, одной или двумя парами мальпигиевых сосудов (см. рис. 18.40, *Б*) или тем и другим. Кровеносная система, как это обычно свойственно маленьким животным, редуцирована и, за исключением некоторых групп, представлена системой синусов. Сердце отсутствует. Вероятно, движение крови осуществляется в результате сокращения туловищной мускулатуры. Хотя у некоторых клещей органы дыхания вторично исчезли, большинство все же сохраняет трахеи. Дыхальца, число которых варьирует от одной до четырех пар, расположены в передней половине тела. В газообмене принимает участие также вся поверхность тела.

Центральная нервная система сильно цефализирована, и все сегментарные ганглии объединены в один субэзофагальный ганглий (см. рис. 18.40, *Б*). Вероятно, наиболее важными органами чувств являются чувствительные щетинки[60]. Клещи из группы Oribatida имеют чувствительные щетинки особого типа. Они называются псевдостигматическим органом и, возможно, являются разновидностью трихоботрий. Считается, что расположенные на головогруди две такие щетинки воспринимают движение воздуха. Ответная реакция клеща на этот раздражитель выражается в том, что он еще глубже закапывается в лесную подстилку. Возможно, это позволяет клещам избегать высыхания. Органы зрения клещей могут быть представлены медиальными и латеральными глазами, но в своем большинстве они слепы. Для клещей обычны иннервируемые ямки и щели, которые, возможно, гомологичны щелевидным органам чувств других паукообразных.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Клещи — раздельнополые животные. Половая система самца включает два разделенных на доли семенника, расположенных в средней части тела. От каждого семенника отходит семявыносящий каналец. Правый и левый канальцы объединяются в общий проток, который либо открывается на вентральной поверхности тела гонопором, либо, как это имеет место у некоторых видов, пронизывает одетый кутикулой пенис, способный выдвигаться из полового отверстия. У самок обычно имеется единственный яичник. Отходящий от него яйцевод открывается гонопором (см. рис. 18.40, *Б*). В состав женской половой системы входят также семяприемник и дополнительные железы.

http://jurassic.ru/

Для большинства клещей характерен непрямой путь передачи спермы. Сперматофор может быть отложен на субстрат и затем подобран самкой либо перенесен в ее гонопор самцом с помощью хелицер или третьей пары ног. У клещей из группы Actinotrichida сперма непосредственно вводится в половое отверстие с помощью пениса. Яйца откладываются в почву или гумус, некоторые клещи заключают яйца в оболочку. Клещ *Belba* (Oribatida) прикрепляет свои крупные яйца к телу особей того же вида, которые носят их на себе, пока не вылупится молодь. У самок орибатид имеется яйцеклад. Размер кладки сильно варьирует в зависимости от вида.

После периода инкубации, длящегося от двух до шести недель, из яйца выходит шестиногая личинка[61]. Четвертая пара ног появляется после того, как личинка в результате линьки превратится в протонимфу. В ходе последовательных линек формируется дейтонимфа, затем тритонимфа и, наконец, взрослый клещ[62]. На этих стадиях развития клещ постепенно приобретает структуры, характерные для взрослого организма. Продолжительность жизни клещей сильно варьирует в зависимости от вида, но обычно она короче, чем у других паукообразных[63]. Например, *Anblyseius brazilli*, тропический хищный клещ из группы Mesostigmatida, достигает зрелости за 7 дней, а продолжительность жизни самки этого вида составляет всего 30 дней.

РАЗНООБРАЗИЕ КЛЕЩЕЙ

Acariformes^{sO} (Actinotrichida). Акариформные клещи. Наиболее разнообразный таксон клещей, насчитывающий более 30 000 видов. Непрямое развитие. Щетинки содержат оптически активный, двояко преломляющий актинохитин. Есть трихоботрии. Включает таксоны Astigmata, Endeostigmata, Oribatida, Sarcoptiformes и Trombidiformes (Prostigmata). *Belba*, *Demodex*, *Dermatophagoides*, *Mideopsis*, *Neotrombicula*, *Sarcoptes*, *Tetranychus*, *Trombicula*, *Trombidium*, *Tydeus*.

Opilioacarida^{sO} (Notostigmata). Крупные, редко встречающиеся примитивные клещи с кожистыми покровами. Сегментированное брюшко. Трихоботрии отсутствуют. Напоминают сенокосцев. Живут в лесной подстилке и под камнями. Всеядные или хищные; поглощают твердую пищу. Питаются многоножками, сенокосцами, клещами, пыльцой. Субтропические и тропические виды. *Opiliocarus*, *Panchaertes*, *Paracarus*.

Parasitiformes^{sO} (Anactinotrichida). Иксодовые клещи и родственные им группы, всего около 75 семейств. Щетинки лишены актинохитина. Трихоботрии и коксы отсутствуют[64]. Расположенное вентрально анальное отверстие закрыто склеротизованными пластинками. Гнатосому покрывает кутикулярное кольцо. Включает Mesostigmata (много паразитических видов), Holothyrida (крупные клещи с очень плотными покровами) и Ixodida (иксодовые клещи: крупные, питаются кровью на позвоночных животных). *Caminella*, *Dermacentor*, *Ixodes*.

ФИЛОГЕНИЯ ПАУКООБРАЗНЫХ

Предки паукообразных были водными членистоногими, и присущие им особенности организации с некоторыми модификациями были унас-

http://jurassic.ru/

ледованы их современными потомками. Наружное (внекишечное) пищеварение в преоральной полости и поглощение жидкой пищи — это важнейшие признаки, свойственные практически всем современным паукообразным. От своего имевшего хелицеры предка паукообразные унаследовали две хватательные (снабженные клешнями) хелицеры, состоящие из трех члеников, две педипальпы и четыре пары ходных ног. Исходно брюшко состояло из 12 сегментов и тельсона (см. примеч. 2. — *Примеч. ред.*).

Из четырех пар мешковидных нефридиев, присущих предковым хелицератам[65], паукообразные сохранили исходно только две пары, приуроченные к сегментам, несущим первую и третью пары ходных ног. Вероятно, паукообразные неоднократно приобретали мальпигиевы сосуды и, главное, совершенно независимо от мальпигиевых сосудов трахейнодышащих. Пластинчатые жабры водных предков превратились в четыре пары легочных книжек, приспособленных к дыханию атмосферным воздухом. Цельный карапакс исходно нес две пары медиальных и, возможно, пять пар латеральных глаз, причем последние, вероятно, возникли из сложных глаз предков хелицеровых. Каждый латеральный глаз состоял из нескольких омматидиев, имевших общий роговичный хрусталик и сетчатку. Концентрация сегментарных ганглиев привела к увеличению субэзофагального ганглия, в который вошли все ганглии головогруди и четыре парных ганглия переднего отдела брюшка. Общие предки современных паукообразных имели трихоботрии и щелевидные органы чувств. Половое отверстие на втором брюшном сегменте непарное. Непрямой перенос спермы с помощью сперматофоров также унаследован от предковых форм.

Скорпионы и группа Lipoctena представляют собой монофилетический таксон (Arachnida) и имеют несколько общих вторичных признаков (рис. 18.44). Скорпионы имеют общие признаки и с эвриптеридами, и с представителями группы Lipoctena, но пока не понятно, как связаны между собой эти таксоны. Возможно, что первые скорпионы были водными организмами и их заднебрюшие, как и у эвриптерид, состояло из пяти сегментов. С другой стороны, у скорпионов имеются другие важные признаки, такие как щелевидные органы чувств или отсутствие придатков на первом сегменте брюшка (см. примеч. 24, 25. — *Примеч. ред.*), общие с представителями группы Lipoctena. Согласно широко распространенным взглядам на родственные отношения хелицеровых, скорпионы — это самые примитивные из ныне живущих паукообразных. Вместе с сестринским таксоном Lipoctena они образуют таксон Arachnida. Вероятно, Eurypterida представляют собой боковую веточку, отделившуюся от общего ствола паукообразных, но в состав этого таксона их не включают. Существуют и другие точки зрения. Так, некоторые исследователи рассматривают скорпионов как более позднюю, специализированную группу, тесно связанную с лжескорпионами и сольпугами. Однако, согласно еще одной гипотезе, скорпионы стоят ближе к эвриптеридам, чем к паукообразным.

В современной филогенетической систематике таксон Arachnida включает два сестринских таксона — Scorpiones, представители которого унаследовали от предков четыре пары легочных книжек, и Lipoctena. Из всех паукообразных центральная нервная система скорпионов в наименьшей степени подверглась концентрации и включа-

http://jurassic.ru/

http://jurassic.ru/

Рис. 18.44. Филогения паукообразных:

1 — **Arachnida**: наземные, дышащие атмосферным воздухом хелицеровые; чувствительные педипальпы не имеют клешней; четыре пары ходных ног; хищники, питающиеся жидкой пищей; внекишечное пищеварение в преоральной полости; глотка служит насосом для засасывания пищи, расположенным перед мозгом; легочные мешки (легочные «книжки»); две пары мешковидных нефридиев; максимальное число редуцированных сложных глаз (5 пар); сложные глаза включают один хрусталик, прикрывающий большое число омматидиев; простые глаза (оцелли) устроены по типу пигментных бокалов; непрямой перенос спермы с помощью сперматофоров; *2* — **Scorpiones**: имеются гребневидные органы; педипальпы с клешнями; тельсон несет ядовитые железы и жало; одна пара мешковидных нефридиев; четыре пары легочных книжек; брюшко состоит из 12 сегментов; *3* — **Lipoctena**: лировидные органы; две пары легочных книжек; опистосома несет жгут; *4* — **Megoperculata**: хелицеры двучлениковые, аксонема жгутика сперматозоида имеет формулу 9 +2 ?3; *5* — **Uropygi**: мощные клешневидные педипальпы; защитные анальные железы; ходные ноги первой пары преобразованы в чувствительные придатки; пять пар брюшных ганглиев, независимых от субэзофагального; *6* — **Labellata**: головогрудь и брюшко соединены узким стебельком, образованным первым брюшным сегментом; пищеварительный тракт включает всасывающий желудок, расположенный позади мозга; жгутик сперматозоида утрачен; все ганглии головогруди и брюшка сливаются в субэзофагальный ганглий; *7* — **Amblypygi**: ходные ноги первой пары имеют вид антенн; педипальпы крупные, характерные для хищников; *8* — **Araneae**: брюшные паутинные железы, способность продуцировать шелк, паутинные бородавки; ядовитые железы в хелицерах; непрямой перенос спермы с помощью педипальп, постройка спермальной паутинной сети; сперматофоры отсутствуют; *9* — **Apulmonata**: легочные книжки утрачены; в результате редукции остаются две или три пары латеральных глаз; *10* — **Palpigradi**: брюшко имеет 11 сегментов; первые ходные ноги тактильные; рот расположен на небольшом хоботке; одна пара мешковидных нефридиев; спермии лишены жгутиков; *11* — **Holotracheata**: трахеи возникли независимо от трахей пауков и открываются одной парой дыхалец; трахеи тубулярные; жгут редуцирован; не более двух пар латеральных глаз; *12* — **Haplocnemata**: двухчлениковые клешневидные хелицеры с расположенным вентрально подвижным «пальцем»; две пары трахейных дыхалец; *13* — **Pseudoscorpiones**: хелицеры имеют паутинные железы, клешневидные педипальпы несут ядовитые железы, медиальные глаза утрачены; мальпигиевы сосуды утрачены; *14* — **Solifugae**: головогрудь имеет подвижное сочленение; рострум; брюшко состоит из 11 сегментов; трахейная система имеет дополнительные дыхальца; специализированные органы чувств (маллеоли) на ходных ногах; спермии лишены жгутиков; *15* — **Cryptoperculata**: вторая пара ходных ног специализирована в качестве органов чувств; *16* — **Opiliones**: головогрудь и брюшко соединены широким основанием, без перетяжки; брюшко состоит из 10 сегментов; половое отверстие, расположенное на вентральной поверхности головогруди, смещено вперед; есть пенис или яйцеклад; имеются только медиальные глаза на центральном бугорке; латеральные глаза утрачены; есть отпугивающие железы; мальпигиевы сосуды утрачены; *17* — **Acarinomorpha**: шестиногая личинка; три нимфальных возраста; *18* — **Ricinulei**: капюшон (кукуллус) над хелицерами; брюшко состоит из 10 сегментов; и хелицеры, и педипальпы имеют по два членика; ноги второй пары длинные и выполняют функцию органов чувств; ноги третьей пары самца используются в процессе копуляции; ситовидные трахеи; все глаза утрачены; *19* — **Acari**: головогрудь и брюшко соединены широким основанием; тагмами тела являются гнатосома и идиосома; ходные ноги второй пары не используются для осязания; спермии не имеют жгутиков (из *Weygoldt P. and Paulus H. F. 1979. Untersuchungen zür Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. 2. Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 17: 177—200; Weygoldt P. 1996. Chelicerata, Spinnentiere. In Westheide W. and Rieger R. (Eds.): Spezielle Zoologie: I. Einzeller und Wirbellose Tiere. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. Pp. 449—497; Ax P. 2000. Multicellular Animals. Vol. II. Springer, Berlin. 396 pp.*)

http://jurassic.ru/

ет вентральный нервный ствол с семью последовательно расположенными ганглиями. У скорпионов имеются также клешневидные педипальпы и тельсон с ядовитой железой. Представители Lipoctena утрачивают по крайней мере две, а иногда и все четыре, исходные пары легочных книжек. Щелевидные органы чувств собраны в компактные группы — лировидные органы, наличие которых являются аутапоморфией Lipoctena.

Lipoctena, в свою очередь, подразделяется на два сестринских таксона — Megoperculata и Apulmonata. У Megoperculata трехчлениковые хелицеры предков утрачивают один членик. У представителей Apulmonata утрачиваются все четыре пары легочных книжек, что было характерно для исходного плана строения, но зато сохраняются трехчлениковые хелицеры.

Megoperculata включает сестринские таксоны Uropygi и Labellata. Представители таксона Uropygi имеют характерные для хищников педипальпы с клешнями и уникальную преоральную камеру. Их ходные ноги первой пары похожи на антенны. Имеются отпугивающие анальные железы. У Labellata головогрудь и брюшко соединяются узким стебельком, который образуется за счет первого брюшного сегмента (см. примеч. 33. — *Примеч. ред.*).

Таксон Labellata включает две группы — Araneae и Amblypygi. Araneae характеризуются наличием паутинных желез и ядовитых желез в хелицерах. Их самцы для переноса спермы используют педипальпы. Кроме того, пауки приобретают трахеи. Представители таксона Amblypygi имеют модифицированные ходные ноги первой пары, которые представляют собой антенноподобные органы чувств, и очень крупные, характерные для хищников педипальпы.

Таксон Apulmonata составляют сестринские таксоны Palpigradi и Holotracheata. У представителей Palpigradi рот располагается на конце короткого хоботка, педипальпы похожи на ходные ноги, а первая пара настоящих ходных ног используется для осязания. У представителей группы Holotracheata утрата легочных книжек сопровождалась приобретением трахей, которые возникли здесь независимо от трахей пауков. Имеется не более двух пар латеральных глаз. Жгут редуцирован.

Группа Holotracheata включает два сестринских таксона — Haplocnemata и Cryptoperculata. У представителей первого таксона расположенный вентрально подвижный членик хелицер перемещается в вертикальной плоскости, кроме того, увеличивается число трахейных дыхалец. Выделение таксона Cryptoperculata не очень хорошо поддерживается морфологическими признаками. Считается, что для его представителей характерны превращение второй пары ходных ног в чувствительные органы осязания, наличие лишенных жгутиков спермиев с акросомой на вогнутой стороне и соединение головогруди и брюшка широким основанием.

Таксон Haplocnemata подразделяется на два сестринских таксона — Pseudoscorpiones и Solifugae. Лжескорпионы характеризуются наличием уникальных педипальп, имеющих клешни с ядовитыми железами, хелицер с паутинными железами, медиальных глаз и утратой мальпигиевых сосудов.

У сольпуг головогрудь состоит из подвижно сочлененных переднего и заднего отделов, имеющих отдельные тергиты. На свободных концах педипальп располагаются прикрепительные диски. Имеются специализирован-

http://jurassic.ru/

ные органы чувств — малеолли, а спермии лишены жгутиков.

К группе Cryptoperculata относятся таксоны Opiliones и Acarinomorpha. У сенокосцев головогрудь соединена с брюшком широким основанием, а половое отверстие смещается вперед на вентральную сторону головогруди. Медиальный глаз находится на бугорке. Самцы имеют пенис, а самки — яйцеклад. У представителей таксона Acarinomorpha жизненный цикл включает одну личиночную стадию и три нимфальные стадии. Личинки имеют три пары ног.

Филогенетическая система Arachnida

Arachnida
- Scorpiones
- Lipoctena
  - Megoperculata
    - Uropygi
    - Labellata
      - Amblypygi
      - Araneae
  - Apulmonata
    - Palpigradi
    - Holotracheata
      - Haplocnemata
        - Pseudoscorpiones
        - Solifugae
      - Cryptoperculata
        - Opiliones
      - Acarinomorpha
        - Ricinulei
        - Acari

Группа Acarinomorpha включает таксоны Ricinulei и Acari. Маленькие рицинулеи имеют подвижный капюшон, закрывающий сверху хелицеры, брюшко из 10 сементов, двучлениковые хелицеры и клешневидные педипальпы. У клещей головогрудь и брюшко соединены широким основанием, а тело вторично подразделено на гнатосому и идиосому (см. примеч. 54. — *Примеч. ред.*).

PYCNOGONIDA[C] (МНОГОКОЛЕНЧАТЫЕ, ИЛИ МОРСКИЕ ПАУКИ)

Pycnogonida, или Pantopoda, представляют собой таксон (класс или надкласс), насчитывающий около 1000 видов морских животных, известных как морские пауки. Однако многоколенчатые не являются пауками, и название основано на чисто внешнем сходстве — наличии восьми длинных ног и небольшого тела (рис. 18.45). Хотя морские пауки по большей части остаются незамеченными, они являются обычными бентосными животными, которые встречаются от литорали до больших глубин. Они живут во всех океанах от полюсов до тропиков. Если тщательно обследовать мшанок и гидроидов, соскобленных со свай причалов или камней, то обычно можно найти несколь-

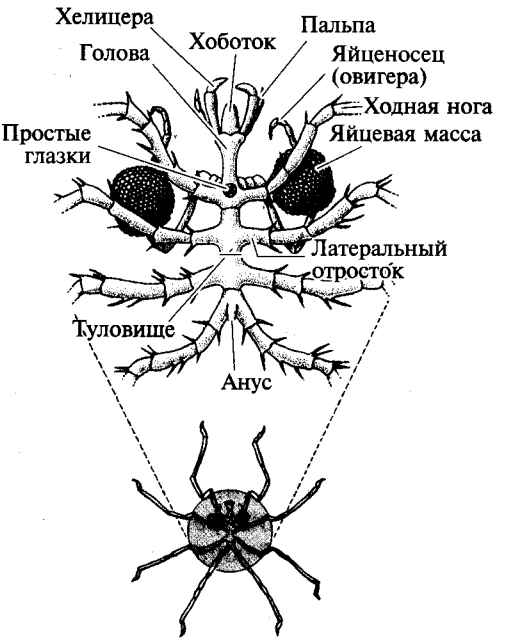


Рис. 18.45. Pycnogonida. Самец морского паука *Nymphon rubrum* (*Sars* из *Fage*)

http://jurassic.ru/

ко экземпляров этих животных. Большинство из них — обитатели дна, которые передвигаются по неровному субстрату на своих длинных ногах, как на ходулях. Некоторые могут плавать, поочередно взмахивая конечностями. Среди них есть несколько пелагических видов, представители интерстициальной фауны, комменсалы или эктопаразиты других беспозвоночных[66].

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Морские пауки — это преимущественно небольшие животные, длина тела которых варьирует от 1 до 10 мм, но полярные и глубоководные виды могут достигать крупных размеров. Например, размах конечностей представителей рода *Colossendeis* часто достигает 40 см, однако в литературе есть сообщения об экземплярах, у которых эта величина составляла 70 см. Хотя большинство многоколенчатых окрашено в тускло-коричневый цвет, некоторые имеют зеленую или фиолетовую окраску, а глубоководные формы могут быть красными или оранжевыми.

Несмотря на то что в целом для представителей этого таксона характерна значительная вариабельность строения, обычно тело морских пауков узкое, трубчатое и состоит из семи сегментов, объединенных таким образом, что создается впечатление, будто сегментов всего четыре (см. рис. 18.45). Деление тела на тагмы не похоже на тагмозис других членистоногих, за исключением эухелицерат, с которыми у пикногонид наблюдается известное сходство. Самая передняя тагма — голова, состоящая из четырех сегментов. Туловище состоит из трех, а иногда и из большего числа сегментов. Вместе обе тагмы могут быть гомологичны головогруди эухелицерат. На спинной стороне голова несет глазной бугорок с двумя парами медиальных простых глазков. Латеральные сложные глаза у морских пауков утрачены. Рудиментарное брюшко имеет вид отростка, расположенного дорсально на последнем туловищном сегменте.

От головы вперед косо вниз отходит большой трубчатый хоботок, на дистальном конце которого располагается рот (рис. 18.45; 18.46, *А*). Его длина обычно составляет по меньшей мере половину длины тела. Голова несет хелицеры (хелифоры), педипальпы (пальпы), две специализированные ножки для вынашивания яиц (овигеры, или яйценосцы) и одну пару ходных ног (см. рис. 18.45). У представителей некоторых таксонов отсутствуют либо хелицеры, либо педипальпы. Несущие клешни хелицеры используются для манипуляции пищей, а педипальпы функционируют как чувствительные придатки и участвуют в процессе питания. Кроме того, с их помощью морские пауки очищают тело. Яйценосцы у самцов имеются всегда, а у самок лишь как правило. Самцы вынашивают на них яйцевые массы, отложенные самкой. Иногда самцы используют их в процессе ухаживания за самкой.

И голова, и каждый туловищный сегмент несут по два выроста, расположенных на боковых поверхностях. С этими короткими, массивными и хорошо заметными выростами сочленяются ходные ноги (см. рис. 18.45). Задний конец головы с подобными латеральными выростами и одной парой конечностей рассматривается как туловищный сегмент, слившийся с головой. Каждая нога состоит из девяти члеников и может быть чрезвычайно длинной (рис. 18.46, *Б*), но у некоторых видов ноги короткие. Хотя боль-

http://jurassic.ru/

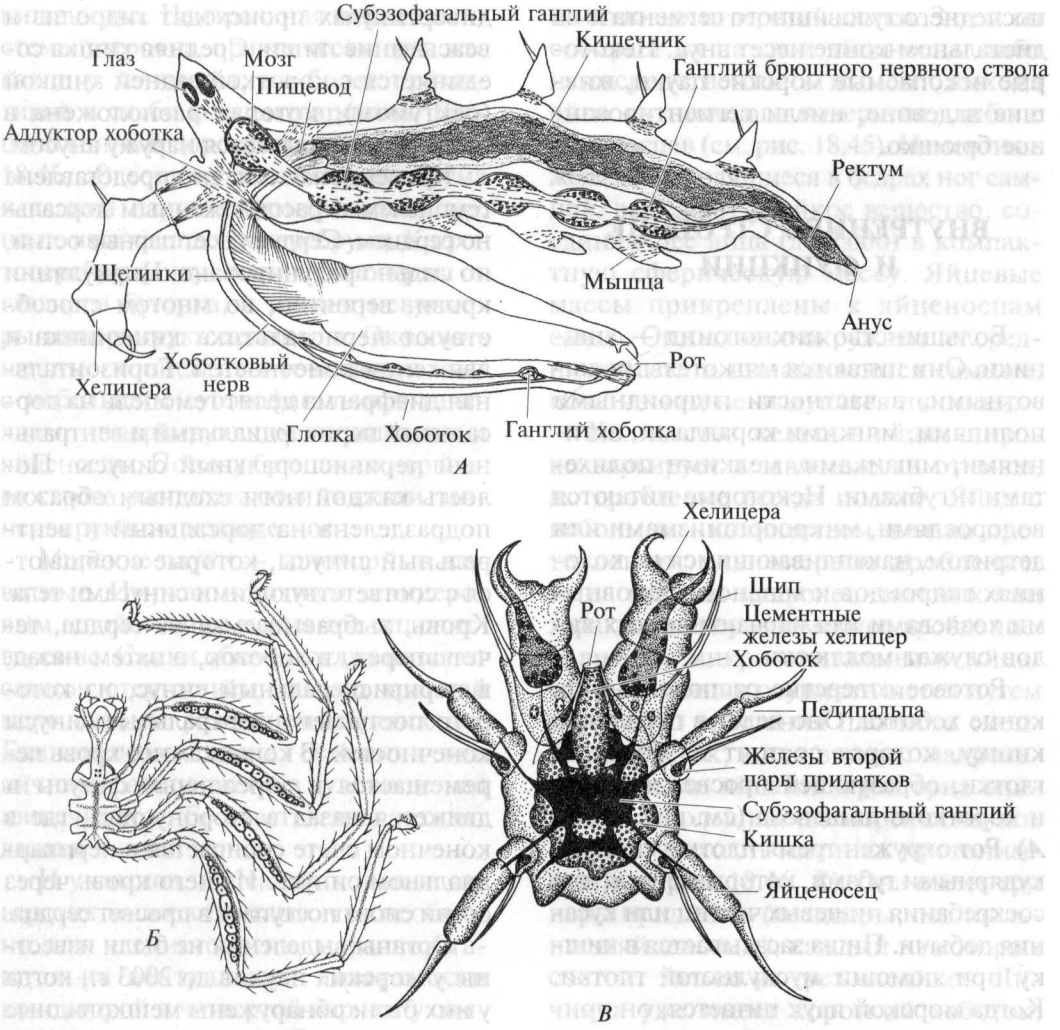


Рис. 18.46. Пауки:

А — морской паук *Ascorhynchus castelli* (сагиттальный разрез); *Б* — самка *Pallene brevirostris* с яйцами в бедренных члениках ног; *В* — протонимфон морского паука *Achelia echinata*, вид с брюшной стороны (*А* — по *Dohrn* из *Fage*; *Б* — по *Sars* из *Fage*; *В* — из *King P. E. 1973. Pycnogonids. St. Martin's Press, New York. 137 pp.*)

шинство морских пауков имеет только три туловищных сегмента и, следовательно, всего четыре пары ходных ног, тело некоторых видов состоит из четырех сегментов, и у них соответственно имеется пять пар ног, и наконец, у нескольких видов в туловище насчитывается пять сегментов и шесть пар ходных ног. Лишь около десятка видов морских пауков имеют пять или шесть пар ног вместо обычных четырех. Эти добавочные сегменты, по-видимому, филогенетически не очень важны, поскольку в состав нескольких родов наряду с видами, обладающими восемью ходными ногами, входят и виды с десятью ногами. Крошечное несегментированное брюшко располагается поверх

http://jurassic.ru/

последнего туловищного сегмента и на дистальном конце несет анус. Некоторые ископаемые морские пауки, жившие в девоне, имели сегментированное брюшко.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Большинство пикногонид — хищники. Они питаются мягкотелыми животными, в частности гидроидными полипами, мягкими кораллами, актиниями, мшанками, мелкими полихетами и губками. Некоторые питаются водорослями, микроорганизмами или детритом, накапливающимся на колониях гидроидов и мшанок. Основными хозяевами для паразитических видов служат моллюски.

Ротовое отверстие расположено на конце хоботка. Оно ведет в переднюю кишку, которая состоит из большой глотки, образующей просвет хоботка, и короткого пищевода (см. рис. 18.46, *А*). Рот окружен тремя плотными кутикулярными губами, которые служат для соскребания пищевых частиц или кусания добычи. Пища засасывается в кишку при помощи мускулистой глотки. Когда морской паук питается, он прижимает хоботок непосредственно к жертве, чтобы иметь возможность высосать ее мягкие ткани. В выстланной кутикулой глотке присутствует группа щетинок, с помощью которых пища пережевывается, а затем, возможно, и процеживается. Отходящий от заднего конца глотки пищевод соединяется со средней кишкой в средней части головы.

Энтодермальная средняя кишка образует длинные узкие дивертикулы, или пищеварительные железы, которые заходят в каждую ходную ногу, а иногда и в хелицеры, педипальпы и/или яйценосцы. В средней кишке и ее дивертикулах происходят гидролиз и всасывание пищи. Средняя кишка соединяется с короткой задней кишкой (ректумом), которая расположена в брюшке и открывается наружу анусом.

Кровеносная система представлена гемоцелем и расположенным дорсально сердцем. Сердце несет парные остии, но сильно редуцировано. Циркуляции крови, вероятно, во многом способствуют перистальтика кишечника и движения конечностей. Горизонтальная диафрагма делит гемоцель на дорсальный перикардиальный и вентральный перивисцеральный синусы. Полость каждой ноги сходным образом подразделена на дорсальный и вентральный синусы, которые сообщаются с соответствующими синусами тела. Кровь, выбрасываемая из сердца, течет вперед, в хоботок, а затем назад, в перивисцеральный синус, из которого поступает в вентральные синусы конечностей. В кончиках ног кровь перемещается в дорсальные синусы и движется назад в сторону тела, где в конечном счете собирается в перикардиальном синусе. Из него кровь через остии снова поступает в просвет сердца.

Органы выделения не были известны у морских пауков до 2003 г., когда у них были обнаружены мешковидные нефридии, напоминающие нефридии примитивных ракообразных. Каждый нефридий состоит из расположенного в гемоцеле концевого мешочка с подоцитами, соединенного трубчатым протоком с нефридиопором.

Морские пауки не имеют специальных органов дыхания. Газообмен осуществляется через поверхность тела, общая площадь которой для этого вполне достаточна. Вероятно, поверхность тела частично принимает участие и в реализации экскреторной функции, хотя не исключено, что часть продуктов обмена удаляется через эпителий

http://jurassic.ru/

кишечника. Центральная нервная система устроена практически так же, как и у хелицерат, но более примитивна и слабо концентрирована. Расположенный дорсально мозг (см. рис. 18.46, *А*) состоит из протоцеребрума и задней пары невромеров хелицер, но не включает дейтоцеребрума. К протоцеребруму идут оптические нервы от глазного бугорка, а задние невромеры иннервируют хелицеры. Околокишечные коннективы соединяют мозг с небольшим субэзофагальным ганглием, иннервирующим педипальпы и яйценосцы. По ходу брюшного нервного ствола располагаются ганглии, иннервирующие ходные ноги.

Морские пауки — гонохорные животные. Им, как и водным хелицеровым, свойственно наружное оплодотворение. Самки обычно отличаются от самцов отсутствием или по крайней мере слабым развитием яйценосцев. Единственная гонада, семенник или яичник, расположена в туловище над кишечником. Ее ответвления заходят далеко в ноги.

И у самцов, и у самок половые отверстия множественные, что необычно для членистоногих, и располагаются на вентральной поверхности кокс второй и четвертой пар ног у самцов и всех ног самок. По достижении зрелости яйца хранятся в долях яичника в бедренной части конечностей (рис. 18.46, *Б*), и у полностью созревших самок эти членики конечностей заметно вздуты.

У тех морских пауков, у которых удалось наблюдать процесс откладки яиц, самец подвешивается снизу к самке спинной поверхностью вниз так, что его брюшная поверхность обращена в сторону брюшной поверхности самки. Самцы некоторых видов стоят над самкой. Самец оплодотворяет яйца по мере того, как они выходят из половых отверстий самки. Затем он собирает их на свои яйценосцы либо непосредственно в момент выхода яйца из полового отверстия, либо с яйценосцев (см. рис. 18.45). Цементные железы, находящиеся в бедрах ног самцов, выделяют клейкое вещество, соединяющее яйца (до 1000) в компактную сферическую массу. Яйцевые массы прикреплены к яйценосцам самца. Они плотно окружают их среднюю часть и вынашиваются самцом, пока из яиц не вылупятся личинки.

Количество желтка в яйцах широко варьирует в зависимости от вида, но дробление всегда полное. Яйца с небольшим количеством желтка претерпевают равномерное дробление, тогда как для макролецитальных яиц характерно неравномерное дробление. У видов с микролецитальными яйцами гаструляция осуществляется путем полярного врастания плотного скопления клеток, а для видов с макролецитальными яйцами характерна эпиболия. У большинства морских пауков из яйца выходит личинка протонимфон (см. рис. 18.46, *В*). Она имеет три пары придатков (хелицеры, педипальпы и яйценосцы), каждый из которых состоит только из трех члеников. Личинка уже имеет короткий хоботок, но туловищные сегменты едва выражены. В зависимости от видовой принадлежности личинки либо остаются на яйценосцах самца, либо покидают их и ведут свободное существование на субстрате, например на гидроидах или кораллах, которыми они будут питаться. В любом случае личинка в конечном счете превращается в молодого морского паука в результате последовательных линек и добавления новых сегментов и придатков. Развитие *Propallene longiceps* из восточной части Тихого океана до стадии взрослой особи занимает около пяти месяцев.

http://jurassic.ru/

Большинство зоологов считает, что строение мозга, набор и строение органов чувств, наличие хелицер и педипальп, отсутствие антенн и сложной кровеносной системы оправдывают помещение морских пауков в таксон Chelicerata. По-видимому, для морских пауков характерно наличие эквивалента головогруди с семью парами придатков, как это имеет место у мечехвостов. Однако их реальные филогенетические отношения с паукообразными и мечехвостами не ясны, ибо по многим другим признакам морские пауки представляют собой явно аберрантную группу. Наличие множественных половых отверстий, яйценосцев, сегментированного туловища (головогруди) и присутствие у многих видов дополнительной пары ходных ног не имеют аналогов в других таксонах хелицерат.

ФИЛОГЕНИЯ CHELICERATA

Хелицеровые появились в ордовике или кембрии. Их предками, по-видимому, были представители группы Arachnomorpha — таксона древних членистоногих, в который входят трилобиты и еще несколько вымерших групп. Эти предковые формы хелицерат дали начало двум сестринским таксонам — Pycnogonida и значительно более крупной группе Euchelicerata, к которой относятся Eurypterida, Xiphosura и Arachnida (рис. 18.47). Правда, иногда морских пауков рассматривают как сестринский таксон группы Chelicerata и не включают их в состав последних. Предки хелицеровых были, несомненно, водными организмами, но за исключением морских пауков, мечехвостов и некоторых клещей, современ-

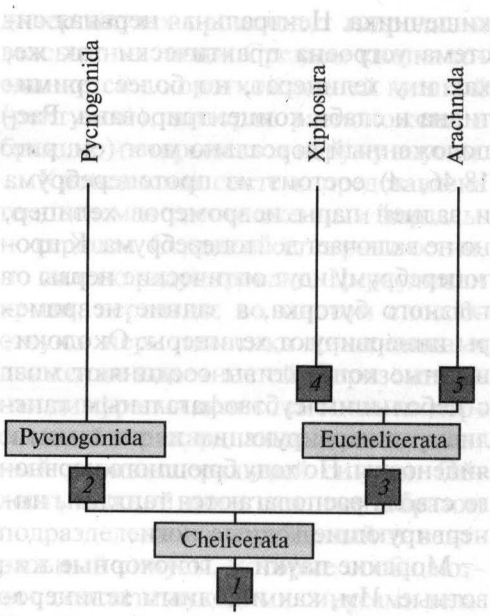


Рис. 18.47. Филогения хелицеровых:

1 — **Chelicerata**: имеются две тагмы, головогрудь и брюшко; головогрудь образована акроном и семью сегментами; брюшко разделено на передний и задний отделы; на первом сегменте головогруди отсутствуют придатки; состоящий из двух отделов синцеребрум не содержит дейтоцеребрума; первыми придатками являются хватательные хелицеры; есть сложные глаза; *2* — **Pycnogonida**: головогрудь лишена карапакса, сегменты сочленены; брюшко редуцировано или рудиментарно; тонкое трубковидное тело; спереди имеется хоботок с ротовым отверстием; гонады заходят в ноги; четыре медиальных глаза на приподнятом бугорке; *3* — **Euchelicerata**: слившиеся сегменты головогруди, есть «карапакс» на спинной стороне; два медиальных глаза; *4* — **Xiphosura**: слившиеся сегменты преабдомена, первый редуцирован и несет хилярии, постабдомен редуцирован; глаза расположены на глазном гребне; придатками брюшка являются пластинчатые жабры, брюшные сегменты слиты; тело оканчивается шиповидным тельсоном; мешковидные нефридии сегментов открываются общим нефридиопором; *5* — **Arachnida**: наземные организмы; вторые придатки представлены педипальпами; газообмен осуществляется посредством легочных мешков; сложные глаза разделены на пять пар одиночных глаз; внутреннее оплодотворение; бедро ходных ног состоит из двух члеников; брюшко состоит из 12 сегментов (из Ax, 2000)

http://jurassic.ru/

ные хелицеровые обитают на суше. Главным эволюционным успехом хелицеровых следует считать широчайшую адаптивную радиацию наземных паукообразных, в основе которой лежит приобретение ими совершенных адаптаций к жизни на суше.

Филогенетическая система Chelicerata

Chelicerata
- Pycnogonida
- Euchelicerata
  - Xiphosura
  - Arachnida

ПРИМЕЧАНИЯ РЕДАКТОРА

[1] Здесь перечислены далеко не все таксоны современных хелицеровых, краткие характеристики которых приведены далее в этой главе.

[2] Далее авторы приводят обобщенную схему сегментации хелицеровых, заметно отличающуюся от традиционной, широко принятой в отечественной литературе. Обычно считается, что тело хелицеровых исходно состоит из ***19 сегментов*** и подразделяется на два отдела. Передний отдел тела — ***просома***, или головогрудь, состоит из шести сегментов (**I—VI**), несущих соответственно шесть пар придатков: хелицеры, педипальпы и четыре пары ходных ног. Задний отдел — ***опистосома***, или брюшко, в свою очередь подразделяется на ***мезосому*** и ***метасому***. Мезосома включает семь сегментов (**VII—XIII**), которые могут нести специализированные конечности: половые крышки, органы чувств, органы дыхания — жаберные ножки или легочные мешки, паутинные бородавки. Первый сегмент мезосомы, т.е. **VII** сегмент тела, в той или иной мере подвергается редукции. Половое отверстие (гонопор), как правило, расположено на заднем конце **VIII** сегмента (второго сегмента мезосомы). Метасома состоит из шести сегментов (**XIV—XIX**), которые никогда не несут конечностей. Заканчивается тело тельсоном.

Часто встречающееся в литературе разделение брюшка (опистосомы) на *переднебрюшие* и *заднебрюшие* не соответствует делению на мезо- и метасому и определяется чисто морфологическими, внешними признаками. Классическим примером могут служить скорпионы, у которых брюшко отчетливо подразделяется на две части — массивную и широкую переднюю (*переднебрюшие*) и узкую гибкую заднюю (*заднебрюшие*). В состав *переднебрюшия* помимо всех мезосомальных сегментов включается и первый широкий сегмент (**XIV**) метасомы. Последующие пять сегментов метасомы (**XV—XIX**) образуют подвижный «хвост» скорпиона, заканчивающийся вздутым тельсоном, вооруженным хвостовой иглой. Необходимо, однако, учитывать, что переднебрюшие и заднебрюшие хорошо выражены далеко не у всех хелицеровых.

Приведенная ранее схема сегментарного состава отражает плезиоморфное состояние признака у хелицеровых. У представителей специализированных таксонов значительная часть сегментов часто утрачивается. Так, почти полностью может исчезать **VII** сегмент. У взрослых скорпионов, например, от него фактически остается лишь пара остий на сердце, хотя в процессе эмбрионального развития у эмбриона закладывается не только сам сегмент, но и его конечности (они имеют вид простых бугорков). Значительной редукции могут подвергаться почти все сегменты метасомы и даже самые последние мезосомальные сегменты. Другое направление эволюционных преобразований опистосомы связано с утратой части, а иногда и всех мезосомальных конечностей или их гомологов. Нередко эти изменения осуществляются одновременно.

Рассмотренный вариант нумерации сегментов основан на традиционном и, по-видимому, уже устаревшем представлении, согласно которому сегмент хелицер действительно является *первым* сегментом тела. В настоящее время, как говорилось ранее (см. примеч. 6 к гл. 16), первым настоящим сегментом большинство специалистов считают сегмент A I, который у хелицеровых полностью исчезает вместе со своими придатками. Если принимать эту точку зрения, то номера сегментов сдвигаются на один: хелицеры расположены на II сегменте, педипальпы — на III и т.д. При этом общее число сегментов с *19* возрастает до *20*, но сам принцип расчленения тела на отделы остается тем же.

К числу дискуссионных проблем относится определение границы между *просомой* и *мезосомой*. Крупнейший отечественный зоолог В.Н. Беклемишев считал, что проявляющий тенденцию к редукции **VII** сегмент (здесь и далее во избежание путаницы мы будем использовать традиционную нумерацию) относится к *просоме*. По его мнению, распределение сегментов по тагмам выглядит следующим образом: *просома* — 7 сегментов (**I—VII**), *мезосома* — 6 сегментов (**VIII—XIII**) и, наконец, *метасома* — 6 сегментов (**XIV—XIX**). Именно эта точка зрения нашла свое отражение в последних изданиях учебника В.А. Догеля «Зоология беспозвоночных». Однако большинство

http://jurassic.ru/

специалистов считает, что идеи Беклемишева не подтверждаются данными эмбриологии.

Вариант сегментного состава тела, приводимый в настоящем учебнике, плохо согласуется с приведенной ранее схемой и, главное, содержит определенные противоречия. Авторы учебника безусловно признают существование сегмента A I и подчеркивают, что хелицеры фактически располагаются на **II** сегменте тела. Но в этом случае общее число сегментов должно быть равно 20 (см. ранее), приводимые же авторами цифры при суммировании все равно дают 19: *просома* — 7, *переднебрюшие* — 7 и *заднебрюшие* — 5. Сразу же следует отметить, что приравнивание *переднебрюшия* к ***мезосоме***, а *заднебрюшия* к ***метасоме***, как это делают авторы, является упрощением и может приводить к серьезной путанице. Состав просомы и ее задняя граница полностью совпадают и в традиционной системе, и в трактовке, используемой авторами учебника. Совпадает и состав *заднебрюшия* — 5 узких сегментов ***метасомы***. Все расхождения, таким образом, касаются *переднебрюшия* — *мезосома* (7 сегментов) + первый сегмент ***метасомы*** (1), которое, согласно традиционной трактовке, включает 8 сегментов, тогда как в учебнике подчеркивается, что оно состоит из 7 сегментов (см. рис. 18.10, на котором приведены номера соответствующих сегментов). «Потерянным» оказался **VII** сегмент (в традиционном исчислении), т.е. первый сегмент мезосомы, который, как говорилось ранее, действительно часто (но далеко не всегда) подвергается почти полной редукции. Авторы о его судьбе практически ничего не пишут и упоминают о нем лишь в тех случаях, когда он в той или иной степени сохраняется в составе тела хелицеровых (сочленовный сегмент мечехвостов, стебелек пауков и т.д.). Вследствие такого подхода нумерация последующих сегментов сдвигается и устанавливать их соответствие друг другу становится трудно. Наиболее ярко это проявляется в характеристике положения гонопора, который, как пишут сами авторы, сместился на второй брюшной сегмент. Это действительно так, но только противоречит последующим характеристикам конкретных таксонов (см., например, рис. 18.11 и описание половой системы скорпионов — с. 142).

В дополнение ко всему сказанному следует напомнить, что существует и принципиально иная трактовка сегментарного состава головного конца тела хелицеровых, согласно которой антеннальный (дейтоцеребральный) сегмент сохраняется в составе тела Chelicerata. Именно его придатками и являются хелицеры, т.е. они оказываются гомологами A I (см. также примеч. 6 к гл. 16).

Для упрощения сравнительного анализа сегментарного состава тела представителей разных таксонов хелицерата мы, как было отмечено ранее, будем использовать традиционную (снодграссовскую) нумерацию сегментов, выделяя номера сегментов римскими цифрами жирным шрифтом.

[3] Исключение из этого правила составляют Schizomida и Palpigradi (кенении), у которых сливаются только первые четыре сегмента просомы, тогда как последние два остаются свободными. Нет полного слияния сегментов цефалоторакса у сольпуг (Solifuga) и у некоторых акариформных клещей.

[4] Наличие клешневидных хелицер отражает плезиоморфное состояние этого признака у хелицеровых, однако у представителей некоторых специализированных таксонов (пауки, паразитиформные клещи) хелицеры утрачивают клешню и приобретают иное строение.

[5] Действительно, собственно границы сегментов ни на карапаксе, ни на абдоминальном щите не сохраняются. Тем не менее признаки метамерии выражены совершенно отчетливо (см. рис. 18.1, правая сторона). Это обусловлено метамерным расположением мышц, места прикрепления которых к внутренней поверхности щитов (отпечатки мышц) снаружи выглядят как небольшие вдавления.

[6] Традиционно этот придаток рассматривается как преэпиподит или эпиподит. В пользу подобной трактовки говорит его расположение непосредственно на коксе, а не на следующем членике (базиподите). Подробнее см. примеч. 9 к гл. 17.

[7] Излагаемая далее схема сегментарного состава опистосомы мечехвостов существенно отличается от варианта, приводимого в отечественных и европейских зоологических и эмбриологических сводках и учебниках. Прежде всего, это относится к трактовке природы абдомена, который традиционно рассматривается как результат объединения *только* семи сегментов ***мезосомы***. При этом считается, что вентральная часть первого сегмента ***мезосомы*** (**VII** сегмент по традиционной нумерации; см. примеч. 2), представленная сильно упрощенными конечностями хилляриями, очень тесно интегрирована с просомой, тогда как дорсальная образует подвижное сочленение между головогрудью и брюшком. Лишенные шипов боковые отростки этого сегмента, напротив, объединяются с абдоменом. Таким образом, ли-

http://jurassic.ru/

ния сочленения проходит не по передней границе **VII** сегмента, а по нему, разделяя его фактически на две части. Следующие шесть сегментов (**VIII—XIII**) несут соответственно половые крышки (в отечественной литературе их часто называют *жаберными крышками*) и пять пар жаберных ножек. Плевральные, или боковые, отростки этих сегментов вооружены шипами. К **XIII** сегменту (седьмому сегменту мезосомы) причленена хвостовая игла, которая, по мнению ряда исследователей, имеет сложный состав. Она образуется в результате слияния 2—3 первых метасомальных сегментов (остальные сегменты ***метасомы*** полностью редуцируются) и тельсона. О возможности такой трактовки говорят данные эмбриологии (у развивающегося зародыша мечехвоста после закладки всех мезосомальных сегментов формируются еще 2—3 мезодермальных сомита) и палеонтологическая летопись. В верхнем силуре—нижнем девоне существовали мечехвосты, у которых сохранялись свободные сегменты метасомы. К их числу относится и силурийский *Limuloides*, у которого метасома была представлена тремя узкими сегментами.

Обращает на себя внимание и определенное противоречие, содержащееся в тексте учебника. Ранее (с. 116) авторы подчеркивали, что *переднебрюшие* хелицеровых образовано *семью* сегментами. У мечехвостов их оказалось *восемь*. Все дело в том, что на этот раз был учтен реально сохраняющийся у представителей этого таксона **VII** сегмент. Кроме того, на рис. 18.1 основание хвостового шипа изображено отчетливо метамерным (хорошо видны границы двух сегментов). Это согласуется с палеонтологическими и эмбриологическими данными, о которых упоминалось ранее, но никак не оговаривается авторами учебника.

[8] У развивающегося мечехвоста сначала закладываются шесть пар так называемых «желточных сегментов», которые позднее трансформируются в доли печени. По мере разрастания и интенсивного ветвления формирующиеся дивертикулы объединяются в единую сплошную массу, в нее же постепенно «втягиваются» и первичные протоки. Эти процессы протекают в период постэмбрионального развития. В конечном счете у взрослого мечехвоста остаются только две пары общих протоков, которые и соединяют массивную рыхлую «печень» со средней кишкой (см. рис. 18.4). В то же время на рис. 18.2, *А* почему-то изображено только одно отверстие печеночного протока.

[9] На рис. 18.2, *А* она обозначена как передняя артерия.

[10] Речь идет только о реально сохраняющихся сегментах головогруди. В полностью утраченном первом сегменте (сегмент A I) зачатки целомов обнаружить не удалось. Окончательная редукция целомических мешков сегмента хелицер и последнего сегмента головогруди осуществляется уже на личиночных стадиях развития. Римские цифры I—V на рис. 18.2, *Б*, не объясненные ни в тексте, ни в подписи, означают номера соответствующих сегментов, в которых сохраняются мешковидные нефридии. При этом авторы используют традиционную нумерацию, в которой точкой отсчета является сегмент хелицер.

[11] Детальное изучение формирования нервной системы мечехвостов показало, что между прото- и тритоцеребрумом закладывается еще одна пара очень небольших ганглиеподобных структур. Считается, что это и есть зачаток дейтоцеребрума — нейромеров исчезнувшего сегмента A I. В составе надглоточного ганглия взрослых мечехвостов эти рудименты полностью утрачивают свою морфологическую обособленность.

[12] В целом ряде работ, посвященных эмбриональному развитию мечехвостов, подчеркивается, что несмотря на большое количество желтка, дробление протекает по голобластическому типу, т.е. имеет место полное дробление. Более того, при меробластическом дроблении центральная масса желтка обычно остается неразделенной на клеточные территории. Однако сами авторы подчеркивают, что весь желток сконцентрирован в центрально расположенных **клетках** стерробластулы.

[13] У личинок в отличие от взрослых мечехвостов хорошо развиты вентральные глазки. Некоторые исследователи связывают это с особенностями поведения личинок. Последние плавают, перевернувшись на 180°, т.е. вентральной поверхностью вверх.

[14] Использование русских названий некоторых отрядов хелицеровых зачастую ведет к недоразумениям. Так, в разных изданиях под названием ***жгутоногие*** часто фигурируют представители двух разных отрядов — Uropygi и Amblypygi. Дело в том, что и у тех, и у других есть тонкие нитевидные конечности, выполняющие сенсорную функцию. В некоторых работах во избежание путаницы уропиг называют *жгутоногими скорпионами*, а амблипиг — *жгутоногими пауками*, за некоторое внешнее сходство с представителями двух соответствующих отрядов.

[15] В данном случае авторы используют традиционную систему нумерации сегментов (см.

http://jurassic.ru/

примеч. 2), в которой не учитывается существование сегмента A I. Это противоречит общей характеристике хелицеровых (см. с. 116), где было специально подчеркнуто, что настоящий *первый* (антеннальный) сегмент редуцирован, а хелицеры расположены на *втором* сегменте тела. Как было сказано ранее, если антеннальный сегмент учитывается, то нумерация сегментов сдвигается на 1. Первый сегмент ***мезосомы*** (а именно он преобразуется в стебелек у пауков) оказывается не *седьмым*, а *восьмым* сегментом тела.

[16] В отечественной литературе обычно используется иная классификация типов оплодотворения. При *наружном оплодотворении* и мужские, и женские половые клетки выводятся во внешнюю среду. В тех случаях, когда яйцеклетки все время остаются в материнском организме, а сперма непосредственно доставляется к ним, минуя внешнюю среду, с помощью специализированного копулятивного аппарата в процессе копуляции, говорят о *внутреннем оплодотворении*. Промежуточный вариант между наружным и внутренним оплодотворением — *наружно-внутреннее оплодотворение*, при котором яйцеклетки находятся в теле матери, а мужские половые клетки хотя бы на короткий период оказываются во внешней среде и уже оттуда тем или иным способом поступают в материнский организм. Сперматофорное оплодотворение, особенно сопровождающееся сложным «брачным» поведением, которое сводит к минимуму время пребывания мужских половых клеток во внешней среде и практически гарантирует их попадание в половые протоки самки, следует рассматривать как один из наиболее совершенных вариантов наружно-внутреннего оплодотворения.

[17] Осеменение самок с помощью сперматофоров — действительно одна из важнейших адаптаций к жизни на суше, но и некоторые водные организмы (например, Cephalopoda) весьма успешно его используют. Способность формировать сперматофоры представители разных групп беспозвоночных приобретали совершенно независимо.

[18] Этот вариант системы достаточно широко распространен в европейской зоологической литературе. В состав класса Merostomata традиционно включают два таксона в ранге подклассов или даже отрядов: Xiphosura и Eurypterida. Наряду с этим в отечественной литературе оба таксона часто рассматриваются как два самостоятельных класса в составе Chelicerata наряду с классом Arachnida.

[19] Ранее авторы предполагали возможность происхождения скорпионов от эвриптерид (с. 126). Здесь же эта идея фактически полностью отвергается без какой-либо серьезной аргументации. Мысль о возможном непосредственном родстве скорпионов и эвриптерид была высказана уже давно. Основанием для этого послужило удивительное сходство сегментарного состава тела представителей этих таксонов.

[20] И в этом случае авторы начинают отсчет с сегмента хелицер и не учитывают сегмент A I. Для сравнения см. с. 110.

[21] Если стернум, или, по палеонтологической терминологии, *метастом* эвриптерид, действительно представляет собой модифицированнные слившиеся хилярии, то переднебрюшие должно включать 8 сегментов, ибо, как уже говорилось ранее, сегмент хилярий (**VII** сегмент по традиционной нумерации) относится к ***мезосоме***. Дискуссионным является вопрос о количестве и характере придатков мезосомы. Наличие пяти пар жаберных ножек (жаберных книжек, по терминологии авторов) не вызывает сомнений — они располагаются с третьего по седьмой сегменты переднебрюшия. Последний, восьмой, сегмент этого отдела, будучи первым сегментом метасомы, никаких придатков не несет. Сложнее обстоит дело с половыми крышками — придатками 2-го сегмента мезосомы, на котором расположен гонопор. В палеонтологической литературе такие придатки у эвриптерид описаны, причем они могут иметь довольно сложное строение и называются *генитальными придатками*. Располагаются они сразу за метастомом и тянутся назад (см. рис. 18.9, *Б*). Таким образом, у эвриптерид, отсутствовали, скорее всего, не придатки **VIII** сегмента (по традиционной нумерации), а гребневидные органы (придатки **IX** сегмента), вместо которых соответствующие конечности, как и конечности последующих четырех мезосомальных сегментов, трансформировались в жаберные книжки.

[22] Небольшой полуостров в Мексике, известный под названием Baja California (Бейхе Калифорния — мексиканское название).

[23] Ранее (с. 135) утверждалось, что наличие *стернума* — это апоморфный признак, свойственный эвриптеридам и скорпионам. Однако у первых стернум (метастом) возникает, как считается, в результате слияния хилярий — недоразвитых конечностей первого мезосомального сегмента, тогда как у вторых он формируется из стернитов двух последних (**V** и **VI** сегментов) просомы. В этом случае стернумы

http://jurassic.ru/

представителей обеих групп не могут рассматриваться как гомологичные структуры. Возникали они у эвриптерид и скорпионов, по-видимому, совершенно независимо.

И в этом случае, указывая номера сегментов головогруди, авторы используют традиционную систему нумерации, в которой I сегмент тела — это сегмент хелицер.

[24] Далее авторы приводят описание внешней морфологии скорпионов, полностью опуская анализ сегментарного состава их тела. Нумерация сегментов приводится для каждого отдела порознь, при том авторы явно не учитывают судьбу VII сегмента. Подробнее см. примеч. 2.

[25] Данные об эмбриональном развитии скорпионов скорее свидетельствуют о происхождении половых крышек из конечностей первого из сохраняющихся сегментов ***мезосомы*** (VIII сегмент тела, или второй сегмент мезосомы).

[26] Речь идет о *тельсоне*, который приобретает необычные для него функции органа нападения и защиты.

[27] В строении половых желез скорпионов наблюдаются различия между полами. Яичник самок состоит из трех продольных трубочек — одной медиальной и двух латеральных, соединенных поперечными связками. У самцов два обособленных семенника имеют «лестничное» строение. Каждый из них образован двумя продольными стволами, связанными короткими поперечными перемычками.

[28] По способу развития всех скорпионов часто разделяют на две большие группы. Однако в любом случае вокруг ооцита из клеток герминативного эпителия, выстилающего просвет овариальных трубок, очень рано образуется фолликул. У так называемых *апойкогенных* видов (сем. Buthidae и некоторые другие) формирующийся зародыш очень рано покидает фолликул, и все последующее развитие протекает непосредственно в просвете трубки. На самой овариальной трубке в этом месте образуется характерное вздутие. В подавляющем большинстве случаев апойкогенность присуща видам, обладающим макролецитальными яйцами. У *катойкогенных* форм (сем. Scorpionidae), для которых характерны алецитальные яйца, все развитие протекает внутри фолликулов, подвергающихся очень глубокой специализации. Сам фолликул формируется в дивертикуле овариальной трубки. На ее свободном конце с началом развития зародыша формируется длинный и узкий отросток — «аппендикс», внутри которого проходит сложно организованный клеточный тяж, образующийся в результате интенсивной пролиферации части фолликулярных клеток. Свободный конец «аппендикса» несет группу специализированных клеток — клеточную пробку, или, по терминологии авторов, абсорбционную зону. Рисунок 18.14, *Д* представляет собой не очень точную копию оригинального рисунка Плюгфельдера (Plügfelder, 1930). Эмбрион изображен фактически в просвете дивертикула, хотя на оригинальном рисунке фолликулярные клетки полностью окружают зародыш и изолируют его от просвета гонады. Связь между просветом гонады и полостью фолликула сохраняется только на самых ранних стадиях дробления, протекающего в этом случае по голобластическому типу.

[29] В англоязычной литературе эти животные часто называются *whip skorpions* (whip — кнут, бич), что означает «скорпионы с кнутом, или бичом». В русском языке аналоги этого названия отсутствуют.

[30] В литературе обычно упоминаются трехчлениковые клешневидные хелицеры.

[31] Авторы, говоря о количестве сегментов в двух отделах опистосомы, и на этот раз не учитывают первый сегмент мезосомы (VII сегмент тела по традиционной нумерации). У телифонов этот сегмент исчезает не полностью — он образует сочленение между просомой и опистосомой, и в этом месте тело заметно сужено. У некоторых видов (*Thelyphonus caudatus*) от VII сегмента сохраняется узкий сочленовный склерит (тергит). Соответственно с учетом этого сегмента переднебрюшие Uropyga состоит из девяти сегментов: семи сегментов мезосомы и первых двух сегментов метасомы. При такой нумерации сегментов половое отверстие и небольшие половые крышки располагаются на втором сегменте брюшка, что полностью соответствует написанному авторами ранее в общей характеристике хелицеровых. Легкие (легочные книжки) располагаются соответственно на третьем и четвертом сегментах брюшка.

[32] Сходство это весьма отдаленное. Хелицеры фрин трехчленистые, направлены вперед и действительно снабжены небольшой клешней. У пауков хелицеры состоят из двух члеников, преимущественно направлены вниз и, главное, лишены клешни.

[33] Стебелек амблипиг образован VII сегментом (первым сегментом мезосомы) (см. также примеч. 31).

http://jurassic.ru/

[34] В русскоязычной литературе их обычно называют «*паутинными бородавками*». Далее будет использовано именно это название.

[35] В отечественной литературе название *тарантул* используется для обозначения самых крупных пауков нашей фауны — *Lycosa singoriensis*, или *русский тарантул* (сем. Lycosidae). На Западе тарантулами называют практически всех крупных пауков с опушенным телом, в том числе и ядовитых. Относиться они могут к разным таксонам.

Само название «*тарантул*» ведет свое происхождение от местечка Taranto на юге Италии. Издавна (XVI, XVII вв.) считалось, что укус ядовитого мохнатого паука (на юге Италии, в окрестностях Таранто они весьма обычны) вызывает заболевание *тарантизм*. Клиническими проявлениями тарантизма, как считали эскулапы того времени, являются состояние истерии и маниакальное желание танцевать. Отсюда же произошло и название быстрого танца *тарантелла*, возникшего в Южной Италии.

[36] В действительности сегментный состав опистосомы пауков более разнообразен. Стебелек, соединяющий головогрудь и брюшко, образован первым сегментом мезосомы (**VII** сегмент тела). Второй сегмент (**VIII** сегмент) несет пару легких (легочных книжек) и половое отверстие, третий сегмент (**IX** сегмент) — вторую пару легких или трахеи, на четвертом и пятом сегментах (**X, XI**) располагаются видоизмененные конечности — паутинные бородавки. Последующие сегменты мезосомы и метасомы лишены конечностей. Эмбриологические данные свидетельствуют о том, что количество их у представителей разных таксонов варьирует. У архаичных видов (так называемых *членистобрюхих* пауков), на брюшке которых сохраняются тергиты опистосомальных сегментов (см. рис. 18.19), действительно присутствуют почти все сегменты опистосомы. В то же время более продвинутые формы утрачивают значительную часть брюшных сегментов: в процессе эмбрионального развития обычно удается различить закладку лишь 7—8 брюшных сегментов, которые на более поздних стадиях полностью сливаются.

[37] Так называемая нижняя губа (лабиум) пауков не соответствует лабиуму насекомых. В первом случае это действительно несколько модифицированный стернит сегмента педипальп, тогда как во втором нижняя губа возникает в результате слияния видоизмененных ротовых конечностей — максилл II. Что же касается стернума пауков, то это не простой стернит, как можно понять из авторского текста, а результат слияния стернитов нескольких сегментов ходных ног (III—VI).

[38] Паутинные бородавки, как говорилось ранее, представляют собой видоизмененные конечности **X** и **XI** сегментов (соответственно четвертого и пятого сегментов опистосомы). У примитивных мигаломорфных пауков они длинные и сохраняют отчетливо выраженную членистость.

В процессе эмбрионального развития паутинные бородавки закладываются как две пары бугорков на соответствующих сегментах. В последующем либо только на двух задних зачатках, либо на всех четырех появляется по дополнительному выросту, каждый из которых потом превращается в самостоятельную паутинную бородавку. Таким образом, у пауков может быть либо шесть бородавок, либо, что реже, восемь.

[39] Паутинные ловушки, создаваемые пауками, значительно более разнообразны, чем это следует из текста учебника. Колесовидные сети, которые строят *пауки-кругопряды*, представляют собой лишь один и, пожалуй, самый совершенный вариант ловушек. Паутинные ловчие конструкции *пауков-тенётников* менее совершенны и более разнообразны. Самый архаичный вариант — это неправильные сети, образованные хаотичным переплетением многочисленных нитей. Упорядоченные ловчие сети (собственно *тенёта*), как правило, содержат горизонтально ориентированный полог, подвешенный на вертикальных нитях. В одних случаях их конструкция позволяет ловить наземных, нелетающих насекомых, в других же они используются для добывания летающих насекомых. Очень своеобразные ловушки создает *лабиринтовый паук Agelena labyrinthica*. Они имеют форму паутинной воронки, расположенной непосредственно над поверхностью почвы.

[40] И в этом случае обычно выделяют несколько групп пауков, различающихся по характеру поведения и способам охоты. Собственно *бродячие пауки*, к которым относятся пауки-волки, пауки-скакунчики и многие другие, действительно практически постоянно и быстро перемещаются по субстрату в поисках жертвы. Иначе ведут себя *пауки-норники*, которые поджидают пробегающую мимо добычу, сидя у входа в свою норку. Именно так ведет себя *русский тарантул Lycosa singoriensis*. *Пауки-засадники* не строят ни сетей, ни норок. Они практически неподвижно поджидают свою добы-

http://jurassic.ru/

чу, причем форма и расцветка их тела, как правило, очень хорошо соответствуют структуре и окраске субстрата. Так называемые цветочные пауки (сем. Thomisidae), охотящиеся на цветах, вообще могут изменять цвет тела от белого и желтого до бледно-зеленого и даже розового в зависимости от окраски лепестков.

[41] В отечественной литературе ядовитые пауки из рода *Latrodectus* обычно называются *каракуртами*. Очень опасен для человека широко распространенный в Средней Азии *Latrodectus tredecimguttatus*.

[42] В надписях на рис. 18.28, *Г* используется ряд терминов, не упоминаемых в тексте. *Цимбиум* (лодочка) представляет собой видоизмененную лапку (тарзус) педипальпы. От вогнутой поверхности этого членика отходит отросток (апофиза), собственно и являющийся специализированным копулятивным органом. Базальная часть отростка представлена тонкостенной и растяжимой *гематодохой*, внутрь которой продолжается полость тела (гемоцель, по терминологии авторов). Дистальный конец отростка образует луковицу, или *бульбус*, часто снабженный различными выростами, склеротизованными пластинками и шипами. Последние, помимо защитной функции, служат и для закрепления бульбуса на половом аппарате самки во время копуляции. Главным придатком бульбуса является *эмболюс*. В процессе спаривания в полость гематодохи нагнетается гемолимфа (кровь), под давлением которой весь отросток расправляется и увеличивается в размерах. Эмболюс при этом сильно выдвигается наружу и вводится в половые протоки самки. Правда, у некоторых видов с коротким эмболюсом он лишь прикрепляется к половому аппарату самки.

[43] Механизм звукоизвлечения, основанный на трении друг о друга подвижно сочлененных склеритов, называется фрикционным, или стридуляционным. Звуковые органы фрикционного типа обычно состоят из двух частей — острого канта и зазубренной пластинки. Очень широко они распространены у насекомых.

[44] Конфигурация, в которой глаза располагаются двумя рядами, каждый из которых содержит по три глаза, невозможна, ибо подразумевает наличие «непарных» глазков. В действительности у представителей этого семейства передний ряд содержит четыре, а задний только два широко расставленных глаза.

[45] Текст не соответствует рис. 18.31, на котором отмечены только два склерита на дорсальной поверхности просомы — передний и задний карапаксы. В действительности у кенений карапакс, или *пропельтидий*, образуется в результате слияния тергитов **I**—**IV** (по традиционной нумерации) сегментов просомы. Тергит **V** сегмента (*мезопельтидий*) сильно редуцирован и представлен двумя маленькими склеритами, вторично сместившимися на боковые поверхности головогруди. Эти склериты располагаются непосредственно над коксами третьей пары ходных ног. То, что авторы называют «задним карапаксом», представляет собой тергит **VI** сегмента, называемый *метапельтидием*.

VII сегмент у кенений сохраняется. Это узкое кольцо, образующее хорошо заметное сужение на границе головогруди и брюшка. В данном случае авторы его учитывают: 8-члениковое переднебрюшие состоит из семи сегментов мезосомы и первого метасомального сегмента.

Трехчлениковые хелицеры кенений представляют собой довольно массивные клешни.

[46] В некоторых более старых работах указывается, что Palpigradi обладают и легочными мешками, и трахеями.

[47] В некоторых литературных источниках указывается, что хелицеры лжескорпионов состоят из трех члеников — очень короткого основного и двухчлениковой клешни.

[48] Последующий текст противоречит рис. 18.33 и обозначениям на нем, ибо текст и указанный рисунок отражают разные точки зрения на сегментарный состав опистосомы лжескорпионов. Согласно одной из них, в брюшке лжескорпионов действительно закладывается 12 сегментов. Согласно другой (см. рис. 18.33), опистосома содержит лишь 11 сегментов и крошечный рудиментарный тельсон (анальный конус). Правда, этой точке зрения противоречат данные об эмбриональном развитии скорпионов. Показано, что у некоторых видов закладывается 12 пар целомических мешков.

В любом случае от первого сегмента брюшка (**VII** сегмент тела по традиционной нумерации) сохраняется только дорсальная часть вместе с хорошо развитым тергитом. Вентральная часть **VII** сегмента практически полностью исчезает. Если принимать существование 12-го сегмента брюшка, то следует признать, что он полностью утрачивает свой тергит. На вентральной поверхности опистосомы отсчет стернитов начинается со второго сегмента (**VIII** сегмент тела), или генитального сегмента. Общее число стернитов 10, а не 11, как это указано в тексте (см. рис. 18.32, *Б* и 18.33). Таким обра-

http://jurassic.ru/

зом, последним сегментом брюшка, сохраняющим тергит и стернит, оказывается 11-й сегмент (**XVII** сегмент тела по традиционной нумерации). Отмеченное в тексте положение половых отверстий и трахейных стигм соответствует нумерации сегментов брюшка, приведенной на рис. 18.33.

[49] Ранее утверждалось (с. 173), что стерниты второго и третьего сегментов опистосомы сливаются и образуют половую крышку.

[50] Вопрос о строении просомы сольпуг относится к числу дискуссионных. Традиционно считается, что головогрудь состоит из трех отделов — пропельтидия, представляющего собой результат полного слияния первых четырех сегментов (сегменты **I—IV** по традиционной нумерации), мезопельтидия (**V** сегмент) и метапельтидия (**VI** сегмент). Последние два сегмента, несущие соответственно две задние пары ходных ног, как подчеркивается в ряде сводок и учебников, остаются свободными. Однако, по-видимому, дело обстоит не совсем так. У современных сольпуг тергит мезопельтидия плотно прирастает к пропельтидию, хотя его передняя граница остается хорошо различимой. Иногда его средняя часть оказывается прикрытой задним краем пропельтидия, так что при рассматривании сверху можно увидеть лишь боковые концы этого тергита. А вот сочленение между мезопельтидием и метапельтидием (тергумом, по терминологии, используемой авторами) действительно остается подвижным. То, что на рисунках, приводимых в ряде учебников, обозначают как метапельтидий, на самом деле является тергитом первого брюшного сегмента (**VII** сегмент). Этот склерит сильно смещен вперед и полностью прикрывает основания ходных ног четвертой пары (см. рис. 18.36, *Б*). Небольшая треугольная пластинка, расположенная на вентральной стороне между коксами этих же ног, рассматривается некоторыми исследователями как рудимент стернита первого брюшного сегмента. У некоторых ископаемых сольпуг из карбона пропельтидий включал только три сегмента, а три оставшиеся сегмента просомы сохраняли свои границы. Опистосома современных сольпуг включает десять сегментов.

[51] Подсчет сегментов опистосомы и определение их границ с вентральной поверхности затруднены. Стерниты первых сегментов брюшка проявляют отчетливую тенденцию к смещению вперед, особенно у высших представителей рассматриваемого таксона. Вместе со стернитами далеко вперед смещается и половое отверстие. Но при этом оно остается привязанным ко второму сегменту опистосомы (**VIII** сегмент тела). Трахейные стигмы, как это обычно считается, принадлежат третьему опистосомальному сегменту (**IX** сегмент тела). Но чисто внешне этот сегмент оказывается расположенным на передней «границе» брюшка, и соответственно иногда о нем пишут, как о «первом» брюшном сегменте.

[52] Состоящие всего из двух члеников хелицеры рицинулей тем не менее представлены настоящими, хотя и миниатюрными, клешнями.

[53] «Система» клещей уже более полувека служит предметом оживленной дискуссии. Удивительное морфологическое и биологическое разнообразие этой группы паукообразных послужило причиной разделения существовавшего долгое время единого таксона Acari на ряд самостоятельных групп (А. А. Захваткин). Было выделено три отряда — Acariformes, Parasitiformes и Opiliacarina. Более того, некоторые ведущие акарологи (А.Б.Ланге) не просто приняли эту систему, но и попытались обосновать полную филогенетическую разобщенность этих таксонов. Так, акариформные клещи рассматривались как очень древние формы, сохранившие и в своей организации, и в жизненном цикле ряд очень примитивных, плезиоморфных признаков, тогда как паразитиформные клещи, напротив, включались в число самых специализированных и продвинутых представителей паукообразных. Приводимая авторами учебника характеристика клещей во многом относится к паразитиформным клещам.

Некоторые акарологи используют еще более дробную систему клещей и выделяют до семи самостоятельных отрядов.

В английском языке для обозначения разных клещей используются разные названия. Мелкие свободно живущие и паразитические акариформные клещи обозначаются словом «***mite***», тогда как для более крупных облигатно паразитических представителей Parasitiformes используется слово «***tick***». Под этим же названием часто выступают и некоторые паразитические кровососущие насекомые из отряда Diptera, в частности лишенные крыльев *лосинные мухи*. В русском языке все представители группы Acari обозначаются одним словом «клещи», именно это название использовано в переводе.

[54] В действительности расчленение клещей значительно более разнообразно. Часто встречающееся в популярной и учебной литературе утверждение, будто для этого таксона характер-

http://jurassic.ru/

на практически полная интеграция сегментов тела, далеко не всегда справедливо, ибо исчезновение внешних признаков сегментации свойственно далеко не всем клещам. Границы бывших сегментов у многих форм довольно четко прослеживаются по расположению многочисленных щетинок на поверхности тела. Анализ образуемого ими рисунка (хетотаксии) позволяет практически полностью реконструировать сегментарный состав тела клещей.

Общим признаком всех представителей группы Acari действительно является обособление на переднем конце тела особого отдела — гнатосомы, основу которой составляют лишь часть акрона и сегментов хелицер и педипальп (**I** и **II** сегменты по традиционной нумерации). Гнатосома, или капитулум («головка»), обычно подвижно сочленена с остальным туловищем. При этом необходимо помнить, что это сочленение возникает *вторично* и не соответствует истинной границе между **II** (сегмент педипальп) и **III** (сегмент первой пары ходных ног) сегментами. На это специально обращают внимание авторы учебника, подчеркивая вслед за Снодграссом, что глаза, а соответственно и весь задний участок акрона остаются в составе туловища.

Истинный тагмозис клещей настолько вариабелен, что обычно выделяют несколько разных типов расчленения их тела. Акариформным клещам в значительной мере присущ так называемый акароидный тип расчленения, при котором тело подразделяется на два крупных отдела — *протеросому* и *гистеросому*. В состав первого входят гнатосома (акрон, сегменты хелицер — **I**, педипальп — **II**) и первые два сегмента ходных ног (**III** и **IV**); второй образован сегментами двух задних пар ходных ног (**V** и **VI** сегменты) и всеми сохраняющимися у клещей сегментами опистосомы. У некоторых более архаичных форм **V** и **VI** сегменты остаются свободными либо объединяются в самостоятельный отдел тела — *метаподосому*, расположенную между *протеросомой* и *опистосомой*. Для некоторых наиболее примитивных паразитиформных клещей характерен а р а х н о и д н ы й тип расчленения. В этом случае тело клеща подразделяется на обычные для паукообразных два отдела — *просому* и *опистосому*. У более специализированных представителей Parasitiformes (надсем. Ixodoidea) *гнатосома* выступает в роли самостоятельного, четко обособленного отдела тела, тогда как все последующие сегменты объединяются в компактную *идиосому*.

[55] Хелицеры клещей действительно чаще всего состоят из двух или трех члеников, однако у некоторых видов они могут быть четырехчлениковыми. У свободно живущих клещей (хищники, детритофаги) хелицеры преимущественно клешневидные. Формы, паразитирующие на животных и растениях, как правило, имеют стилетовидные хелицеры. Облигатные гематофаги Ixodoidea (Parasitiformes) имеют двучлениковые хелицеры, их концевые подвижные членики после внедрения в ранку разводятся в стороны и образуют настоящий якорь. У некоторых клещей (*Dermanyssus* и др.) в строении хелицер проявляется половой диморфизм: у самок хелицеры имеют вид длинных упругих стилетов, тогда как у самцов они клешневидные.

Педипальпы многих клещей состоят из 4, 5 и даже 6 члеников.

[56] Эриофииды (Eriophyoidea) — микроскопические облигатные паразиты растений далеко не всегда вызывают образование галлов. Характерной особенностью всех представителей этой группы является отсутствие двух задних пар ходных ног. Их вытянутое в длину червеобразное тело несет только четыре (две пары) ходные ноги. Их часто называют *четырехногими клещами*, или Tetrapodili.

[57] Гамазовые клещи действительно прокалывают кожу хозяина с помощью своих стилетовидных хелицер. Иксодовые клещи для этого используют вытянутый гипостом, по краям которого располагаются острые, направленные назад зубцы. Лишь после полного погружения хоботка в ранку втянутые до этого момента хелицеры выдвигаются вперед, а их подвижные пальцы разводятся в стороны и образуют «якорь». См. также примеч. 55.

[58] Среди паразитиформных клещей это характерно для многих гамазид. Что же касается представителей Ixodidae, то подобный тип взаимоотношений с животными-донорами встречается лишь у так называемых треххозяинных видов, у которых личинка, нимфа и взрослый клещ для питания действительно нападают на разных животных. Такой тип жизненного цикла присущ *собачьему* (*Ixodes ricinus*) и *таежному* (*I. persulcatus*) клещам. При двухозяинном жизненном цикле напитавшаяся личинка, не покидая хозяина, линяет на нимфу. Последняя пьет кровь этого же животного. Завершив питание, нимфа оставляет хозяина и линяет во внешней среде на имаго. Взрослый клещ нападает на новое животное. Двухозяинные циклы характерны для представителей родов *Hyalomma*, *Rhipicephalus* и др. Виды с однохозяинным типом развития (*Boophilus*, некоторые виды *Hyalomma*) всю жизнь от личинки до взросло-

http://jurassic.ru/

го клеща проводят на одном хозяине. По сути дела, это уже настоящие эктопаразиты, тесно связанные с животным-хозяином, которого напитавшиеся самки покидают для откладки яиц. На каждой стадии развития иксодовые клещи питаются только один раз.

[59] Это далеко не полный перечень заболеваний, возбудителей которых переносят паразитиформные клещи. Они осуществляют трансмиссию вирусов, бактерий, спирохет, риккетсий, простейших. В качестве промежуточных хозяев их используют цестоды и нематоды.

[60] На очень схематичном рис. 18.40, *А* отмечены не оговоренные в тексте «тарзальные» органы чувств. Судя по рисунку, авторы, скорее всего, имеют в виду так называемые органы Галлера, выполняющие функции органов обоняния (дистантных хеморецепторов). Они представляют собой небольшие выпячивания кутикулы, на дне которых располагаются группы тонкостенных хеморецепторных щетинок. Помимо этого членики лапок (претарзус и тарзус) первой пары ходных ног и концевые членики педипальп паразитиформных клещей несут тонкостенные щетинки, которым приписываются функции органов вкуса (контактные хеморецепторы). Скопления этих щетинок на концах модифицированных лапок гамазовых клещей иногда называют тарзальными органами.

[61] Наличие шестиногой личинки характерно для всех клещей — и акариформных, и паразитиформных. Однако весьма вероятно, что природа этой шестиногости личинок у представителей этих двух таксонов весьма различна. А. Б. Ланге рассматривал наличие только трех пар ходных ног у личинок Acariformes как очень древний признак, свидетельствующий о большой примитивности этого таксона. В пользу подобной трактовки говорят и явные проявления анаморфоза (см. примеч. 43 к гл. 16), сопровождающие постэмбриональное развитие акариформных клещей. В то же время в процессе эмбрионального развития Parasitiformes у формирующейся личинки исходно закладываются *все четыре пары* ходных ног. Однако на последних этапах морфогенеза конечности последней четвертой пары остаются недоразвитыми, хотя их зачатки и сохраняются в теле личинки под покровами. Все это, по мнению А. Б. Ланге, говорит о том, что при всем внешнем сходстве шестиногие личинки акариформных и паразитиформных клещей принципиально отличаются друг от друга. У первых это сохранение плезиоморфного состояния признака, у вторых — результат вторичных преобразований.

[62] Столь полный набор фаз развития можно встретить далеко не у всех клещей. У паразитиформных гамазовых клещей кроме личинки сохранились только две нимфальные стадии — прото- и дейтонимфа. Последняя линяет на взрослого клеща. Жизненный цикл Ixodidae вообще включает только три стадии: личинку, нимфу и взрослого клеща.

[63] Наряду с этим существуют и клещи-долгожители. В умеренных широтах *собачий клещ* (*Ixodes ricinus*) может жить около трех лет.

[64] Говорить о полном отсутствии кокс у паразитиформных клещей, по-видимому, не приходится. Их крупные, хорошо заметные коксы даже несут зубцевидные отростки, направленные к средней линии тела, и напоминающие гнатобазы конечностей других паукообразных. Отличие заключается лишь в том, что коксы Parasitiformes по всему периметру прирастают к вентральной поверхности идиосомы. Из-за этого они сохраняют лишь очень ограниченную подвижность.

[65] Четырьмя парами мешковидных нефридиев обладают современные мечехвосты, но это совсем не означает, что у предковых форм хелицерат их было столько же. У мечехвостов в процессе эмбрионального развития закладывается 6 пар целомов (см. примеч. 10). Первая и последняя пары сохраняются довольно долго и подвергаются резорбции лишь во время метаморфоза личинки. Это может свидетельствовать о том, что общие предки хелицеровых обладали по меньшей мере шестью парами мешковидных нефридиев.

[66] Некоторые морские пауки на личиночной стадии становятся настоящими эндопаразитами. Личинки таких видов проникают в гастральную полость полипов книдарий, где и протекают их развитие и матаморфоз. Переход к паразитическому образу жизни сопровождается заметным упрощением морфологии личинки.

http://jurassic.ru/

ГЛАВА

19

CRUSTACEA[sP]

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

REMIPEDIA[C]

CEPHALOCARIDA[C]

ANOSTRACA[C]

PHYLLOPODA[C]

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА PHYLLOPODA

MALACOSTRACA[C]

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА DECAPODA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА PERACARIDA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА MALACOSTRACA

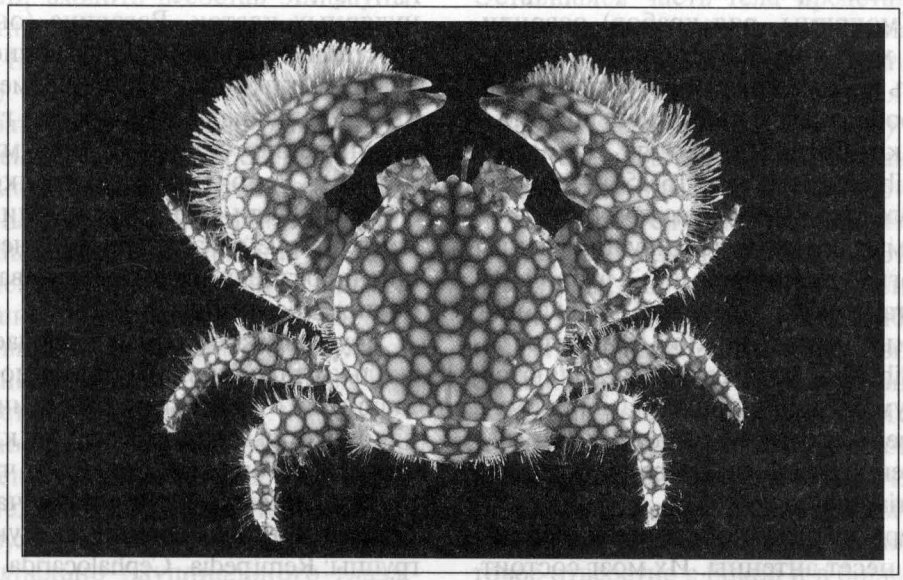
MAXILLOPODA[SC]

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА COPEPODA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА MAXILLOPODA

ФИЛОГЕНИЯ CRUSTACEA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА CRUSTACEA



http://jurassic.ru/

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Группа Crustacea объединяет около 42000 известных видов крабов, креветок, речных раков, лангустов, омаров, мокриц и множество других мелких животных, которых неподготовленный наблюдатель часто не замечает. Ракообразные, а среди них в первую очередь мелкие и неприметные формы, занимают центральное положение в биосфере в качестве важнейшего звена в трофической цепи, связывающей первичных продуцентов (фитопланктон) и консументов более высоких порядков (рыб). Ракообразные возникли в море. Это единственный крупный таксон членистоногих, представители которого ведут преимущественно водный образ жизни. Некоторые группы (речные раки, ряд креветок, крабы, ветвистоусые и веслоногие рачки, жаброногие раки и др.) независимо заселили пресные воды. Отдельные представители ракообразных (мокрицы, ряд крабов) освоили сушу, хотя и не так хорошо адаптировались к наземному образу жизни как паукообразные и трахейнодышащие.

Ракообразные входят в состав Mandibulata (см. рис. 16.15) — одного из двух таксонов высокого ранга, выделяемых среди ныне живущих членистоногих (хелицеровые — второй из этих таксонов). Креветки, крабы, насекомые, многоножки относятся к Mandibulata, однако распределяются по двум разным субтаксонам: преимущественно водные Crustacea и преимущественно наземные Tracheata (Hexapoda и Myriapoda).

Первый головной сегмент мандибулят несет антенны. Их мозг состоит из трех отделов и включает дейтоцеребрум. Мандибулы (верхние челюсти) приурочены к третьему головному сегменту, максиллы (нижние челюсти) — к четвертому (см. примеч. 6 к гл. 16. — *Примеч. ред.*). Предки мандибулят, вероятно, вели водный образ жизни и, будучи фильтраторами, транспортировали пищевые частицы к ротовому отверстию по пищевому желобку, расположенному на вентральной поверхности тела. Конечности были дву- или многоветвистыми, обладали гнатобазами. J-образный кишечник открывался ротовым отверстием, которое располагалось у переднего края пищевого желобка и было обращено назад. Сложные глаза ракообразных и насекомых (но не многоножек) устроены сходным образом, однако отличаются от глаз хелицеровых. Омматидий содержит кристаллический конус (у многоножек отсутствует), образованный четырьмя коническими клетками, и ретинулу, состоящую из восьми ретинулярных клеток. Роговица (она же хрусталик) образована двумя специализированными клетками. Кроме того, имеются медиальные простые глазки (исключение составляют лишь многоножки). Вероятно, уже предковым формам были свойственны линька, контролируемая экдизоном, и небольшие по размеру яйца, претерпевавшие полное дробление.

Группа ракообразных включает несколько таксонов, традиционно считавшихся отдельными классами, однако использование методов кладистического анализа показало, что их таксономический ранг различается. Традиционно выделяют следующие группы: Remipedia, Cephalocarida, Anostraca (жаброногие раки и родственные формы), Phyllopoda (ветвистоусые раки

http://jurassic.ru/

и двустворчатые листоногие раки), Malacostraca (креветки, бокоплавы, мокрицы, криль, омары и др.), Copepoda, Mystacocarida, Tantulocarida, Ascothoracida, Cirrepedia (морские уточки, морские желуди), Ostracoda (ракушковые раки), Branchiura (карповые вши) и Pentastomida[1].

Морфологическое и экологическое разнообразие Crustacea намного превышает все, что известно для любых других таксонов животных. Наряду с очень мелкими организмами, которые едва достигают 1 мм, в составе этой группы есть и такие гиганты, как краб-паук (*Macrocheira*), у которого размах ног составляет 3 м. Внешне ракообразные могут иметь вид креветок, крабов либо напоминают кольчатых червей и даже моллюсков. Большинство из них — свободноживущие животные, которые плавают (natantia), ползают (reptantia), проделывают ходы в субстрате (fossorial) или поселяются между частичками грунта (интерстициальные формы). Они могут обитать в пелагиали, входить в состав эпифауны или инфауны и, наконец, жить на суше. Немногие ведут сидячий образ жизни и постоянно прикреплены к субстрату. Некоторые настолько видоизменены и специализированы, что их невозможно было бы отнести к ракообразным, если бы не личинки. Ракообразные в большей степени, чем другие членистоногие, сумели использовать широкий спектр возможностей, открывшихся перед ними в результате специализации большого числа конечностей.

Ракообразные — единственная среди членистоногих группа, для представителей которой характерно наличие двух пар антенн и расположенного медиально науплиального глаза. Последний образован 3—4 простыми глазка́ми, устроенными по типу пигментных бокалов. Основная личинка — науплиус. Максимальное количество мешковидных нефридиев, которыми могут обладать ракообразные, — две пары; одна из них приурочена к сегменту, несущему вторую пару антенн (A II), вторая — ко второму максиллярному сегменту. Сложно указать еще какие-либо общие для всех ракообразных признаки, помимо перечисленных ранее. Разнообразие Crustacea вынуждает в дальнейшем использовать подробную классификацию этих животных, включающую большое число таксонов промежуточного ранга.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Тело ракообразных разделено как минимум на два отдела (тагмы) — голову и туловище (рис. 19.1). Голова состоит из акрона и следующих за ним первых пяти сегментов, которые, сливаясь, формируют несегментированную покрытую кутикулой капсулу[2]. Оставшаяся часть тела представляет собой туловищный отдел. В типичных случаях голова ракообразных несет 5 пар придатков (рис. 19.2, *A*). Первая (начиная от переднего конца тела) пара представлена антеннами I, или антеннулами, которые, как принято считать, являются гомологами антенн Hexapoda и других Tracheata. Вторая пара придатков — антенны II, или антенны, закладывается в ходе эмбриогенеза позади ротового отверстия. Поскольку антенны II, как и хелицеры паукообразных, иннервируются тритоцеребрумом, возможно, эти структуры гомологичны (см. примеч. 6 к гл. 16. — *Примеч. ред.*). Мандибулы (третья пара придатков) ограничивают ротовое отверстие с боков и в большинстве случаев прикрывают его снизу. Они состоят из нескольких члеников.

http://jurassic.ru/

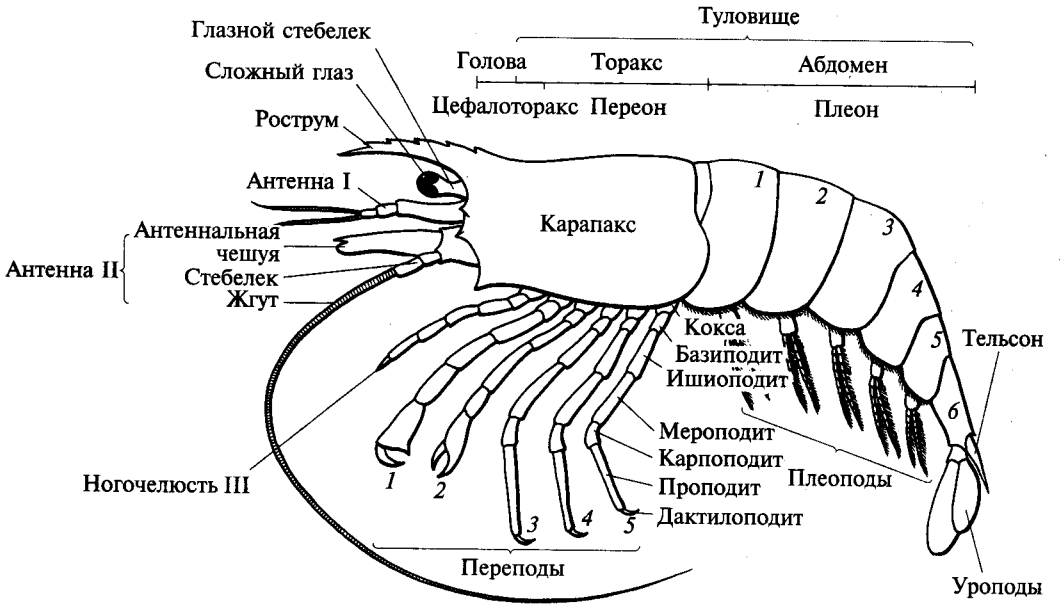


Рис. 19.1. Crustacea: разделение тела креветки на отделы как пример плана строения ракообразных.

Голова состоит из акрона и пяти слитых с ним сегментов и их конечностей. В данном случае торакс образован восемью сегментами, из которых первые три входят в состав цефалоторакса, а их конечности преобразованы в ногочелюсти. Оставшиеся пять сегментов торакса формируют переон. Абдомен, или плеон, включает шесть сегментов и тельсон. Карапакс, простирающийся от головы назад, в данном случае покрывает цефалоторакс и переон (по *Schmitt W. L. 1965. Crustaceans. Ann Arbor Science Library, Univ. of Michigan Press, Ann Abor. 204 pp.*, с изменениями)

Короткий и массивный основной членик имеет специальный участок, предназначенный для измельчения и откусывания кусочков пищи, тогда как остальные образуют узкую пальпу (щупик). За мандибулами следуют еще две пары конечностей, принимающих участие в питании: максиллы I (максиллулы) и максиллы II (максиллы). Голова несет два расположенных по бокам сложных глаза или медиальные простые глазки́, устроенные по типу пигментных бокалов. Некоторые виды сохранили глаза обоих типов.

Предковые формы ракообразных, вероятно, обладали гомономным туловищем, которое было построено из последовательно расположенных одинаковых сегментов, снабженных столь же одинаковыми придатками. Оно не было поделено на тагмы. Подобный идеальный исходный вариант строения не встречается ни у одного из современных представителей Crustacea, и все же некоторые группы (например, Remipedia) очень близки к нему (см. рис. 19.9). У всех ныне живущих ракообразных тело состоит из головы и туловища; у большинства видов туловище подразделяется на передний торакальный (грудь) и задний абдоминальный (брюшко) отделы. Каждая тагма образована специализированными сегментами, которые несут соот-

http://jurassic.ru/

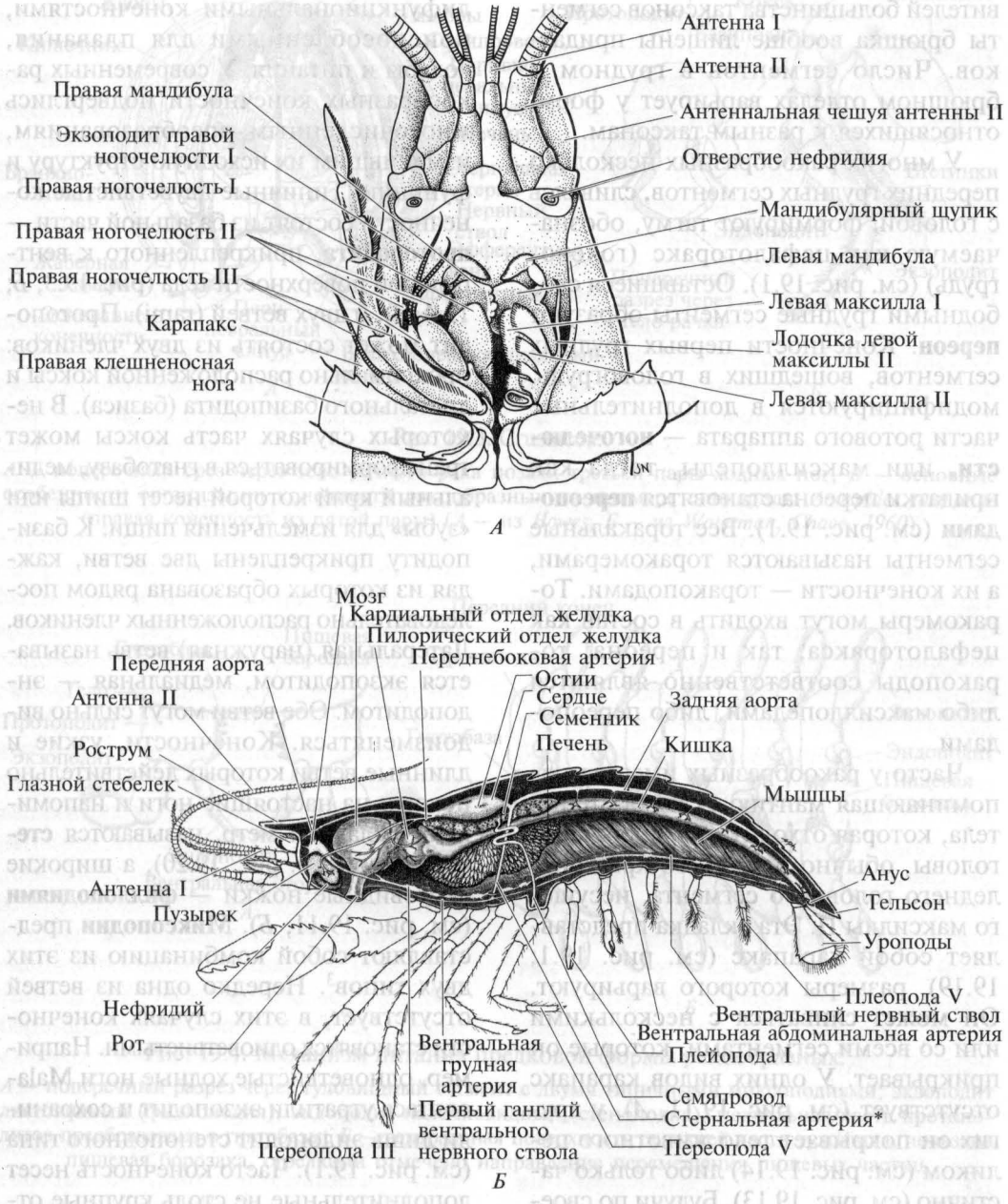


Рис. 19.2. Crustacea:

А — придатки головных сегментов, вид с брюшной стороны, ногочелюсти с левой стороны удалены; *Б* — внутреннее строение речного рака, вид сбоку (*Б* — из *Howes*)

(См. примеч. 46. — *Примеч. ред.*)

http://jurassic.ru/

ветствующим образом модифицированные конечности, однако у представителей большинства таксонов сегменты брюшка вообще лишены придатков. Число сегментов в грудном и брюшном отделах варьирует у форм, относящихся к разным таксонам.

У многих ракообразных несколько передних грудных сегментов, сливаясь с головой, формируют тагму, обозначаемую как цефалоторакс (головогрудь) (см. рис. 19.1). Оставшиеся свободными грудные сегменты образуют **переон**. Конечности первых грудных сегментов, вошедших в головогрудь, модифицируются в дополнительные части ротового аппарата — **ногочелюсти**, или максиллопеды, тогда как придатки переона становятся **переоподами** (см. рис. 19.1). Все торакальные сегменты называются торакомерами, а их конечности — торакоподами. Торакомеры могут входить в состав как цефалоторакса, так и переона; торакоподы соответственно являются либо максиллопедами, либо переоподами.

Часто у ракообразных имеется напоминающая мантию складка стенки тела, которая отходит от задней части головы, обычно от заднего края последнего головного сегмента, несущего максиллы II. Эта складка представляет собой карапакс (см. рис. 19.1; 19.19), размеры которого варьируют. Он может сливаться с несколькими или со всеми сегментами, которые он прикрывает. У одних видов карапакс отсутствует (см. рис. 19.11, *А*), у других он покрывает тело животного целиком (см. рис. 19.14) либо только частично (см. рис. 19.13). Будучи по своему происхождению складкой стенки тела, он образован двумя слоями покровов, узкий промежуток между которыми представляет собой продолжение гемоцеля.

Древние ракообразные обладали многочисленными гомономными полифункциональными конечностями, приспособленными для плавания, ходьбы и питания. У современных ракообразных конечности подверглись многочисленным преобразованиям, изменившим их исходную структуру и функции. Типичные двуветвистые конечности состоят из базальной части — **протоподита**, прикрепленного к вентральной поверхности тела (рис. 19.3, *Б*; 19.4, *А*), и двух ветвей (rami). Протоподит может состоять из двух члеников: проксимально расположенной коксы и дистального базиподита (базиса). В некоторых случаях часть коксы может трансформироваться в гнатобазу, медиальный край которой несет шипы или «зубы» для измельчения пищи. К базиподиту прикреплены две ветви, каждая из которых образована рядом последовательно расположенных члеников. Латеральная (наружная) ветвь называется экзоподитом, медиальная — эндоподитом. Обе ветви могут сильно видоизменяться. Конечности, узкие и длинные ветви которых действительно похожи на настоящие ноги и напоминают складной метр, называются **стеноподиями** (см. рис. 19.20), а широкие листовидные ножки — **филлоподиями** (см. рис. 19.11, *Б*). **Миксоподии** представляют собой комбинацию из этих двух типов[3]. Нередко одна из ветвей отсутствует, в этих случаях конечности становятся одноветвистыми. Например, одноветвистые ходные ноги Malacostraca утратили экзоподит и сохранили лишь эндоподит стеноподного типа (см. рис. 19.1). Часто конечность несет дополнительные не столь крупные отростки — экзиты, эндиты и эпиподиты, которые не являются настоящими ветвями конечности (рис. 19.11, *Б*). Эндиты располагаются медиально, а экзиты и эпиподиты — латерально.

http://jurassic.ru/

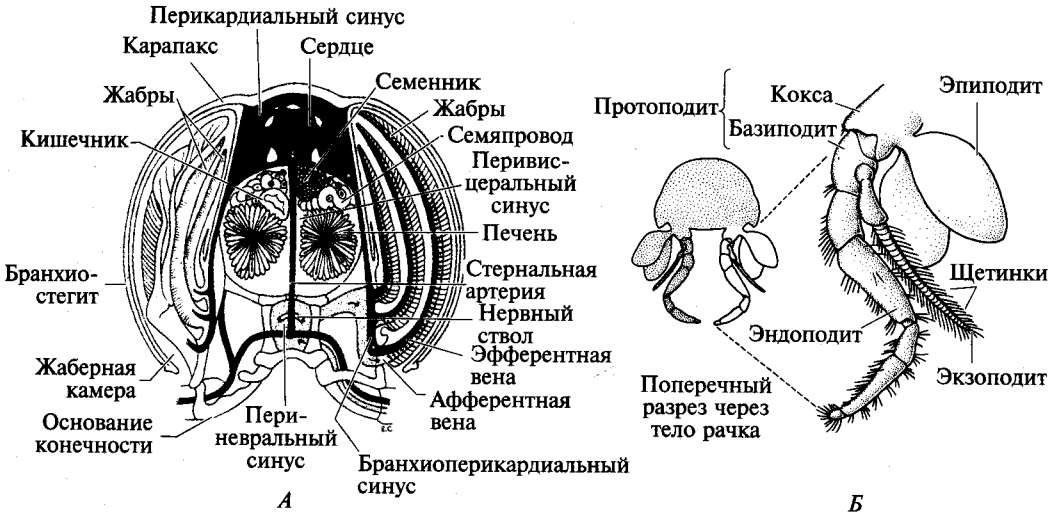


Рис. 19.3. Crustacea:

А — поперечный срез через тело речного рака позади третьей пары ходных ног; *Б* — основные особенности организации конечности ракообразных на примере синкариды *Anaspides tasmanae* (правая конечность из пятой пары) (*А* — из *Howes*; *Б* — из *Waterman, Chace, 1960*)

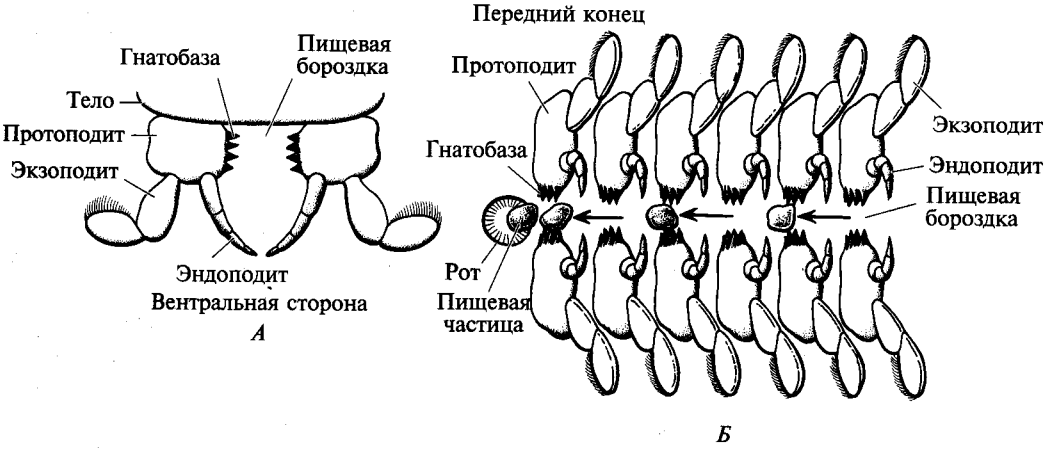


Рис. 19.4. Механизм питания предковой формы ракообразных:

А — поперечный разрез через туловищный сегмент с двумя типичными миксоподиями; экзоподит листовидный (филлоподия), эндоподит палочковидный (стеноподия), медиальная часть протоподитов преобразована в гнатобазы; *Б* — вентральная поверхность передней части туловища, показана пищевая бороздка, стрелками отмечено направление перемещения пищевых частиц

В эволюции ракообразных, как и других членистоногих, отчетливо проявляется тенденция к уменьшению числа сегментов и специализации конечностей разных отделов тела на выполнение строго определенных функций. Например, у плавающих крабов (см. рис. 19.31) две пары конечностей

http://jurassic.ru/

выполняют сенсорную функцию, пять пар входят в состав ротового аппарата, одна пара несет клешни, три пары используются для ходьбы по субстрату, одна для плавания, а остальные участвуют в передаче спермы и вынашивании молоди.

Число сегментов в заднем отделе тела (брюшке) варьирует. У представителей большинства таксонов сегменты этой тагмы лишены конечностей. Брюшко иногда называют **плеоном**, составляющие сегменты — **плеомерами**, а их придатки — **плеоподами**[4]. Самое заднее положение в теле занимает тельсон, на котором располагается анус. Тельсон не обладает признаками, присущими настоящим сегментам. Часто он несет состоящую из двух ветвей **каудальную фурку** (хвостовую вилочку), не гомологичную конечностям остальных сегментов (см. рис. 19.9, *Б*; 19.10, *А*).

Кутикула ракообразных состоит из четырех основных слоев. В состав самого поверхностного из них, эпикутикулы, входят липиды и задубленные протеины. Экзокутикула (пигментированный слой) обычно сама включает несколько более тонких слоев; наружный слой образован задубленными белками, а внутренние — хитином, который может подвергаться обызвествлению. Эндокутикула (известковый слой) состоит из незадубленных белков и большого количества хитина и может подвергаться очень сильному обызвествлению. Именно на этот слой приходится основная масса кутикулы. Ракообразные имеют дополнительный «мембранный» слой, непосредственно контактирующий с эпидермисом. В его состав входят незадубленные белки и необызвествленный хитин. Степень склеротизации и обызвествления варьирует у представителей разных таксонов. Например, мягкий, гибкий экзоскелет *Artemia salina* слабо склеротизован и практически необызвествлен. С другой стороны, наружный скелет крупных представителей Malacostraca, таких как крабы, омары, речные раки, сильно обызвествлен и склеротизован. Все слои кутикулы секретируются клетками эпидермиса.

ПИТАНИЕ

Пищевой рацион Crustacea и используемые ими способы добывания пищи удивительно разнообразны. Предковые формы ракообразных скорее всего были небольшими бентосными животными, которые питались взвешенными в воде частицами, отфильтровывая их при помощи покрытых щетинками плавательных конечностей. Подобно трилобитам эти древние раки, вероятно, использовали свои миксоподии для формирования пищевого комка в вентральной пищевой бороздке и последующей транспортировки его к ротовому отверстию. Придатки туловищного отдела были двуветвистыми, их протоподиты несли медиально расположенные гнатобазы (см. рис. 19.4, *А*). Экзоподит был листовидным (филоподит), он использовался для создания токов воды и для плавания. Эндоподит был узким (стеноподит) и использовался для ходьбы. Гнатобазы конечностей туловищного отдела формировали продольную пищевую бороздку, которая тянулась вперед вдоль всего тела и заканчивалась у обращенного назад ротового отверстия (см. рис. 19.4, *Б*). Пищевые частицы попадали в пищевую бороздку за счет движений филоподитов и стеноподитов, движения же гнатобаз перемещали пищу вперед к ротовому отверстию, а если частицы были достаточно крупными, то и перетирали

http://jurassic.ru/

их. Этот механизм позволял использовать пищевые частицы разного размера — от фитопланктона и детрита до беспозвоночных, таких как полихеты, амфиподы и мелкие моллюски. Многочисленные представители ныне существующих примитивных таксонов членистоногих, включая Xiphosura, Cephalocarida, Phyllopoda, добывают пищу именно таким способом.

Многие современные ракообразные продолжают питаться взвешенными в воде частицами; механизмы, обеспечивающие подобный тип питания, возникали в эволюции этой группы независимо несколько раз. Более продвинутые представители Crustacea перешли к другим способам питания: они превратились в растительноядных или хищных животных, а некоторые стали паразитами. В качестве примера можно привести Malacostraca. Эти преимущественно крупные бентосные животные приобрели новые способы питания, по своей сути альтернативные питанию взвешенными в воде частицами. Некоторые конечности этих раков стали более массивными, что позволяет использовать их для поглощения растительной или животной пищи, ползать с их помощью по поверхности субстрата или рыться в грунте. В целом, у ракообразных конечности последних головных и первых туловищных сегментов (мандибулы, максиллы, ногочелюсти) специализированы именно как ротовые придатки, участвующие в процессе питания.

Ротовое отверстие у ракообразных располагается на вентральной поверхности головы, пищеварительный тракт практически на всем протяжении прямой, за исключением резкого изгиба в самом переднем участке, придающего кишечнику в целом J-образную или L-образную форму (см. рис. 19.2, *Б*). Передняя кишка обычно представлена пищеводом и желудком. У ракообразных, поглощающих крупные пищевые частицы (например Malacostraca), желудок приспособлен для их измельчения, его стенки несут противостоящие друг другу хитиновые гребни, зубцы и известковые тельца (см. рис. 19.34), в совокупности образующие «желудочную мельницу»[5]. Специальные фильтры, образованные многочисленными щетинками, отфильтровывают все, за исключением самых мелких частиц, которые и поступают в кишку. Поскольку маленькие рачки обычно используют пищевые частицы очень небольшого размера, не требующие дополнительного перемалывания, специализированный желудок подобного рода у них отсутствует.

Энтодермальная средняя кишка обеспечивает секрецию пищеварительных ферментов, гидролиз и всасывание продуктов гидролиза. Эти процессы в основном реализуются в гепатопанкреасе[6], образованном двумя (или большим количеством) слепых выростов кишечника. Длина средней кишки варьирует; она может быть представлена очень коротким участком, располагающимся непосредственно за желудком, или же может тянуться вдоль всего брюшка. Эпителий, выстилающий слепые выросты, содержит клетки, накапливающие гликоген, липиды и кальций.

Длина выстланной кутикулой задней кишки варьирует в зависимости от длины средней кишки и обратно пропорциональна ей. В задней кишке в первую очередь осуществляется реабсорбция воды, формируются и накапливаются фекалии. Наружу задняя кишка открывается анальным отверстием, расположенным в основании тельсона.

http://jurassic.ru/

ПИТАНИЕ ВЗВЕШЕННЫМИ В ВОДЕ ЧАСТИЦАМИ

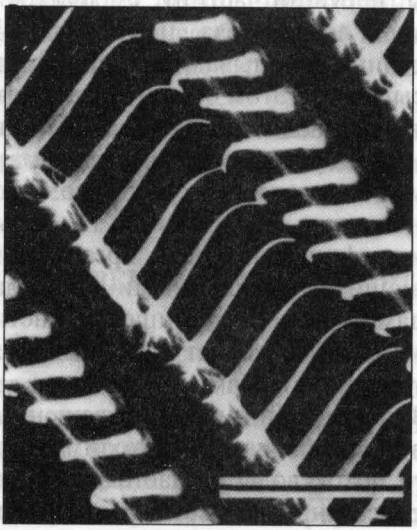
Организм, питающийся взвешенными в воде частицами, должен, как правило, извлечь из достаточно большого объема воды относительно небольшое количество пищевых частиц. Для этого могут быть задействованы любые механизмы, обеспечивающие концентрирование пищевых частиц и удаление профильтрованной воды. Поскольку ракообразные являются первично водными животными, то именно к их числу относится подавляющее большинство членистоногих, питающихся взвешенными в воде частицами. Исключение составляют лишь некоторые водные насекомые. Многие ракообразные для извлечения пищевых частиц используют фильтрацию, т.е. ток воды через сито, которое задерживает частицы. Фильтры ракообразных всегда образованы плотно упакованными щетинками (или их боковыми выростами — сетулами), которые обычно располагаются как зубья гребенки. **Фильтрующие гребешки** располагаются на одной или нескольких парах конечностей, однако их локализация варьирует у представителей разных таксонов. Это свидетельствует о том, что фильтрация как способ питания возникала много раз в пределах Crustacea. Ритмичные движения конечностей генерируют фильтрационный поток воды.

Фильтрация является наиболее очевидным и простым способом извлечения частиц из воды, и до недавнего времени считалось, что именно она всегда используется при питании взвешенными в воде частицами. Полагали, что именно величина «ячеек» фильтра (расстояние между щетинками) определяет размер собираемых частиц (рис. 19.5, *А*). Изучение водяных блох (Cladocera) показало, что это далеко не всегда так.

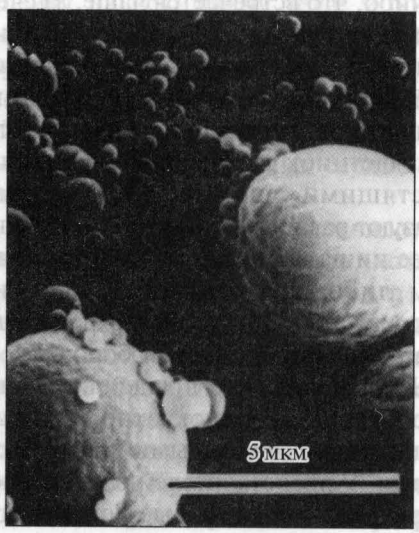
В эксперименте водяным блохам *Daphnia magna* предлагали смесь полистерольных шариков трех размерных классов (рис. 19.5, *А*, *Б*), причем диаметр двух из них был больше, а одного — меньше, нежели размер ячеек фильтра (расстояние между сетулами составляло 1 мкм). Водяные блохи отлавливали значительное количество самых мелких шариков, которые должны были проходить между сетулами, функционировавшими исключительно в качестве фильтра. Эффективность отлова самых маленьких шариков составила 60 %, а вот для шариков двух других размерных классов она достигала 100 %. Стало очевидным, что в основе процесса сбора частиц лежит не только фильтрация.

Когда вода обтекает какой-нибудь объект, адгезивные свойства молекул воды приводят к образованию пограничного слоя воды на поверхности объекта. Молекулы воды, непосредственно контактирующие с поверхностью объекта, совершенно неподвижны, находящиеся рядом с объектом движутся значительно медленнее, чем те, которые оказываются на некотором расстоянии от него. Таким образом, скорость потока возрастает с увеличением расстояния от поверхности объекта. Этот пограничный слой медленно движущейся воды приобретает особое значение, когда размеры обтекаемых им предметов очень малы. У *Daphnia*, например, пограничный слой, формирующийся вокруг каждой сетулы фильтра, достигает и перекрывает соседнюю сетулу. Это означает, что неподвижный слой воды занимает все пространство между сетулами, и между ними может поддерживаться лишь очень слабый ток воды (если только на нее не воздействует более

http://jurassic.ru/



А



Б

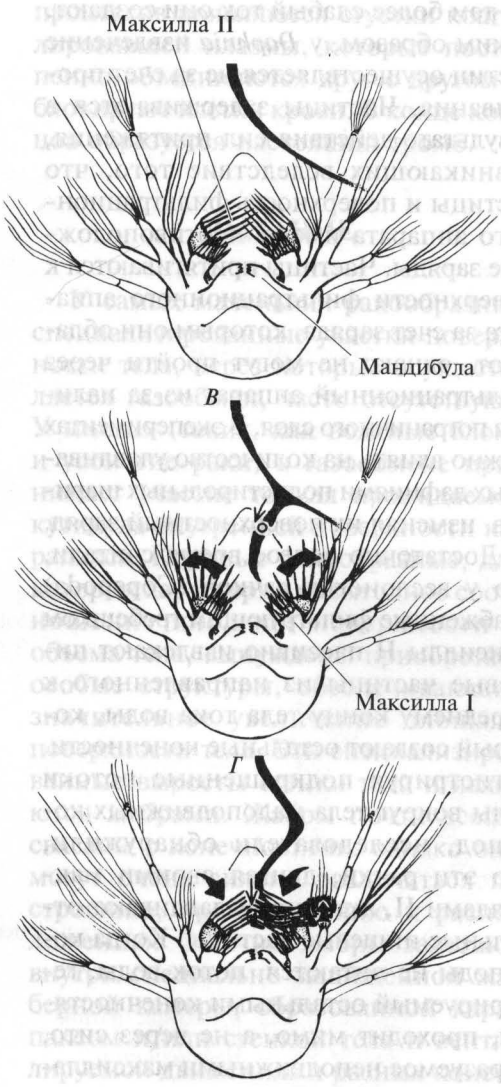


Рис. 19.5. Crustacea:

А — сетулы водяной блохи *Daphnia magna*, обеспечивающие сбор частиц; *Б* — полистерольные шарики трех размеров (0,5; 1,1 и 5,7 мкм), использованные в эксперименте (пояснения в тексте); *В—Д* — сбор пищевых частиц копеподами, толстой черной линией показан ток воды с пищевыми частицами (пояснения в тексте) (*А*, *Б* — из *Gerritsen J. and Porter K. G. 1982. The role of surface chemistry in filter feeding by zooplankton. Science. 216: 1225—1227*; *В—Д* — из *Koehl M. A. R. and Strickler J. R. 1981. Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number. Limnol. Oceanogr. 226* (*6*): *1062—1073*)

http://jurassic.ru/

высокое давление). Чем меньше размер таких покрытых щетинками придатков и чем медленнее они движутся, тем более слабый ток они создают. Таким образом, у *Daphnia* извлечение частиц осуществляется не за счет просеивания. Частицы задерживаются в результате действия сил притяжения, возникающих вследствие того, что частицы и поверхность фильтрационного аппарата имеют противоположные заряды. Частицы притягиваются к поверхности фильтрационного аппарата за счет заряда, которым они обладают, однако не могут пройти через фильтрационный аппарат из-за наличия пограничного слоя. В экспериментах можно влиять на количество улавливаемых дафниями полистирольных шариков, изменяя их поверхностный заряд.

Достаточно долгое время считали, что у веслоногих рачков (Copepoda) снабженные фильтрующим гребешком максиллы II пассивно извлекают пищевые частицы из направленного к переднему концу тела тока воды, который создают остальные конечности. Регистрируя подкрашенные потоки воды вокруг тела малоподвижных копепод, исследователи обнаружили, что эти рачки, двигая своими максиллами II, активно вылавливают отдельные пищевые частицы. Когда копеподы не питаются, поток воды, генерируемый остальными конечностями, проходит мимо, а не через сито, образуемое неподвижными максиллами II (рис. 19.5, *В*). Если рачок определил наличие клеток водорослей в приближающемся потоке воды (возможно, при помощи чувствительных щетинок, расположенных на антеннах или на каких-то других органах), правые и левые конечности начинают работать с разной интенсивностью, в результате чего рачок поворачивается к пищевой частице, а его максиллы II расправляются в разные стороны (рис. 19.5, *Г*). При таком движении поток воды, несущий частицу, смещается к средней линии тела, и максиллы II энергично схлопываются над ней, отбрасывая при этом бóльшую часть окружающей воды (рис. 19.5, *Д*). Отловленная пища транспортируется к мандибулам и к ротовому отверстию. В конечном счете, большинство так называемых фильтраторов и организмов, питающихся взвешенными в воде частицами, извлекают пищевые частицы из воды не за счет процеживания, а другими способами.

В целом, при питании взвешенными в воде частицами необходимый для этого поток воды создается либо непосредственно самими конечностями, которые несут фильтрующие гребешки, либо, что встречается чаще, за счет работы других конечностей, специально приспособленных для выполнения этой функции. Собранные частицы удаляются с поверхности «фильтрующих» щетинок специализированными «чистящими» щетинками, которые образуют разного рода гребни и щетки. Далее пища передается к ротовым частям либо другими конечностями, либо, как это имеет место у ряда видов, по вентральной пищевой бороздке.

Несомненно, что в ходе эволюции ракообразные неоднократно осваивали питание взвешенными в воде частицами. У представителей разных таксонов фактически любые конечности (даже антенны и мандибулы) могли приспосабливаться для выполнения этой функции. Возможно, что именно плавание в толще воды способствовало возникновению подобного способа добывания пищи, в реализации которого, таким образом, исходно участвовал туловищный отдел тела: одни и те же конечности обеспечивали и локомоцию, и создание потоков

http://jurassic.ru/

воды, приносящих пищевые частицы. В большинстве таксонов Crustacea прослеживаются общие эволюционные тенденции. Пищедобывающий аппарат смещается вперед, к ротовому отверстию, вследствие чего участие в процессе питания ограничивается только передними конечностями туловищного отдела или придатками головы.

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

Кровеносная система ракообразных устроена так же, как и у остальных членистоногих. Форма и размер сердца, располагающегося в перикардиальном синусе (см. рис. 19.3, *А*), варьируют. Сердце примитивных форм может иметь вид длинной трубки, простирающейся на всю длину тела; у более продвинутых оно представляет собой короткий и компактный мешочек (см. рис. 19.2, *Б*). Сердце располагается в той тагме, которая несет жабры; у самых мелких ракообразных сердце отсутствует.

Маленькие рачки, как правило, не имеют кровеносных сосудов, хотя у некоторых все же сохраняется передняя аорта, снабжающая мозг кровью, обогащенной кислородом. У большинства ракообразных сердце нагнетает кровь в гемоцель, где она омывает ткани перед тем, как вернуться обратно в сердце. Крупные ракообразные обладают хорошо развитыми артериями и капиллярами.

В крови Crustacea всегда присутствуют разнообразные амебоциты. Часть из них является фагоцитами, другие же обеспечивают свертывание крови. При определенных травматических повреждениях, таких как аутотомия, специализированные амебоциты, называемые «взрывающимися клетками» (explosive cells), разрушаются и высвобождают вещество, которое превращает содержащийся в плазме крови фибриноген в фибрин. В результате этих процессов появляются сгустки коагулировавшей плазмы, которые постепенно объединяются друг с другом и блокируют клетки крови. В конце концов образуется настоящий тромб.

ДЫХАНИЕ

У самых маленьких ракообразных специализированные участки поверхности тела, через которые осуществляется газообмен, часто отсутствуют. У многих (таких, как водяные блохи и усоногие раки) в газообмене принимает участие тонкая проницаемая кутикула внутренней поверхности карапакса. Крупные ракообразные, для которых характерно невыгодное соотношение площади поверхности и объема тела, вынуждены приобретать особые структуры, обеспечивающие значительное увеличение площади поверхности тела. Эти специализированные выросты стенки тела и являются жабрами. Жабры почти всегда связаны с конечностями, однако они могут очень сильно различаться по строению, происхождению и расположению. Обычно жабры залегают внутри специально защищенной жаберной камеры, образованной карапаксом и/или стенкой тела и вентилируемой движениями разных конечностей. Только таким образом удается обеспечить поступление необходимого количества кислорода.

Транспорт газов от жабр к тканям осуществляется кровью по синусам или венам, которые обеспечивают направленный ток крови к жабрам и от них. Газообмен между водной или воздушной средой и кровью осуществляется через поверхность жабр. Кислород либо

http://jurassic.ru/

просто растворен в плазме крови, либо связан с дыхательным пигментом (гемоцианином или гемоглобином). В тех случаях, когда такой пигмент имеется, он всегда находится непосредственно в плазме, а не в клетках крови. Гемоцианин обнаружен у Malacostraca, в то время как гемоглобин встречается у представителей ряда других таксонов. Однако в целом среди ракообразных оба пигмента распределены в различных группах достаточно случайно.

ЭКСКРЕЦИЯ

Органы выделения ракообразных представлены парой мешковидных нефридиев. Они состоят из залегающего в гемоцеле концевого целомического мешочка, стенки которого содержат подоциты. С внешней средой концевой мешочек соединяется трубчатым протоком, производным метанефридия (рис. 19.6, *А*) (см. примеч. 21 к гл. 16. — *Примеч. ред.*). Нефридии играют очень небольшую роль в удалении продуктов азотистого обмена. Основная их функция, по-видимому, связана с поддержанием соответствующего баланса ионов и объема жидкости в организме.

У взрослых животных парные нефридии приурочены либо к сегменту антенн II, либо к сегменту максилл II и называются соответственно антеннальными либо максиллярными железами. У представителей разных так-

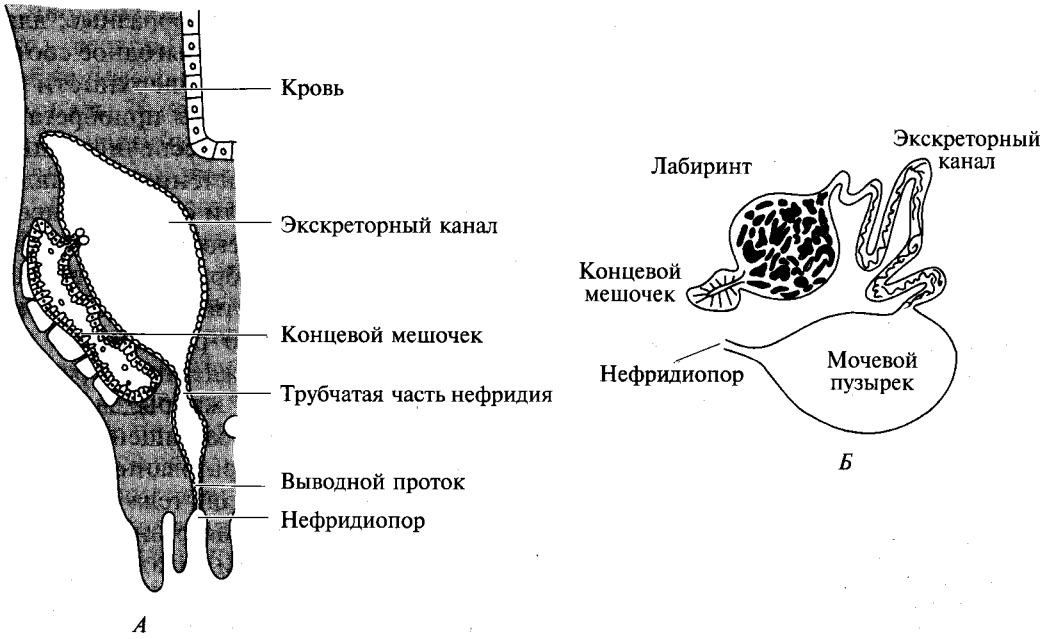


Рис. 19.6. Crustacea, мешковидные нефридии:

А — срез через мешковидный нефридий усоногого рачка; *Б* — мешковидный нефридий речного рака. Лабиринт, экскреторный канал и мочевой пузырек являются производными трубчатой части метанефридия. Нефридиопор располагается в основаниях антенн II. Ультрафильтрация крови осуществляется через стенку концевого мешочка, транспорт ионов и ресорбция протеинов протекают в лабиринте, моча накапливается в мочевом пузырьке (*А* — из *White K. N. and Walker G. 1981. The barnacle excretory organ. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 61: 529—547. Copyrighted and reprinted by permission of Cambridge University Press*)

http://jurassic.ru/

сонов органы выделения носят разные названия — зеленые, раковинные или коксальные железы, однако они всегда приурочены к одному из упомянутых ранее сегментов (реже к обоим). Соответственно нефридиопоры открываются на поверхности тела или в основании антенн II, или в основании максилл II. У личинок ракообразных обычно закладываются обе пары нефридиев, однако у взрослых животных в большинстве случаев сохраняется лишь одна из них. У цефалокарид в основании грудных конечностей были обнаружены группы подоцитов. Если рассматривать эти образования как остатки дегенерировавших мешковидных нефридиев, то можно предположить, что предки Crustacea, подобно кольчатым червям, обладали парными нефридиями в каждом сегменте тела.

Выведение продуктов азотистого обмена преимущественно осуществляется за счет диффузии аммония через проницаемые участки покровов, обычно там же, где происходит газообмен.

Большинство ракообразных — морские организмы, обитающие в изотоничной среде. Поскольку они являются осмоконформерами[7], осморегуляция не является для них серьезной проблемой. С другой стороны, пресноводные формы неизбежно должны быть осморегуляторами, и, по крайней мере, у речного рака мешковидные нефридии принимают участие в осморегуляции. Моча речного рака по сравнению с кровью гипоосмотична, что компенсирует поступление пресной воды через поверхность жабр. У пресноводных и солоноватоводных ракообразных жабры активно абсорбируют из окружающей среды ионы.

Ракообразные, как и многие другие членистоногие, имеют нефроциты. Эти клетки, обладающие способностью к фаго- и пиноцитозу, аккумулируют продукты обмена. Нефроциты обычно располагаются в гемоцеле осевой части жабр и в основании конечностей.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Нервная система ракообразных имеет типичное для членистоногих строение. Головной мозг состоит из трех отделов: прото-, дейто- и тритоцеребрума. В эволюции ракообразных прослеживается тенденция к цефализации и слиянию ганглиев. Все варианты организации нервной системы, отражающие последовательные стадии этого процесса, можно обнаружить у современных представителей Crustacea. У некоторых форм все сегментарные ганглии полностью обособлены и субэзофагальный ганглий отсутствует. Альтернативный вариант имеет место у тех видов, у которых все сегментарные ганглии сливаются в один крупный субэзофагальный ганглий, сместившийся в передний конец тела.

Висцеральная нервная система объединяется с центральной нервной системой на переднем конце тела в тритоцеребруме, а на заднем — в самом последнем ганглии вентрального нервного ствола (см. примеч. 19 к гл. 13. — *Примеч. ред.*). Висцеральный отдел нервной системы иннервирует сердце, кишечник и его слепые выросты (гепатопанкреас), другие внутренние органы.

Гигантские аксоны, быстро проводящие импульсы, обнаружены в центральной нервной системе многих ракообразных. Они особенно хорошо развиты у крупных форм, таких как креветки и речные раки, которые мо-

http://jurassic.ru/

гут очень быстро перемещаться назад, совершая резкие движения задним концом тела.

Сенсорные структуры ракообразных представлены глазами, статоцистами, чувствительными щетинками и проприоцепторами. У большинства ракообразных имеются медиальные глазки́ и/или латеральные сложные глаза. Наличие группы медиальных глазков, называемой науплиальным глазом, — характерная особенность личинки ракообразных — науплиуса (см. рис. 19.8). У взрослых животных одних видов он подвергается редукции, у других сохраняется на протяжении всей жизни. Науплиальный глаз образован 3—4 небольшими глазка́ми типа пигментных бокалов. Каждый отдельный глазок включает очень небольшое число фоторецепторных клеток. Пигментные бокалы залегают непосредственно над протоцеребрумом, с которым их связывает оптический нерв. Один из глазков ориентирован вентрально, а два других — дорсолатерально. У одних видов пигментные бокалы объединены в компактную массу, у других обособлены друг от друга. Науплиальный глаз не способен создавать изображение, он лишь дает возможность определить направление источника света. Это, в свою очередь, позволяет животному ориентироваться по отношению к поверхности воды (источник света и вообще «верх») или субстрату.

Большинство взрослых раков имеют два сложных глаза. У одних видов они располагаются на концах подвижных глазных стебельков (см. рис. 19.1), у других не выступают над поверхностью головы (см. рис. 19.54). Роговичная поверхность глаза часто бывает очень выпуклой, что заметно увеличивает площадь зрения. В первую очередь это относится к стебельчатым глазам, наружная поверхность которых в сечении выглядит как дуга, охватывающая 180°, а иногда и больше. Число омматидиев, образующих сложные глаза ракообразных, сильно варьирует. Например, каждый глаз мокрицы *Armadillidium* включает менее 25 омматидиев, а у омара *Homarus* их около 14 000. Ракообразные с хорошо развитыми сложными глазами (например, некоторые креветки, омары и крабы) способны различать размер и форму предметов. Представители большинства эволюционно продвинутых таксонов ракообразных, за исключением Cephalocarida, Mystacocarida, Tantulocarida и Copepoda, имеют сложные глаза. Цефалокариды и мистакокариды, кроме того, лишены и медиальных глаз.

Некоторые ракообразные могут различать цвета. Возможно, что эта способность достаточно широко распространена среди представителей рассматриваемого таксона. Например, рак-отшельник *Pagurus* отличает желтые и голубые раковины улиток от раковин, окрашенных в различные оттенки серого. Хроматофоры креветки *Crangon* могут обеспечивать ей желтый, оранжевый или красный основной тон окраски, тогда как приобретение животным любых оттенков серого цвета невозможно. Изменение цвета хроматофоров в значительной мере контролируется сложными глазами.

Чувствительные щетинки различных типов распределены по всей поверхности тела, особенно много их на конечностях. Среди них есть и свойственные большинству ракообразных хеморецепторные органы — эстетаски, обычно они располагаются на антеннах I (рис. 19.7, *А*). Эстетаски представляют собой скопления трубчатых щетинок с тонкой проницаемой кутикулой. У наземных ракообразных эс-

http://jurassic.ru/

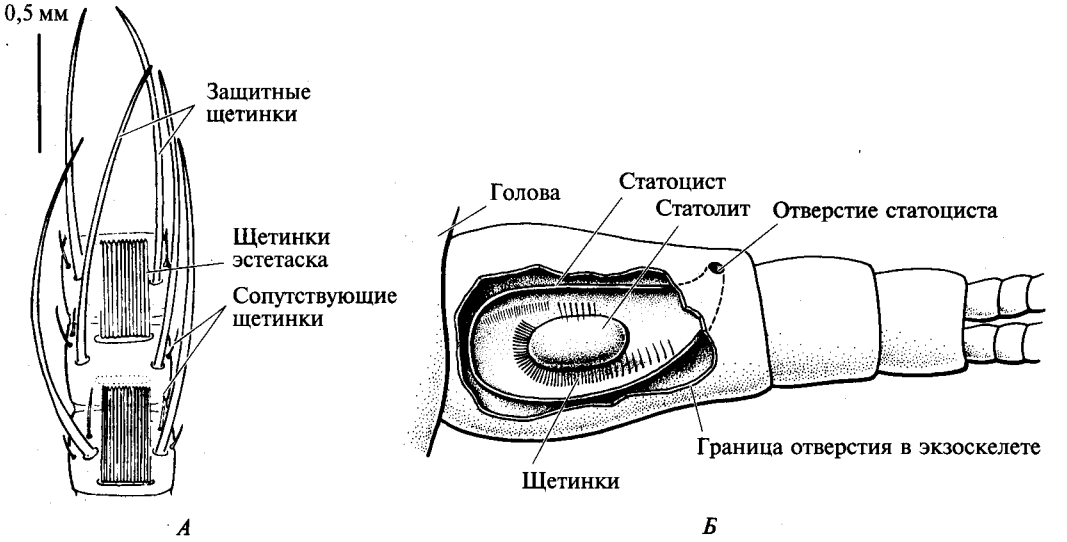


Рис. 19.7. Crustacea, сенсорные органы, расположенные в антеннах I:

А — эстетаски лангуста *Palinurus*, каждый членик антенны несет по два ряда хеморецепторных щетинок, для упрощения схемы показан только один ряд; *Б* — антенна I американского омара *Homarus americanus* (участок покровов базального членика, в котором залегает статоцист, удален). Свободный конец антенны обращен вправо (*А* — из *Laverack M. S. 1968. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 6: 249—324*; *Б* — по *Lockwood A. P. M. 1968. Aspects of the physiology of Crustacea. Oliver and Boyd, London. 328 pp.*, из *Cohen M. J. The function of receptors in the statocyst of the lobster*, Homarus americanus. *J. Physiol. 130: 934*, с изменениями)

тетаски имеют вид тонких пластинок, а не волосков.

Статоцисты — парные органы равновесия, расположенные на антеннах, брюшке, уроподах или тельсоне некоторых Malacostraca. Они являются аналогами лабиринта внутреннего уха позвоночных животных и используются для определения направления действия силы тяжести. Статоцист представляет собой полость, в которой находится тяжелая частица — статолит (рис. 19.7, *Б*). Он располагается на подложке, образованной скоплением механорецепторных щетинок, воспринимающих любые его перемещения. Статолит может иметь секреторное происхождение, но значительно чаще представляет собой компактную массу склеенных друг с другом песчинок.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Большинство ракообразных — раздельнополые животные, хотя усоногие раки и ремипедии являются гермафродитами. Удлиненные гонады обычно имеют трубчатую форму и залегают дорсолатерально в гемоцеле туловищного отдела (см. рис. 19.2, *Б*; 19.3, *А*). Яйцеводы и семяпроводы в большинстве случаев представлены простыми трубками, которые открываются в основании одной из пар грудных конечностей или же непосредственно на стерните. У представителей разных таксонов гонопоры локализуются на разных сегментах.

Оплодотворение обычно внутреннее, и у большинства видов имеет место копуляция. Для многих ракообразных характерно непрямое оплодотво-

http://jurassic.ru/

рение с использованием сперматофоров. Пенис есть у многих форм, но копулировать могут и особи видов, у которых он отсутствует. У ракушковых (Ostracoda), жаброногих (Anostraca) и усоногих (Cirripedia) раков пенис используется для прямой передачи спермиев. Однако более часто сперма вводится в половые пути самки с помощью пары видоизмененных конечностей — гоноподий. Довольно часто у самцов образуются специализированные придатки (антенны или конечности первых грудных сегментов), используемые для удерживания самки в момент копуляции, а в некоторых случаях и на протяжении достаточно длительного предшествующего периода. Последнее свойственно видам, у которых копуляция становится возможной лишь после линьки самки, и самец вынужден ожидать этого момента. Спермии большинства ракообразных лишены жгутика и неподвижны, однако у Phyllopoda, Cirripedia, Mystacocarida и Ostracoda сперматозоиды обладают жгутиком.

У самок некоторых видов имеются семяприемники. Они могут располагаться в основании яйцевода, но чаще представляют собой карманообразные впячивания покровов на половом сегменте и не связаны с яйцеводом.

РАЗВИТИЕ

У эволюционно продвинутых представителей ракообразных яйца центролецитальные и дробление поверхностное. У представителей более примитивных таксонов яйца маленькие, а дробление голобластическое. В действительности в составе каждого крупного таксона встречаются формы, обладающие полным дроблением. У некоторых ракообразных (усоногих, копепод и кладоцер) дробление мозаичное с признаками спиральности, что напоминает дробление Annelida (см. примеч. 39 к гл. 16. — *Примеч. ред.*). Большинство ракообразных вынашивает яйца, из которых молодь выходит на стадии личинок или ювенильных особей. Для вынашивания яйца либо прикрепляются к специализированным конечностям, либо помещаются в специальную выводковую камеру, либо остаются в особом мешке, который секретируется непосредственно в процессе выведения яиц.

Развитие ракообразных может быть непрямым (анаморфным) или прямым (эпиморфным) (см. примеч. 43 к гл. 16. — *Примеч. ред.*). При непрямом развитии личинка выходит из яйца еще до завершения эмбрионального развития, она имеет только часть структур (сегментов и конечностей), характерных для взрослого организма. Личинки, обычно ведущие планктонный образ жизни, периодически претерпевают линьки, в ходе которых добавляются новые сегменты и конечности. Процесс продолжается до тех пор, пока их набор не будет соответствовать набору взрослого животного. Подобный тип развития принято считать исходным для ракообразных.

При прямом развитии личиночная стадия отсутствует. Вынашивание яиц продолжается до формирования ювенильных особей, которые имеют то же количество сегментов и конечностей, что и взрослые организмы. Таким ювенильным особям для достижения взрослого состояния необходимо лишь вырасти и сформировать гонады. Прямое развитие, вероятно, вторично для ракообразных. Подобный тип онтогенеза связан с формированием крупных яиц и их вынашиванием, он присущ ветвистоусым рачкам, многим перакаридам и представителям ряда других таксонов.

http://jurassic.ru/

При анаморфозе развивающиеся в яйцах особи покидают их на совершенно определенной **стадии вылупления**, которая характерна для каждого конкретного таксона. Личинка на стадии вылупления обладает определенным числом сегментов и конечностей и носит специальное название, например науплиус или зоэа. После вылупления личинки претерпевают постэмбриональное развитие, в процессе которого на переднем крае тельсона закладываются новые сегменты. Эти дополнительные сегменты постепенно добавляются в ходе последовательных линек, пока их количество не достигнет величины, характерной для взрослого организма. Передние сегменты и их конечности закладываются и формируются первыми.

Личинки представителей разных таксонов ракообразных заметно различаются, и для их обозначения используются разные названия. Основная личинка ракообразных называется науплиусом (рис. 19.8; см. 19.48, *А*). Это самая ранняя стадия развития, которая может вылупиться из яйца. Тело науплиуса включает три головных сегмента и их конечности — две пары антенн и мандибулы, при помощи которых личинка плавает. Туловищные сегменты и их придатки отсутствуют; голова несет медиально расположенный науплиальный глаз. Очень часто стадия науплиуса оказывается подавленной. Она смещается на период развития организма в яйце, так что в воду выходит более поздняя личинка, уже имеющая дополнительные сегменты и конечности.

После вылупления личинка продолжает развиваться, линять, расти, при этом количество сегментов и конечностей увеличивается. Она последовательно переходит от одной стадии развития к другой. Каждая стадия соответствует определенному морфологическому типу у личинки. В конечном счете формирующийся организм достигает состояния взрослого животного. Количество личиночных стадий у представителей разных таксонов варьирует. Каждая стадия может включать несколько возрастов, число которых у них тоже неодинаковое. Некоторые наиболее важные личинки ракообразных охарактеризованы далее.

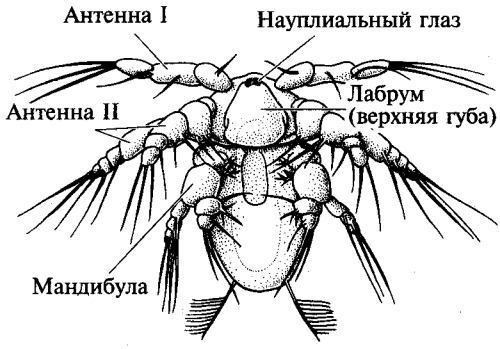


Рис. 19.8. Crustacea. Науплиус, вид с вентральной стороны

У представителей многих групп ракообразных науплиуса сменяет стадия метанауплиуса (см. рис. 19.48, *Б*). Как и науплиусы, метанауплиусы обладают только тремя парами функционирующих (плавательных) конечностей, однако помимо этого у них уже появляются дополнительные сегменты, несущие еще нефункционирующие, зачаточные придатки. У усоногих раков из яйца вылупляется науплиус, однако за ним следует стадия циприсовидной личинки[8] (см. рис. 19.79), а затем взрослый организм. У копепод между метанауплиусом и взрослым животным присутствует еще одна личиночная стадия — копеподит (см. рис. 19.72, *В*, *Г*). В отличие от науплиуса копеподит уже очень похож на взрослое животное.

http://jurassic.ru/

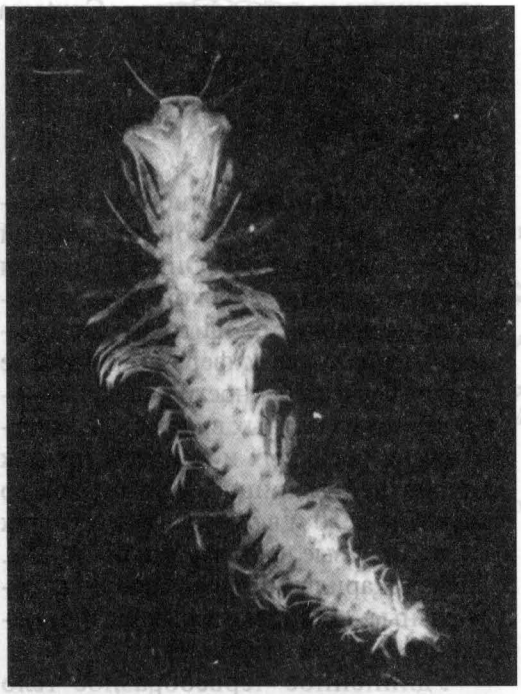
Более сложная последовательная смена личиночных стадий характеризует развитие десятиногих ракообразных (Decapoda). У примитивных декапод (например, у креветок пенеид — *Penaeidea*) яйцо покидает науплиус[9] (см. рис. 19.48, *А*) или метанауплиус (см. рис. 19.48, *Б*). В дальнейшем с увеличением числа сегментов и конечностей личинка трансформируется в стадию протозоэа (см. рис. 19.48, *В*), которая обладает полным набором головных придатков и первыми двумя парами ногочелюстей (максиллопед). Протозоэа плавает при помощи антенн и мандибул, однако использует и вновь сформированные ногочелюсти. После приобретения функционирующих грудных конечностей, которые используются для плавания, протозоэа превращается в **зоэа** (или мизидную личинку; см. рис. 19.48, *Г*). С момента появления полного набора сегментов и конечностей, включая брюшко и плеоподы, развивающаяся креветка достигает стадии **постларвы** (постличинки). Последняя еще не очень похожа на взрослый организм: она имеет небольшие размеры и не достигла половой зрелости, однако после нескольких линек все эти различия исчезнут.

У более продвинутых десятиногих раков (некоторые креветки и большинство крабов) стадии науплиуса и метанауплиуса протекают в яйце; личинка вылупляется на стадии зоэа; она имеет уже полный набор головных придатков, грудных сегментов и обеспечивающих плавание ногочелюстей (см. рис. 19.49, *А*). В ходе последовательных линек количество грудных сегментов и конечностей увеличивается, пока не достигнет окончательного числа (восьми). Далее животное переходит на стадию постларвы, которая соответствует **мегалопе** крабов (см. рис. 19.49, *В*) и характеризуется полным набором головных, грудных и брюшных сегментов и конечностей. На этой стадии организм претерпевает несколько линек, увеличивается в размерах и все больше и больше становится похожим на взрослое животное. Помимо описанных здесь личиночных форм, у раков встречаются разнообразные личинки и других типов (см. рис. 19.49, *В*, *Г*).

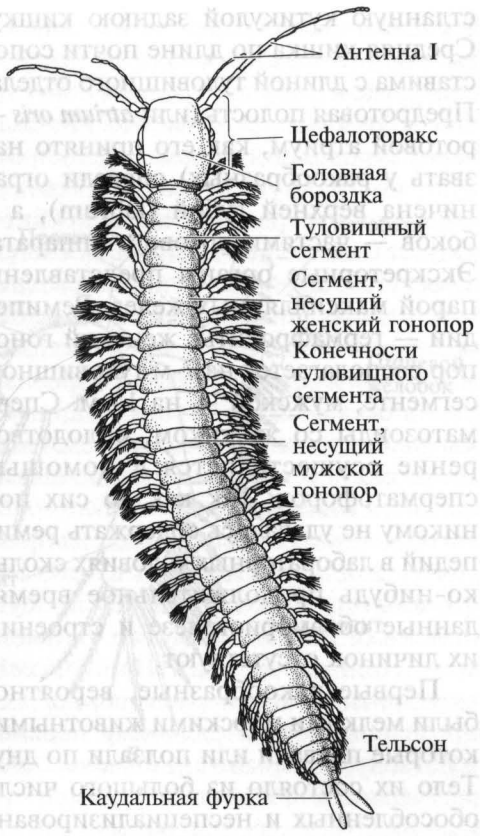
REMIPEDIA[c]

Первая из известных ремипедий, *Speleonectes lucayensis*, была описана в 1981 г. В настоящее время таксон включает 10 видов, относящихся к 6 родам. Их представители заселяют исключительно подводные пещеры преимущественно на Багамах, в Западной Индии и на п-ове Юкатан. До настоящего времени все находки были сделаны в подводных пещерах, которые с одной стороны соединены с морем, с другой — с пресными водоемами. Эти морские ракообразные внешне напоминают полихет, их узкое тело достигает в длину 15—45 мм и несет многочисленные двуветвистые придатки (рис. 19.9). Во время плавания сильные гребки, совершаемые туловищными конечностями, сопровождаются ритмическими волнообразными изгибаниями тела. Ремипедии являются хищниками или падальщиками. Их тело подразделяется на два отдела — туловище и головогрудь, которая покрыта склеротизованным карапаксом (головным щитом). Глаза, по-видимому, отсутствуют, хотя иногда встречаются образования, напоминающие их рудименты. Частичное или полное исчезновение глаз обычно свойственно всем животным, обитающим в пещерах в полной темноте. Антенны I крупные и двуветвистые (рис. 19.9, *Б*) и несут хеморецепторы — эстетаски. Заметно

http://jurassic.ru/



А



Б

Рис. 19.9.• Remipedia:

А — Lasionectes entrichomas из подводных пещер Багамских островов и Западной Индии; обратите внимание на длинное червеобразное тело, несущее многочисленные парные конечности одинакового строения; *Б — Speleonectes tulumensis*, вид со спинной стороны (*А* — фотография любезно предоставлена *Dennis W. Williams*; *Б* — из *Felgenhauer, Abele and Felder, 1992*)

уступающие им по размерам антенны II имеют веслообразную форму.

В состав туловища может входить до 38 хорошо обособленных сегментов, оно не разделено на грудь и брюшко. Первый туловищный сегмент меньше остальных, он несет пару одноветвистых ногочелюстей и слит с головой. Вместе они образуют головогрудь (цефалоторакс) (см. примеч. 54. — *Примеч. ред.*). Ногочелюсти по строению напоминают максиллы II. Остальные туловищные сегменты гомономны, каждый из них снабжен двумя плавательными конечностями. Последние двуветвисты и устроены практически одинаково по всей длине тела. Обе ветви каждой конечности также имеют очень сходное строение и состоят из 3—4 уплощенных члеников, снабженных бахромой из плавательных щетинок. Гнатобазы на протоподитах туловищных конечностей отсутствуют. Тельсон несет короткую каудальную фурку.

Просто устроенный кишечник включает выстланную кутикулой переднюю кишку, имеющую два слепых выроста средней кишки, и также вы-

http://jurassic.ru/

стланную кутикулой заднюю кишку. Средняя кишка по длине почти сопоставима с длиной туловищного отдела. Предротовая полость (или *atrium oris* — ротовой атриум, как его принято назвать у ракообразных) спереди ограничена верхней губой (labrum), а с боков — частями ротового аппарата. Экскреторные органы представлены парой максиллярных желез. Ремипедии — гермафродиты; женский гонопор располагается на 7-м туловищном сегменте, мужской — на 14-м. Сперматозоиды со жгутиком, оплодотворение осуществляется с помощью сперматофоров. Так как до сих пор никому не удавалось содержать ремипедий в лабораторных условиях сколько-нибудь продолжительное время, данные об эмбриогенезе и строении их личинок отсутствуют.

Первые ракообразные, вероятно, были мелкими морскими животными, которые плавали или ползали по дну. Тело их состояло из большого числа обособленных и неспециализированных сегментов, каждый из которых был снабжен двумя двуветвистыми конечностями. Последние по всей длине туловища имели сходное строение. Из всех известных в настоящее время ракообразных только представители Remipedia и Cephalocarida сохранили эти примитивные особенности организации. Хотя для ремипедий характерны плезиоморфные признаки, они вторично приобрели ряд важных апоморфий, например гермафродитизм и хищничество. Анализ последовательности 18s рДНК показал, что ремипедии являются вторично специализированным таксоном, связанным родственными отношениями с Maxillopoda. В настоящий момент филогенетическое положение Remipedia не до конца выяснено, однако принято считать, что они рано отделились от общего ствола предковых форм ракообразных и являются сестринским таксоном по отношению ко всем остальным Crustacea (см. рис. 19.90).

CEPHALOCARIDA[C]

Цефалокариды во многом соответствуют гипотетической предковой форме ракообразных. Они поселяются на поверхности морского дна, питаются оседающими на грунт частицами и имеют недифференцированные туловищные конечности. Представители девяти известных видов были встречены на песчаных и илистых грунтах от верхней границы сублиторали до глубины 1 550 м в самых разных частях света. Впервые их обнаружили в 1953 г. Цефалокариды — очень мелкие ракообразные, длина которых не превышает 4 мм (рис. 19.10, *А*).

Удлиненное червеобразное тело подразделяется на подковообразную голову и достаточно длинное туловище, которое состоит из 19 сегментов и тельсона с фуркой. Голова прикрыта склеротизованным головным щитом. Первые 9 сегментов туловища составляют грудь (торакс), следующие за ними 10 сегментов образуют брюшко (абдомен). Каждый грудной сегмент несет по две конечности и покрыт склеротизованным тергитом. По бокам тела тергиты отогнуты вниз, в сторону вентральной поверхности, и образуют расположенные вдоль всего грудного отдела боковые пластинки (рис. 19.10, *А*). Двуветвистые (или многоветвистые) грудные конечности относятся к типу миксоподий. Узкий и вытянутый эндоподит стеноподного типа, тогда как уплощенный экзоподит имеет листовидное строение (рис. 19.10, *Б*). На экзоподите расположен крупный эпиподит, который рассматривают как

http://jurassic.ru/

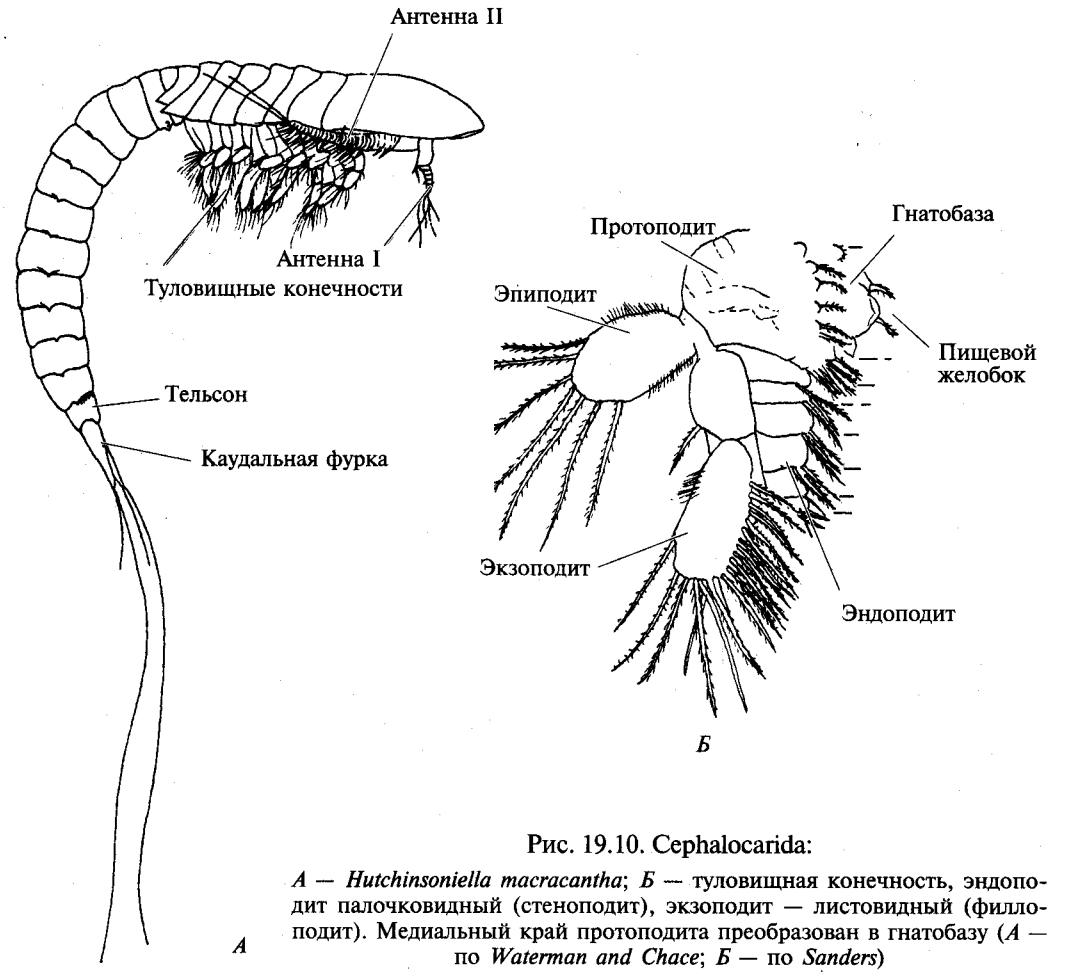


Рис. 19.10. Cephalocarida:

А — Hutchinsoniella macracantha; *Б* — туловищная конечность, эндоподит палочковидный (стеноподит), экзоподит — листовидный (филлоподит). Медиальный край протоподита преобразован в гнатобазу (*А* — по *Waterman and Chace*; *Б* — по *Sanders*)

третью ветвь конечности[10]. Эндоподиты используются для ходьбы, экзоподиты — для плавания и создания токов воды, приносящих пищу. Конечности первых семи сегментов груди идентичны и сходны по строению с максиллами II. Протоподиты этих конечностей несут направленные к середине тела гнатобазы, совокупность которых образует тянущийся по средней линии тела вентральный пищевой желобок. Конечности восьмого сегмента лишены эндоподита, они используются при манипуляциях с яйцами. Ножки девятой пары рудиментарны и служат для прикрепления яиц во время вынашивания. На сегментах брюшка конечности отсутствуют. Расположенный на заднем конце тела тельсон несет каудальную фурку с длинными фуркальными щетинками (рис. 19.10, *А*).

Крупная верхняя губа прикрывает преоральную полость и ограничивает пищевой желобок спереди. Кишечник J-образной формы, ротовое отверстие обращено назад и расположено на переднем конце пищевого желобка. Можно предположить, что эти же признаки были свойственны и предковой форме ракообразных. Пищевод, обра-

http://jurassic.ru/

зующий терминальный изгиб пищеварительного тракта, соединяет ротовое отверстие с длинной средней кишкой. Последняя тянется практически вдоль всего туловища и переходит в короткую, выстланную кутикулой заднюю кишку. От передней части средней кишки отходят два небольших слепозамкнутых выроста — пищеварительные железы. Анальное отверстие расположено на тельсоне между основаниями двух ветвей фурки. У взрослых раков органы выделения представлены двумя максиллярными железами, тогда как ювенильные стадии имеют антеннальные железы.

Нервная система цефалокарид практически не несет никаких следов цефализации, если не считать присутствия в ее составе крупного слитного мозга (синцеребрума). Парные сегментарные ганглии равномерно распределены по вентральному нервному стволу, который тянется вдоль всего туловища[11]. Имеются рудиментарные парные глаза, однако они погружены в ткани головы; антенны несут эстетаски, выполняющие хеморецепторную функцию. Цефалокариды — гермафродиты. У них одновременно присутствуют и семенники, и яичник. Общий проток соединяет гонады с гонопором, расположенным на шестом абдоминальном[12] сегменте. Сперматозоиды лишены жгутиков; личинка вылупляется из яйца на стадии метанауплиуса.

И цефалокариды, и ремипедии демонстрируют удивительную комбинацию крайне примитивных признаков и признаков, свидетельствующих о вторичной специализации представителей этих двух таксонов. Так, и те и другие слепы и обладают гермафродитной половой системой, что, вероятно, следует рассматривать как проявление вторичной специализации. В то же время для представителей обоих таксонов характерны слабо выраженный тагмозис тела и наличие неспециализированных конечностей туловищного отдела. Правда, степень выраженности этих признаков варьирует в рассматриваемых группах. Туловище цефалокарид подразделено на грудь и брюшко (признак вторичной специализации), однако конечности туловища практически не дифференцированы и идентичны максиллам II (примитивный признак). В то же время туловище ремипедий гомономно (примитивный признак), однако первый сегмент несет специализированную пару конечностей (продвинутый признак). Наличие трехветвистых миксоподий (см. примеч. 10. — *Примеч. ред.*) и способ питания цефалокарид, возможно, были свойственны и общему предку ракообразных, в то же время строение конечностей и способ питания ремипедий несут явные черты вторичной специализации. Отсутствие глаз у ремипедий можно с легкостью объяснить адаптацией к подземному образу жизни. Рудиментарные сложные глаза обнаружены в настоящее время и у цефалокарид.

Группа Cephalocarida включает четыре рода, относящиеся к двум семействам: *Chiltoniella*, *Hutchinsoniella*, *Sandersiella* (сем. Hutchinsoniellidae) и *Lightiella* (сем. Lightiellidae).

ANOSTRACA[c]

Представители этого небольшого таксона населяют внутренние, но не обязательно пресные водоемы. К группе Anostraca относятся так называемые жаброногие рачки[13] (*Artemia*, *Eubranchipus*, *Branchinecta* и др.). В их реликтовых местообитаниях рыбы отсутствуют, потому что эти водоемы пе-

http://jurassic.ru/

риодически пересыхают или же в них возрастает соленость воды. *Artemia*, чьи яйца можно легко купить на рынке и вывести из них «морских обезьянок»[14], хорошо знакомы многим людям.

Известно около 200 видов, которые встречаются в солоноватых озерах и временных водоемах — прудах и канавах, заполняющихся водой в дождливую погоду. Это сравнительно крупные ракообразные, длина тела у большинства видов колеблется от 15 до 30 мм, хотя у некоторых может достигать и 10 см. Все представители этой группы, немного напоминающие креветок, обладают удлиненным телом, в состав которого входит до 27 туловищных сегментов (рис. 19.11, *А*). Название Anostraca отражает свойственное этим рачкам отсутствие карапакса. Антенны I очень невелики; в строении антенн II проявляется половой диморфизм. У самцов эти придатки преобразуются в напоминающий клещи хватательный аппарат, которым они удерживают самку во время копуляции. Сложные глаза располагаются на стебельках. Науплиальный глаз образован тремя простыми глазками, устроенными по типу пигментных бокалов. Мандибулы крупные, обеспечивают перетирание пищи; максиллы II рудиментарны[15].

Туловище состоит из переднего грудного и заднего брюшного отделов. Цефалоторакс, ногочелюсти и карапакс отсутствуют. Все торакоподы имеют одинаковое строение и представлены филлоподиями. Брюшко лишено придатков[16]. В составе типичной филлоподии выделяется крупный, занимающий центральное положение протоподит. Латерально на нем располагаются экзиты и экзоподит, медиально — эндиты и эндоподит (рис. 19.11, *Б*)[17]. Принято считать, что расположенный посередине конечности экзит (или эпиподит) функционирует как жабра, однако он может также выполнять и осморегуляторную функцию. Проксимально расположенный эндит несет фильтрующий гребешок из щетинок, играющий важную роль при питании взвешенными в воде частицами. Эндоподит и экзоподит представ-

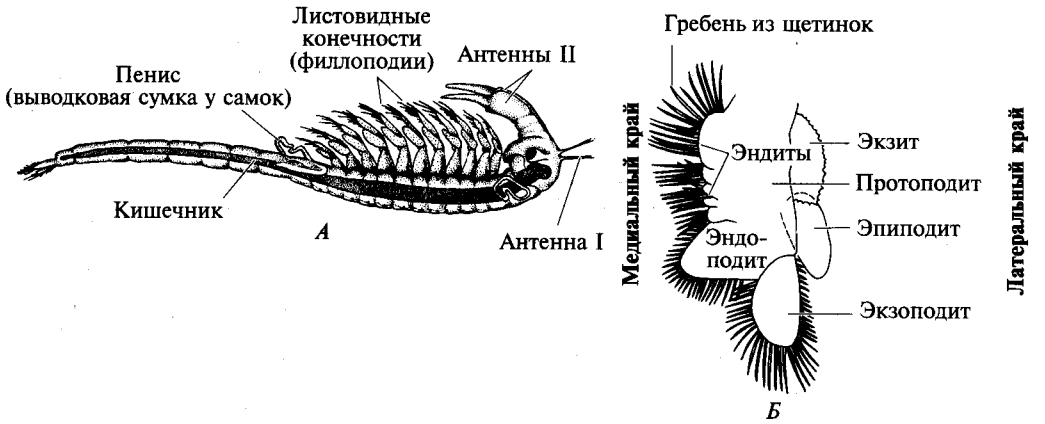


Рис. 19.11. Anostraca:

А — самец жаброногого рака *Branchinecta*, вид с боку; *Б* — листовидная туловищная конечность (филлоподия) *Branchinecta paludosa* (*А* — по *Sars*, из *Martin J. W. 1992. Branchiopoda. In Harrison F. W. and Humes A. G. (Eds.): Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol. 9. Crustacea. Wiley-Liss, New York*; *Б* — по *Sars from Pennak*)

http://jurassic.ru/

ляют собой широкие, плоские, листовидные лопасти, несут перистые щетинки и используются для плавания.

Торакоподы совершают ритмичные гребки, при этом непрерывно действующая движущая сила генерируется в тот момент, когда конечности отклоняются назад. Каждая широкая, плоская, листовидная филлоподия, несущая по краю перистые щетинки, напоминает весло с большой площадью поверхности (см. рис. 19.11, *Б*). Обычно спинная поверхность плавающих рачков обращена вниз, однако если их осветить снизу, они переворачиваются и занимают нормальное положение.

Хотя среди Anostraca имеются и хищные формы, большая часть представителей этой группы питается взвешенными в воде частицами. Для сбора и транспортировки пищевых частиц к ротовому отверстию они используют несущие щетинки филлоподии и пищевой желобок (рис. 19.12). Рачки питаются во время плавания, поскольку одни и те же движения филлоподий обеспечивают и перемещение организма в толще воды, и создание пищевого потока. Пищевой желобок, тянущийся вдоль средней линии тела, образован протоподитами. Промежутки между последовательно расположенными протоподитами носят название «**междуножий**». Со стороны средней линии тела проход в междуножья ограничен фильтрующими гребешками. Их несут на себе проксимально расположенные эндиты. Когда конечности отводятся вперед, объем междуножий увеличивается, что создает подсасывающий эффект[18]. При этом вода вместе с частицами поступает в промежутки между конечностями со стороны средней линии тела. Сначала вода проходит через фильтрующие гребешки и дальше по междуножьям движется в латеральном направлении. Частицы, переносимые этими потоками, остаются на поверхности фильтрующих гребешков со стороны средней

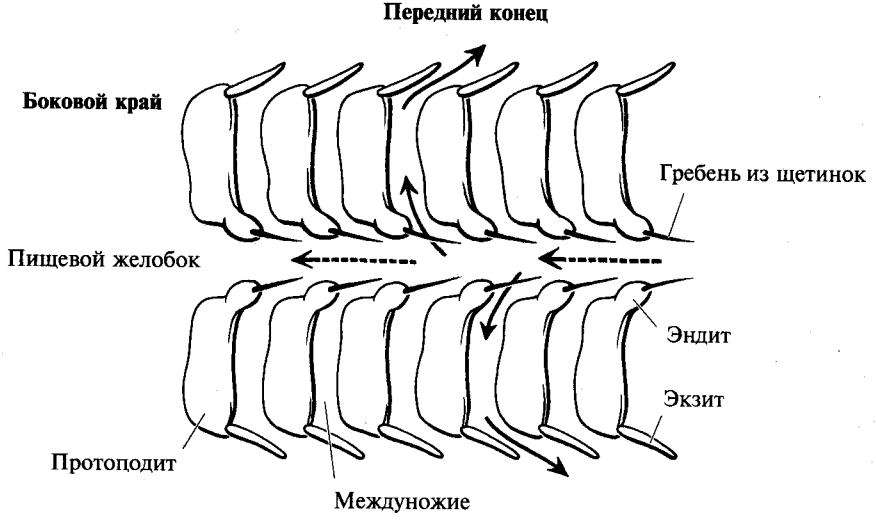


Рис. 19.12. Пищедобывающий аппарат Anostraca.

Пищевой желобок и филлоподии типичного рачка-фильтратора, представляющего таксоны Anostraca и Phyllopoda (вид с вентральной поверхности). Обычными стрелками показано направление водного потока, пунктирными стрелками — направление перемещения пищевых частиц

http://jurassic.ru/

линии тела. При возвратном движении, когда конечности смещаются назад, объем междуножий уменьшается, и вода выбрасывается из них наружу по бокам тела. Пищевые частицы перемещаются с щетинок в вентральный пищевой желобок. Здесь они обволакиваются слизью и перемещаются вперед (также за счет плавательных движений конечностей) в сторону обращенного назад ротового отверстия.

Пищеварительный тракт устроен относительно просто. Он представляет собой J-образно изогнутую трубку, несущую два коротких слепо замкнутых пищеварительных выроста (железы), расположенных в голове. Трубчатое сердце располагается дорсально и несет 13—18 остий, его длина почти достигает длины тела. Нервная система представлена брюшной нервной лестницей. Для нее характерна минимальная степень цефализации, а парные нервные стволы не сливаются друг с другом по средней линии тела. Имеются парные максиллярные железы.

Рачки из рода *Artemia* характеризуются исключительной способностью к осморегуляции и могут выдерживать колебания солености в окружающей среде от долей процента до точки насыщения хлорида натрия. При этом осмолярность внутренней среды организма рачка остается постоянной вне зависимости от солености окружающей среды. Это постоянство внутренней среды поддерживается за счет сорбции или экскреции ионов через поверхность эпиподитов (см. примеч. 17. — *Примеч. ред.*) и дорсальные органы (см. с. 239. — *Примеч. ред.*) и, возможно, за счет выведения мочи, гиперосмотичной по отношению к крови. Для особей, обитающих в соленой воде, показано, что осмолярность мочи в 4 раза превышает осмотическое давление крови.

Аностраки раздельнополы, гонопоры располагаются на генитальных сегментах на границе торакса и абдомена. Семяпроводы, отходящие от семенников, открываются на парных, способных выдвигаться пенисах, которые несет половой сегмент. Передача спермы осуществляется прямым способом. Во время копуляции самец специализированными антеннами II удерживает самку за спинную поверхность брюшка. После этого он обвивает самку своим брюшком и вводит парные пенисы в ее одиночное половое отверстие, расположенное медиально. При выведении яиц из приуроченной к дистальному концу яйцевода и обладающей железистыми стенками маточной камеры самка секретирует специальный выводковый мешок (см. примеч. 16. — *Примеч. ред.*). Яйца способны хорошо переносить высушивание; из них выклюпляются науплиусы.

В старом варианте системы Anostraca вместе с Conchostraca, Notostraca и Cladocera объединялись в составе одного таксона, носившего название Branchiopoda, или жаброногих раков. В принимаемом нами современном варианте системы Anostraca выделены из этой группы и рассматриваются как самостоятельный таксон, тогда как остальные группы объединены под общим названием Phyllopoda (см. рис. 19.90). Аностраки очень похожи на филлопод, однако их отличают наличие стебельчатых сложных глаз и отсутствие карапакса. Науплиальный глаз аностракобразован тремя, а у филлопод — четырьмя простыми глазками.

В состав группы входит восемь семейств: Artemiidae (*Artemia*), Branchinectidae (*Branchinecta*), Branchipodidae, Chirocephalidae (*Chirocephalus*, *Eubranchipus*), Linderiellidae (*Linderiella*), Polyartemiidae (*Polyartemiella*), Strep-

http://jurassic.ru/

tocephalidae (*Streptocephalus*) и Thamnocephalidae (*Branchinella*, *Thamnocephalus*).

PHYLLOPODA[c]

Этот таксон включает около 800 видов преимущественно пресноводных ракообразных. При описании листоногих раков методически удобно выделять две группы — «мелких» и «крупных» филлопод. К числу «крупных» относятся щитни (Notostraca) и двустворчатые листоногие (Spinicaudata и Laevicaudata), ранее объединявшиеся под названием Conchostraca.

Как и Anostraca, крупные филлоподы приурочены к реликтовым местам обитания, где они не испытывают пресса со стороны крупных хищников, в первую очередь рыб. В большинстве своем это эфемерные (временные), периодически пересыхающие прудики и канавы, пещерные водоемы или озера со щелочной водой. Общим для них является отсутствие рыб, что может быть обусловлено либо ограниченным сроком существования водоема, либо особым химическим составом воды. Жизненный цикл этих ракообразных хорошо приспособлен к часто повторяющемуся чередованию периодов осушения и заполнения водоема водой. Пересыхание водоема они переживают на стадии яйца. Однако наибольший биологический успех сопутствовал маленьким листоногим рачкам — водяным блохам, или Cladocera, которые являются важным компонентом бентосных и планктонных сообществ озер.

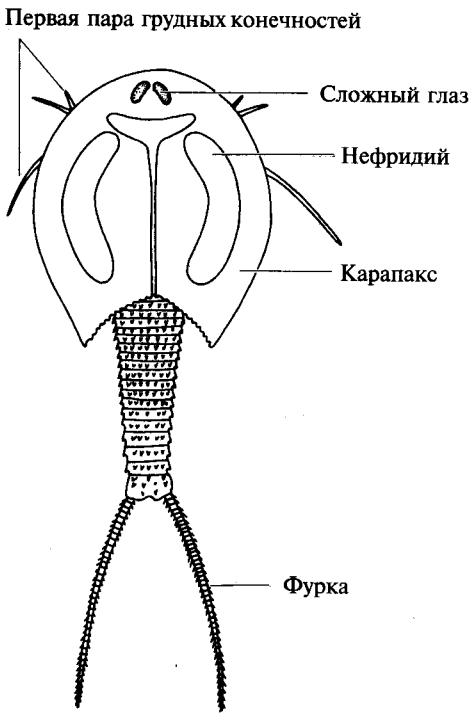


Рис. 19.13. Notostraca. Внешний вид щитня *Triops*, дорсальная поверхность (по *Pennak, 1989*)

Туловищные конечности представлены типичными филлоподиями, имеется хорошо развитый карапакс (рис. 19.13, 19.14, 19.15); у большинства представителей на вентральной поверхности находится пищевой желобок. Развитие крупных филлопод характеризуется наличием стадии науплиуса, в то же время практически всем кладоцерам свойственно прямое развитие. Большинство представителей этой группы обитает в пресных водах и питается взвешенными в воде частицами, хотя встречаются и исключения.

Тело филлопод подразделяется на голову, грудь и недоразвитое брюшко. Антенны I и максиллы II рудиментарны. Количество торакальных и абдоминальных сегментов варьирует у представителей разных таксонов. Филлоподии, обычно несущие краевые щетинки, располагаются только на тораксе; они обеспечивают выполнение нескольких функций: питание,

http://jurassic.ru/

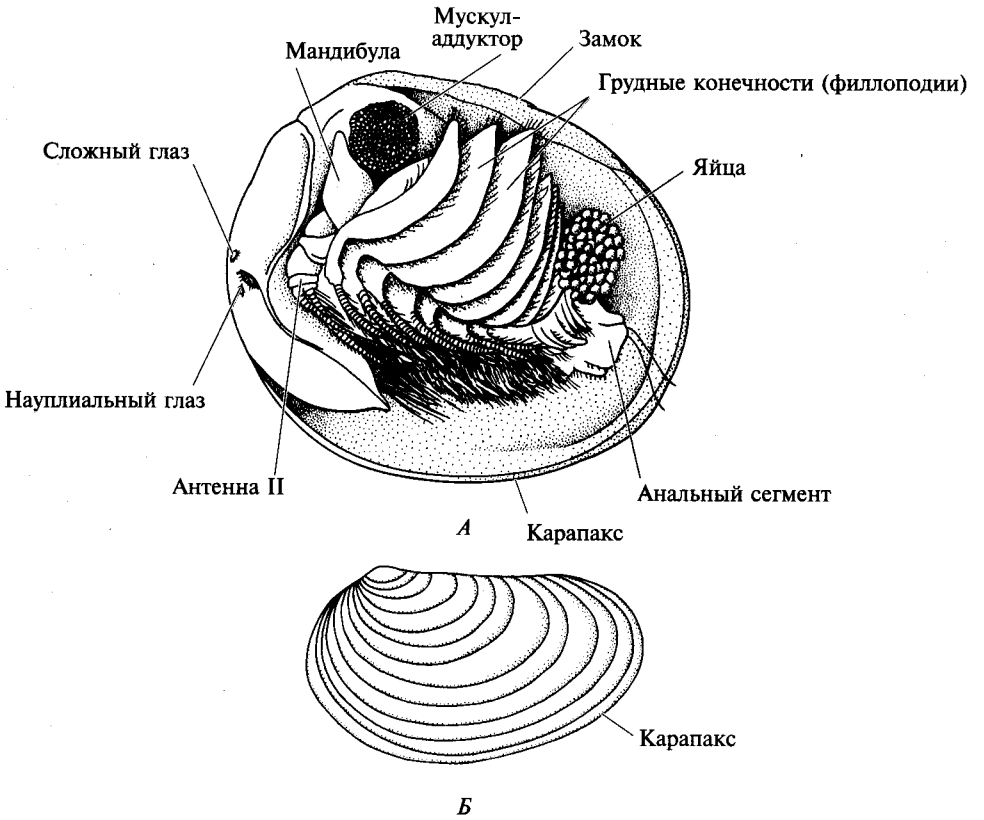


Рис. 19.14. «Conchostraca»:

А — Lynceus gracilicornis (Laevicaudata), вид сбоку, левая створка удалена; *Б* — левая створка карапакса *Cyzicus* (Spinicaudata) (*А* — из *Martin J. W., Felgenhauer B. E. and Abele L. G. 1986. Redescription of the clam shrimp Lynceus gracilicornis from Florida, with notes on its biology. Zool. Scripta. 15*(*3*): *221—232*; *Б* — по *Sars* из *Calman*)

локомоцию (плавание) и газообмен. Брюшко лишено конечностей, на его заднем конце располагается каудальная фурка или ее дериват.

На дорсальной поверхности головы листоногих раков, ближе к ее заднему краю медиально располагается дорсальный орган (солевая железа, шейная железа или нухальный орган). Во взрослом состоянии эту структуру сохраняют не все представители рассматриваемого таксона, однако ее можно обнаружить на некоторых стадиях их развития. У ряда видов дорсальный орган представлен солевой железой, принимающей участие в солевом обмене и осморегуляции, у других его функции остаются неизвестными. У взрослых особей некоторых Ctenopoda, ранее непосредственно включавшихся в отряд Cladocera, он функционирует как орган прикрепления.

Традиционно в составе Branchiopoda выделяли 4 отряда: Anostraca, Notostraca, Conchostraca и Cladocera. В современном варианте системы, более точно отражающем филогенетические отношения между указанными группами ракообразных, Anostraca представляют собой самостоятельную груп-

http://jurassic.ru/

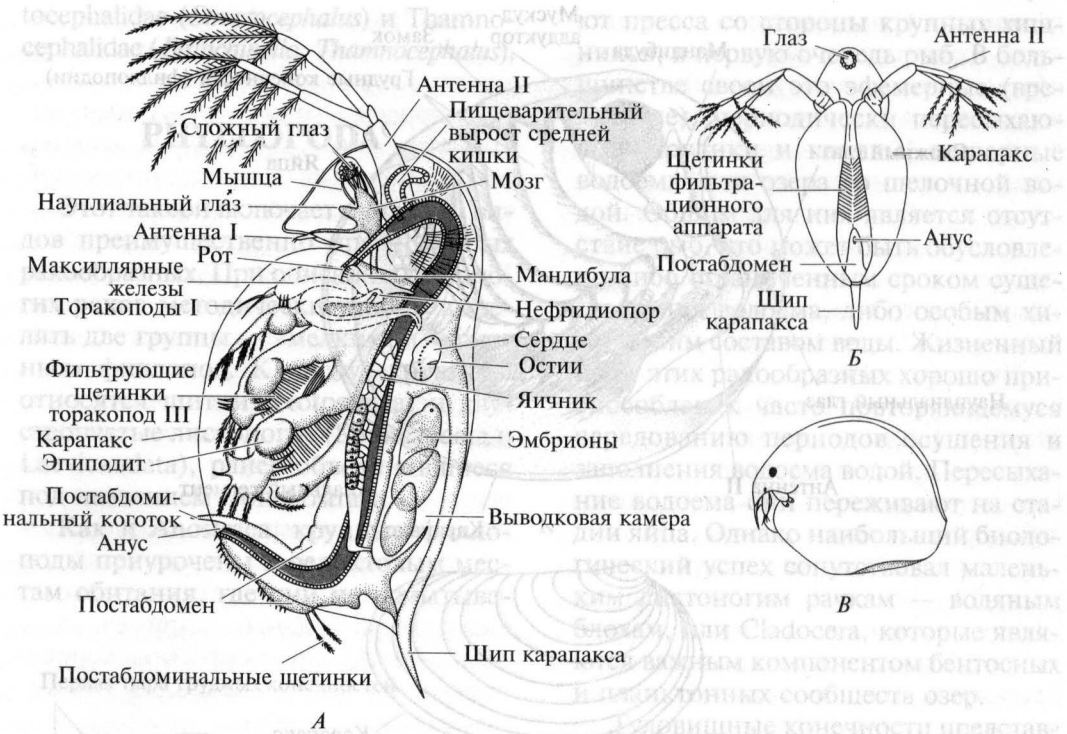


Рис. 19.15. Cladocera:

А — самка *Daphnia pulex* (Anomopoda), вид сбоку; *Б* — внешний вид *Daphnia* с вентральной поверхности; *В* — *Chydorus gibbus* (Anomopoda), обладающий более округлой по сравнению с *Daphnia* формой тела, конечности не показаны (*А* — по *Matthes* из *Kaestner*; *Б* — из *Pennak R. W. 1989. Fresh-Water Invertebtrates from the United States, Protozoa to Mollusca. 3rd edition. Wiley-Interscience, New York. 628 pp.*)

пу, а остальные представители этого таксона объединены в группу Phyllopoda, которая включает восемь отрядов. В ходе ревизии состав группы Notosctraca не претерпел изменений, группу Conchostraca разделили на два новых таксона (отряда) Laevicaudata и Spinicaudata, которые, вероятно, не являются сестринскими. Ветвистоусых рачков (Cladocera) в настоящий момент разделили на четыре самостоятельных таксона (отряда): Anomopoda, Ctenopoda, Onychopoda и Haplopoda, однако их продолжают объединять в таксономическую группировку более высокого ранга под общим названием Cladocera (Cladoceromorpha).

ДВИЖЕНИЕ

Механизм движения отличается у представителей разных таксонов. Кладоцеры плавают, используя мощные антенны II в качестве весел (см. рис. 19.15). Поскольку они обладают только одной парой гребных конечностей, движение имеет прерывистый характер. Рачок висит вертикально в толще воды головой вверх, и направленный вниз взмах антенн также перемещает его вверх. Затем рачок расправляет антенны и медленно опускается вниз, используя их как парашют. Крупные перистые постабдоминальные щетинки, расположенные на задней половине

http://jurassic.ru/

брюшка, играют роль стабилизаторов: если их удалить, то водяная блоха переворачивается вентральной поверхностью кверху.

У крупных филлопод (как и у Anostraca) туловищные конечности являются плавательными и используются для движения, однако у двустворчатых листоногих рачков (Conchostraca) в этом принимают участие и антенны II. Туловищные конечности совершают ритмичные движения, тем самым генерируя постоянно действующую движущую силу. При плавании листоногие раки держатся вентральной стороной кверху. Широкие, плоские, листовидные филлоподии, обрамленные по краям перистыми щетинками, работают как весла с большой площадью поверхности (см. рис. 19.14, *А*). Наличие нескольких пар гребных конечностей придает движению плавный характер.

ПИТАНИЕ

Листоногие раки используют очень разные пищевые ресурсы и соответственно столь же разные способы добывания пищи. Для Notostraca характерны питание падалью и хищничество; Spinicaudata питаются детритом, соскребая органическую пленку с поверхности подводных предметов. Среди них есть и седиментаторы, осаждающие пищевые частицы из толщи воды. Laevicaudata скребут пленку и поглощают детрит. Для Anomopoda и Ctenopoda, относящихся к Cladocera, основными источниками пищи являются взвешенные в воде частицы, органическая пленка микрообрастания и трупы животных, тогда как Onychopoda и Haplopoda — хищники. У всех, за исключением Haplopoda, мандибулы приспособлены для перетирания пищи.

Представители Anomopoda и Ctenopoda, тело которых обычно прикрыто двустворчатым карапаксом, питаются взвешенными в воде объектами, размеры и природа которых варьируют в самых широких пределах: от бактерий до фитопланктона и мелких кусочков детрита. *Daphnia*, например, может питаться исключительно бактериями. Добывают пищу эти листоногие рачки подобно тому, как это делают представители Anostraca, однако существуют и небольшие различия. Прежде всего это иное количество филлоподий, которые к тому же функционируют исключительно как пищедобывающий аппарат и не являются локомоторными. Объем междуножий у них заметно меньше, чем у голых жаброногов, а потоки воды, создаваемые ножками, частично проходят внутри карапакса. Максимальное количество филлоподий — шесть пар, и не все они принимают участие в процессе питания. У рачков из рода *Daphnia*, например, туловищный отдел несет пять пар конечностей, однако первая пара в питании не участвует. Таким образом, в этом процессе задействованы лишь три междуножия.

У Phyllopoda кишечник J-образной формы, ротовое отверстие располагается на переднем конце пищевого желобка и обращено назад. Кишечник устроен еще очень просто и лишен тех признаков вторичной специализации, которые присущи Malacostraca. Передний конец средней кишки часто несет два небольших округлых, слепо замкнутых пищеварительных выроста.

ДЫХАНИЕ, ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ И ЭКСКРЕЦИЯ

У большинства филлопод основная часть газообмена осуществляется, вероятно, через внутреннюю поверх-

http://jurassic.ru/

ность карапакса и, возможно, через покровы филлоподий. Вообще же для дыхания может быть использован любой участок поверхности тела, покрытый тонкой, проницаемой кутикулой. Долгое время считали, что эпиподиты грудных конечностей (см. рис. 19.11, *В*) являются основными органами дыхания, что нашло свое отражение в старом названии таксона: Branchiopoda означает «жаброноги». Однако эти часто встречающиеся у ракообразных структуры отвечают, скорее всего, за активный транспорт ионов и осморегуляцию.

Кровеносная система, как и у других раков, состоит из расположенного дорсально сердца и гемоцеля. У крупных филлопод с хорошо развитым брюшком сердце имеет вид длинной трубки с многочисленными парными остиями. Длина сердца и количество остий положительно коррелируют с длиной тела. Так, например, сердце представителей группы Notostraca снабжено 11 парами остий, Spinicaudata — 4 парами, Laevicaudata — 3. Сердце Cladocera, обладающих относительно коротким телом, имеет вид небольшого округлого мешочка всего лишь с двумя остиями (см. рис. 19.15, *А*).

Аммоний выводится наружу практически через всю поверхность тела, но наиболее интенсивно этот процесс протекает в тех же местах, где через проницаемые участки покровов осуществляется газообмен. Органы выделения взрослых Phyllopoda представлены парой мешковидных нефридиев, которые называются максиллярными железами (см. рис. 19.15, *А*). Они преимущественно обеспечивают осморегуляцию и поддерживают баланс жидкости в организме. У личинок функцию нефридиев выполняют антеннальные железы. Нефридии хорошо развиты у пресноводных представителей и снабжены длинным экскреторным каналом, в котором осуществляется избирательная ресорбция ионов из первичной мочи. У большинства филлопод этот сильно извитой проток залегает в складках карапакса и хорошо просматривается снаружи через покровы (см. рис. 19.13). Часто нефридии называют «раковинными железами», что обусловлено их локализацией в складках или створках карапакса («раковины»). Эпиподиты грудных конечностей, по-видимому, также принимают участие в осморегуляции.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Центральная нервная система включает мозг (супраэзофагальный ганглий), околокишечные коннективы и вентральный нервный «ствол» лестничного типа. Какие-либо проявления концентрации нервной системы отсутствуют: признаков цефализации обнаружить не удается, а два вентральных продольных ствола не сливаются друг с другом по средней линии тела, так что ЦНС имеет вид настоящей брюшной нервной лестницы. Настоящий субэзофагальный ганглий (за исключением представителей рода *Leptodora*) отсутствует, каждая пара конечностей иннервируется от двух соответствующих сегментарных ганглиев. Брюшная нервная лестница филлопод обладает уникальным признаком: в каждом сегменте парные ганглии соединены не одной, а двумя комиссурами.

Науплиальный глаз имеется у большинства филлопод (см. рис. 19.14, *А*; 19.15, *А*). Он образован четырьмя простыми глазками, устроенными по типу пигментных бокалов. Парные латеральные сложные глаза свойственны пре-

http://jurassic.ru/

имущественно крупным филлоподам. У ветвистоусых рачков (Cladocera) они сливаются в один крупный глаз, расположенный медиально (см. рис. 19.15, *А*). Сидячие сложные глаза погружены под поверхность карапакса и окружены слоем эпидермальных клеток. Сложные глаза Cladocera не совсем обычны. К ним снаружи прикрепляются мышцы, которые обеспечивают их подвижность. Сложные глаза позволяют рачкам ориентироваться во время плавания.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Особенности размножения варьируют у разных филлопод. Одни из них раздельнополы, другие же являются гермафродитами[19]. Наряду с амфимиксисом у них широко распространен и партеногенез. У некоторых листоногих самцы встречаются редко, а у ряда видов они вообще не известны. Очень различна у разных видов и продолжительность вынашивания яиц; отличаются у них и структуры, в которых осуществляется вынашивание. Cladocera (рис. 19.15; 19.16) и Conchostraca (см. рис. 19.14, *А*) вынашивают яйца на спинной стороне под карапаксом. Выводковая камера может располагаться под дорсальной частью карапакса (например, у Cladocera) или формироваться за счет филлоподий (например, у Notostraca). У крупных филлопод из яйца выходит науплиус, у мелких (большинство Cladocera) — ювенильная особь, отличающаяся от взрослого организма лишь меньшими размерами.

Гонады обычно представлены двумя трубками, располагающимися по бокам от кишечника. У некоторых видов половые железы непарные. Яйцеводы открываются на дне выводковых

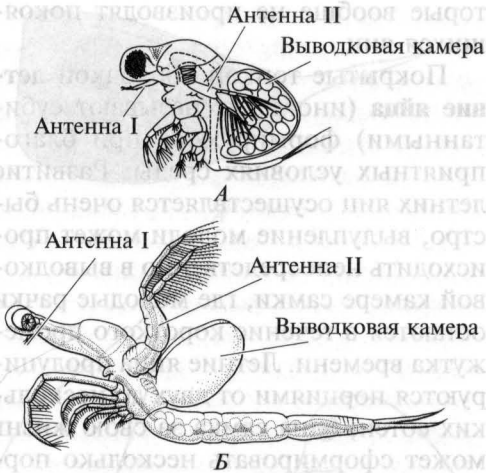


Рис. 19.16. Cladocera:
А — *Polyphemus pediculus* (Onychopoda); *Б* — хищная *Leptodora kindtii* (Haplopoda) (*А* — по *Lilljeborg* из *Pennak*; *Б* — из *Martin J. W. 1992. Branchiopoda. In Harrison F. W. and Humes A. G. (Eds): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 9. Crustacea. Wiley-Liss, New York, pp. 25—224*)

камер. Сперматозоиды амебоидные или жгутиковые; во всех случаях акросома отсутствует, но имеется оболочка ядра. Такая комбинация признаков является уникальной для ракообразных. У Cladocera семяпроводы, берущие начало от семенников, открываются рядом с анальным отверстием на постабдомене, который видоизменен и функционирует как копулятивный орган[20]. У остальных филлопод половые отверстия располагаются на вентральной поверхности и могут быть приурочены к разным сегментам.

У филлопод формируются яйца двух типов — летние и покоящиеся. И те и другие могут быть партеногенетическими или обычными, требующими оплодотворения. Некоторые виды продуцируют только покоящиеся яйца. Ряд листоногих раков откладывает яйца этого типа лишь при ухудшении условий окружающей среды. И наконец, существуют формы, ко-

http://jurassic.ru/

торые вообще не производят покоящихся яиц.

Покрытые тонкой оболочкой **летние яйца** (иногда их называют субитанными) формируются при благоприятных условиях среды. Развитие летних яиц осуществляется очень быстро, вылупление молоди может происходить непосредственно в выводковой камере самки, где молодые рачки остаются в течение короткого промежутка времени. Летние яйца продуцируются порциями от двух до нескольких сотен; одна самка за свою жизнь может сформировать несколько порций яиц. Развитие большинства ветвистоусых рачков прямое, выходу молоди из выводковой камеры способствуют специальные движения самки — она отгибает постабдомен на вентральную сторону. Однако некоторые филлоподы обладают непрямым развитием. Откладываемые самкой яйца либо после очень короткого периода вынашивания опускаются на дно, либо в течение некоторого времени остаются прикрепленными к телу самки и оказываются на дне водоема только после ее смерти. Из таких яиц вылупляются науплиусы.

Способность формировать **зимующие яйца** (диапаузирующие, покоящиеся яйца) можно рассматривать как адаптацию к жизни в эфемерных водоемах или в таких местах обитания, где условия существования периодически становятся неблагоприятными. Толстая оболочка яйца позволяет эмбрионам переживать периоды, когда нормальная жизнедеятельность и метаболизм невозможны. Под яйцевой оболочкой содержание воды в тканях составляет менее 1 %, активность метаболических процессов снижается практически до нуля.

Самые разные внешние факторы (плотность популяции, температура, фотопериод) стимулируют образование покоящихся яиц. Начальные этапы развития, приводящие к формированию эмбриона, могут протекать в покоящихся яйцах еще до начала диапаузы. Это приводит к тому, что после наступления благоприятных условий, которые и прерывают диапаузу, из покоящихся яиц очень скоро начинают вылупляться молодые особи. Сигналом для выхода из диапаузы может послужить изменение концентрации растворенного кислорода, солености, температуры или освещения. Эти сигналы специфичны для каждого конкретного вида и определяются условиями, в которых вид существует.

Жизненный цикл Cladocera включает чередование поколений: партеногенетических и амфимиктического. Последнее представлено самками и самцами. В этом отношении жизненный цикл ветвистоусых рачков напоминает жизненный цикл многих коловраток. Обычно ветвистоусым рачкам свойственно партеногенетическое размножение, и их популяции состоят из последовательно сменяющих друг друга поколений, представленных исключительно самками. Из диплоидных летних яиц, производимых самками, снова вылупляются самки. Каждая из них на протяжении жизни партеногенетически размножается несколько раз, единовременно производя на свет по несколько особей. Развитие прямое и протекает в дорсальной выводковой камере самки. Когда молодь покидает карман, самка линяет и очередная порция яиц поступает в новую выводковую камеру. Выход молоди, линька и последующая откладка новой порции яиц занимают около 5 мин.

Со временем некоторые факторы окружающей среды (по-видимому, изменение фотопериода и температуры воды, а также уменьшение коли-

http://jurassic.ru/

чества пищи, вызываемое увеличением плотности популяции) индуцируют формирование самками гаплоидных яиц, из которых развиваются самцы. Поскольку в популяции присутствуют самцы, происходит спаривание. Теперь самки откладывают оплодотворенные диплоидные покоящиеся яйца. Каждая самка производит только два таких яйца, по одному в каждом яичнике. Яйца помещаются в выводковую камеру, стенки которой преобразуются в защитную капсулу, называемую **эфиппием** (рис. 19.17, *А*). Эфиппий сбрасывается при следующей линьке, иногда он отделяется от остатков экзувия, а иногда остается связанным с ними. Эфиппии плавают, опускаются на дно или прикрепляются к самым разным водным объектам; они выдерживают высыхание, промораживание и даже могут без изменений проходить через кишечник планктотрофных рыб, рыбоядных птиц или млекопитающих. Благодаря наличию защищенных и устойчивых к высыханию покоящихся яиц, Cladocera могут распространяться на большие расстояния животными или просто ветром, могут перезимовывать и переносить летнюю засуху.

Внешнее строение некоторых пресноводных планктонных форм, обитающих в крупных водоемах, достаточно закономерно изменяется. Это явление, связанное с сезонными изменениями внешних условий, получило название **цикломорфоза**. У ряда Cladocera (например, *Daphnia dubia* и *Daphnia retrocurva*) постепенно изменяется форма головы. Весной она компактная и округлая, а к середине лета становится шлемовидной и заостренной (рис. 19.17, *Б*, *В*). В ходе цикломорфоза может также удлиняться хвостовой шип карапакса, а на голове образуются боковые зубцы. В выводковых камерах самок с округлой головой весной или в начале лета можно встретить длинноголовые ювенильные формы.

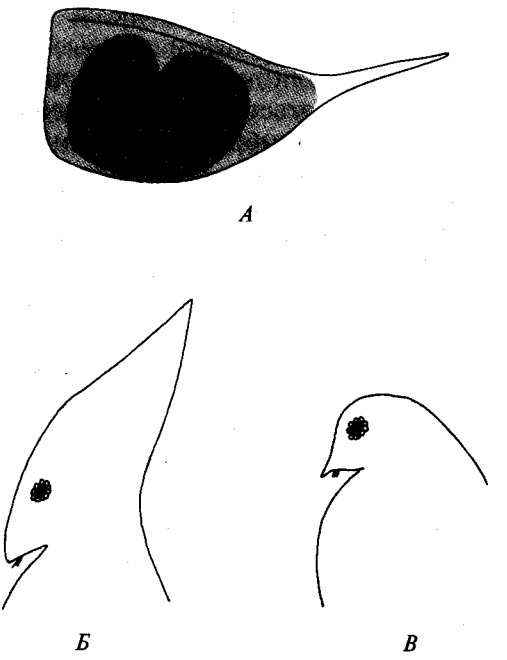


Рис. 19.17. Cladocera:
А — эфиппий *Daphnia pulex*; *Б*, *В* — цикломорфоз *Daphnia*: *Б* — летняя длинноголовая форма, *В* — весенняя и осенняя «круглоголовая» форма (*А* — рисунок по фотографии *Pennak*; *Б*, *В* — из *Pennak R. W. 1989. Fresh-Water Invertebtrates of the Unated States, Protozoa to Mollusca. 3rd edition. Wiley-Interscience, New York. 628 pp.*)

Проявления цикломорфоза встречаются достаточно часто, и существование этого явления не вызывает сомнений. В то же время биологические причины, его вызывающие, до сих пор не ясны. Любой ответ на изменение условий окружающей среды, в том числе и цикломорфоз, может быть объяснен причинами по меньшей мере двоякого рода. Объяснение, лежащее на поверхности, сводится к тому, что причиной, вызывающей ответную реакцию в рассматриваемом случае цикломорфоз, является непосредственное

http://jurassic.ru/

воздействие окружающей среды. Как показали лабораторные и полевые исследования, длинноголовые формы появляются в ответ на возникновение определенной комбинации условий — высокая температура воды, обильная пища, интенсивное перемешивание воды и наличие хищников. Это как раз те условия, которые складываются весной в северных озерах, расположенных в зоне умеренного климата. Однако существует и другая, не столь очевидная, но вполне возможная трактовка природы подобных явлений. На первое место здесь выдвигается биологический смысл возникающих изменений. Последние должны быть выгодны организмам и способствовать их выживанию. В примере с цикломорфозом, по-видимому, можно думать, что появление длинноголовых рачков позволяет избегать нападения хищников. Имеется экспериментальное подтверждение того, что длинноголовые формы в меньшей степени страдают от хищников, нежели рачки с круглой головой.

NOTOSTRACA[O]

Эта группа включает всего 10 видов бентосных ракообразных — щитней, относящихся к родам *Triops* и *Lepidurus*. Щитни обитают в затишных, изолированных пресных водоемах, в фауне которых отсутствуют рыбы. По некоторым признакам Notostraca напоминают представителей таксона Anostraca, однако это чисто внешнее сходство принято рассматривать как результат конвергентного развития этих двух групп. Тело состоит из трех отделов — головы, груди и брюшка и лишено каких-либо признаков вторичного тагмозиса. Огромный, слегка уплощенный и напоминающий щит карапакс покрывает голову, торакс и значительную часть брюшка (см. рис. 19.13). На переднем конце карапакса располагаются сидячие сложные глаза. Мандибулы крупные и способны перетирать пищу.

Количество туловищных сегментов достигает 40, но разделение туловища на грудь и брюшко выражено не очень отчетливо. Передние туловищные сегменты, несущие конечности, образуют грудь. Все сегменты, предшествующие 11-му сегменту, который является половым, несут по одной паре придатков. У щитней отсутствует настоящий цефалоторакс, но первые туловищные конечности сильно видоизменены и заметно отличаются от последующих. Позади генитального сегмента в результате слияния грудных сегментов образуются крупные кольца. Каждое такое кольцо может нести до шести пар конечностей, хотя, по большей части, их все-таки меньше. Рачок, обладающий 40 подобными кольцами[21], обычно имеет до 70 туловищных придатков. Таким образом, подавляющее большинство туловищных конечностей приурочено к этому заднему отделу груди. Округлый в поперечном сечении и лишенный придатков самый задний отдел туловища представляет собой брюшко, заканчивающееся тельсоном. Последний несет каудальную фурку с длинными ветвями.

Щитни распространены повсеместно, длина их тела может достигать 10 см, хотя размеры большинства колеблются в пределах 20—50 мм. Они являются неселективными детритофагами или хищниками, реже седиментаторами. Передние девять пар грудных конечностей (торакопод) используются для сбора частиц детрита со дна, на котором щитни, хотя они и хорошие пловцы, все же проводят большую часть времени. Переход к сбо-

http://jurassic.ru/

ру пищи с поверхности дна рассматривается как вторичное приобретение представителей этого таксона.

Пищеварительный тракт очень слабо специализирован, имеет вид J-образной трубки и снабжен парой коротких слепых пищеварительных выростов, расположенных в области головы. Сердце залегает дорсально в грудном отделе и представляет собой длинную трубку с 11 парами остий. Нервная система представлена брюшной нервной лестницей. Какие-либо признаки цефализации и слияния продольных нервных стволов по средней линии тела отсутствуют. Трубчатые протоки двух максиллярных желез залегают в толще карапакса (см. рис. 19.13). Яйца устойчивы к высыханию. Для некоторых видов высушивание яиц фактически необходимо для их последующего нормального развития. Из яйца вылупляется метанауплиус.

LAEVICAUDATA[O] И SPINICAUDATA[O]

Эти две внешне сходные группы ранее объединяли в общий таксон Conchostraca (двустворчатые листоногие раки). В настоящее время, однако, их больше не рассматривают как единую монофилетическую группу. Тем не менее их до сих пор для краткости называют конхостраками. Описано около 200 современных видов, обладающих крупным двустворчатым карапаксом, который прикрывает все тело (см. рис. 19.14). Внешне эти рачки похожи на маленьких двустворок. В отличие от Notostraca карапакс конхострак сжат с боков и снабжен мощным поперечным мускулом-аддуктором.

Представители рассматриваемых таксонов имеют сидячие сложные глаза. Антенны I рудиментарны, антенны II крупные, двуветвистые, несут щетинки и служат для плавания. Мандибулы крупные и приспособлены для перетирания пищи. Обе пары максилл рудиментарны. Первая и, как правило, вторая пара грудных ножек самцов преобразованы в особые хватательные конечности, которыми они удерживают самок во время спаривания. Остальные конечности туловищного отдела представлены неспециализированными филлоподиями. Все торакальные сегменты несут по одной паре конечностей, на брюшке конечности отсутствуют. Гнатобазы формируют широкий вентральный пищевой желобок. Эпиподиты на филлоподиях обычно называются «жабрами», хотя, скорее всего, они участвуют в осморегуляции.

Laevicaudata[O]**.** На карапаксе отсутствуют концентрические линии роста, он образован двумя обособленными створками, соединяющимися на дорсальной поверхности по средней линии тела. Голова очень крупная, занимает до трети пространства внутри карапакса (см. рис. 19.14, *А*), она сочленена с тораксом и может высовываться в щель между створками. Торакальный отдел короткий, включает 10—12 сегментов. Эти рачки обитают в эфемерных водоемах и являются космополитами. Длина тела до 8 мм. Монотипический таксон: сем. Lynceidae, род *Lynceus*.

Spinicaudata[O]**.** Поскольку левая и правая створки карапакса образованы складками единого щитка, то отчетливое сочление между ними отсутствует. На карапаксе всегда заметны концентрические кольца роста (см. рис. 19.14, *Б*), приуроченные к несбрасываемому наружному слою карапакса, который сохра-

http://jurassic.ru/

няется после каждой линьки. Небольшая голова неподвижно сочленена с туловищем и не может выдвигаться за пределы карапакса. В состав груди входит от 16 до 32 сегментов, каждый из которых несет пару конечностей. Обитатели эфемерных водоемов, в постоянных водоемах встречаются в очень небольших количествах. Длина тела до 18 мм. Группа включает 5 семейств. *Cyzicus*, *Leptesteria*, *Limnadia*.

CLADOCERA[SO]

Этот таксон включает 11 семейств, объединяющих около 600 видов внешне сходных ракообразных микроскопических размеров. Очень часто их называют водяными блохами (см. рис. 19.15; 19.16). В настоящее время группу Cladocera (Cladoceromorpha) подразделяют на 4 новых таксона: Anomopoda, Ctenopoda, Onychopoda и Haplopoda. Кладоцеры обладают карапаксом, который выполняет функции дорсальной выводковой камеры (см. рис. 19.15, *А*). У большинства представителей карапакс крупный, двустворчатый, покрывает туловище, однако у некоторых размеры его не превышают размеров выводковой камеры. Сложные глаза слились, образовав единый подвижный глаз, снабженный собственной мускулатурой. У некоторых форм сохраняется медиально расположенный науплиальный глаз. Антенны II крупные и используются как основной орган движения. Антенны I маленькие.

Туловище короткое, несет 5—6 пар конечностей. У представителей большинства таксонов брюшко заметно редуцировано, участок тела, расположенный непосредственно за грудью, обычно называется постабдоменом. Последний лишен конечностей, хотя на его заднем конце располагается каудальная фурка, заостренные и изогнутые ветви которой похожи на коготки (постабдоминальные коготки), а также пару перистых щетинок (см. рис. 19.15, *А*). На заднем конце постабдомена расположен также анус.

Большинство кладоцер обитает в пресной воде, однако их распространение, в отличие от крупных листоногих раков, не ограничено реликтовыми или временными водоемами. Значительная часть кладоцер — это типичные планктонные или бентосные организмы, широко распространенные в пресных континентальных водоемах, лишь некоторые в качестве среды обитания освоили интерстициаль, очень немногие поселяются во влажных наземных местах обитания (листовой подстилке тропических лесов), а несколько видов входят в состав морского планктона. Cladocera — один из трех таксонов многоклеточных животных (Rotifera, Cladocera, Copepoda), которые доминируют в пресноводном зоопланктоне. Среди кладоцер явно преобладают седиментаторы, и лишь относительно небольшое число видов превратилось в настоящих хищников. Представители этой группы в основном имеют небольшие размеры, их длина обычно не превышает 4—6 мм, хотя размах варьирования значительно больше: 0,25—18 мм. Среди современных Phyllopoda ветвистоусые рачки в эволюционном отношении, несомненно, оказались наиболее успешной группой.

РАЗНООБРАЗИЕ CLADOCERA

Anomopoda[SO]. Туловище короткое, заключено в хорошо развитый, сжатый с боков двустворчатый, не имеющий «замка» карапакс (см. рис. 19.15).

http://jurassic.ru/

Дорсальное и латеральные разрастания головы формируют сплошной головной щит. Короткое туловище образовано несколькими слившимися сегментами. Пять или шесть пар имеют различное строение конечностей; метахрональная волна во время их работы не возникает. Постабдомен подогнут вперед под туловище. Он несет две длинные щетинки и два крупных терминальных придатка, напоминающих коготки. Развитие прямое; молодь очень похожа на взрослых животных, но имеет значительно меньшие размеры. Покоящиеся яйца заключены в эфиппий, представляющий собой производное карапакса. Пресноводные. Группа включает 9 семейств, в том числе Bosminidae, Chydoridae, Daphniidae, Macrothricidae и Moinidae. Большинство широко распространенных ветвистоусых рачков относится к рассматриваемому таксону. *Alona*, *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Daphnia*, *Macrothrix*, *Moina*, *Scapholeberis*.

Ctenopoda[sO]. Напоминают Anomopoda. Короткое туловище заключено в хорошо развитый, сжатый с боков двустворчатый карапакс, у которого отсутствует настоящий «замок». Головной щит отсутствует. Шесть пар имеющих одинаковое строение туловищных конечностей совершают ритмичные движения. Постабдомен несет две длинные щетинки и два крупных терминальных придатка, напоминающих коготки. Развитие прямое. Вылупляющаяся молодь отличается от взрослых животных лишь небольшими размерами. Преимущественно пресноводные организмы; представители одного рода обитают в море. Группа включает семейства Holopediidae и Sididae. *Hoplopedium*, *Sidia*.

Onychopoda[sO]. Внешне заметно отличаются от Anomopoda и Ctenopoda. Голова и туловище укорочены. Карапакс редуцирован и не прикрывает туловища, от него сохраняется лишь дорсальная выводковая камера (см. рис. 19.16, *А*). Развитие прямое. Пресноводные и морские формы; хищники. Туловищные конечности «хватательного» типа, они лучше приспособлены для захватывания и удержания жертвы, нежели для фильтрации. Включает семейства Cercopagidae, Podonidae, Polyphemidae. *Bythotrephes*, *Evadne*, *Podon*, *Polyphemus*.

Haplopoda[sO]. Сильно отличаются от всех остальных ветвистоусых. Голова и тело удлинены (см. рис. 19.16, *Б*). Карапакс у самцов отсутствует, у самок представлен расположенной дорсально выводковой камерой. Представители пресноводного планктона. Тело этих рачков, в отличие от других кладоцер, очень длинное и может достигать 18 мм. Передние конечности грудного отдела хватательного типа, они используются для удержания мелких планктонных организмов. Развитие непрямое, из яйца вылупляется метанауплиус. Монотипический таксон: единственное семейство Leptodoridae включает один вид *Leptodora kindtii*.

ФИЛОГЕНИЯ PHYLLOPODA

В целом для крупных филлопод (Notostraca и Conchostraca) характерны архаичные признаки организации, которые, по-видимому, унаследованы ими от древних предковых форм, воплощавших исходный план строения, свойственный этому таксону. Cladocera представляют собой вторично спе-

http://jurassic.ru/

циализированную группу (рис. 19.18). К числу наиболее архаичных признаков относятся следующие черты организации. 1. Имеется пара сидячих сложных глаз, расположенных около средней линии тела, но не прилегающих друг к другу. Каждый глаз погружен под кутикулу и располагается в эпидермальном глазном мешочке, связанном с внешней средой узкой порой. 2. Науплиальный глаз образован четырьмя глазками, устроенными по типу пигментных бокалов. 3. Туловище подразделяется на торакальный отдел, несущий около 30 пар конечностей, и абдоминальный, лишенный конечностей. 4. Имеется каудальная фурка с короткими крепкими ветвями. 5. Тело относительно крупное, его длина достигает 1—2 см. 6. Примитивные листоногие раки — планктонные формы, использующие торакоподы для от-

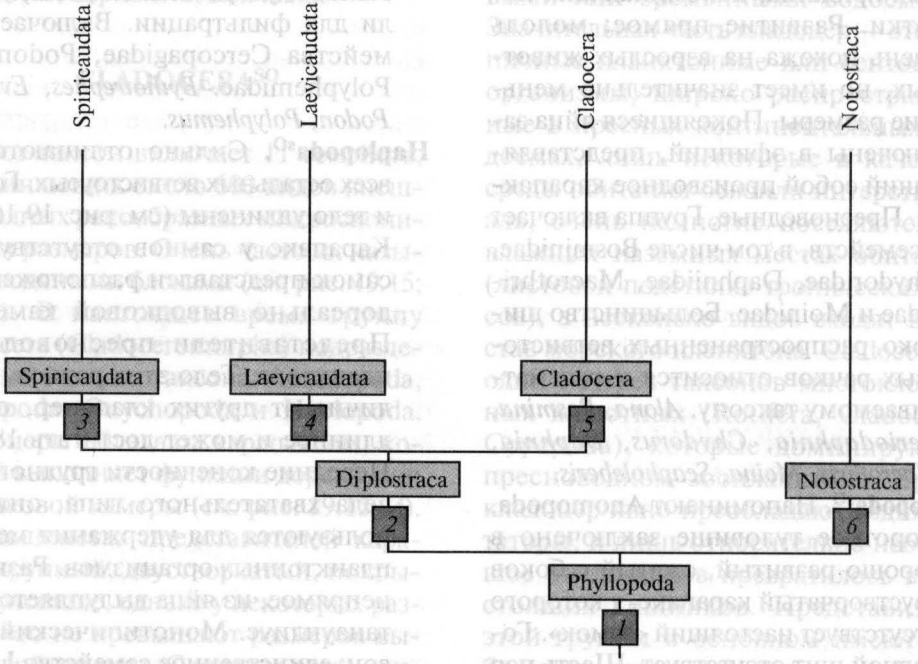


Рис. 19.18. Филогения в пределах Phyllopoda:

1 — **Phyllopoda**: сложный сидячий глаз, заключен в эпидермальный пузырек; предковые формы обладали примерно 30 парами торакопод; *2* — **Diplostraca**: антенны II крупные, двуветвистые, основная их функция — плавание; на карапаксе имеются кольца роста, образующиеся вследствие того, что кутикула на наружной поверхности карапакса не сбрасывается во время линьки; сложные глаза располагаются медиально, но не слиты; брюшко редуцировано, оно короткое, подогнуто на вентральную сторону тела и лишено конечностей; яйца развиваются в дорсальной выводковой камере под карапаксом; ветви фурки имеют вид очень прочных коготков, которые используются для очистки тела; *3* — **Spinicaudata**: у самцов торакоподы I и II хватательные; *4* — **Laevicaudata**: кольца роста на карапаксе отсутствуют, однако имеется хорошо выраженный медиодорсальный замóк; голова крупная, может высовываться из-под карапакса; в состав торакса входит менее 12 сегментов; *5* — **Cladocera**: сложные глаза сливаются по средней линии тела, образуя один медиальный глаз; в жизненном цикле сменяются партеногенетическое и половое поколения; развитие прямое; эфиппий содержит покоящиеся яйца; *6* — **Notostraca**: питаются, подбирая пищу с поверхности грунта; уплощенный щитовидный карапакс лишен мускула-аддуктора; антенны II редуцированы; торакоподы I несут по три тонких антенновидных придатка, выполняющих сенсорную функцию; ветви фурки очень длинные и тонкие (из *Ax P. 2000. Multicellular Animals, II. Springer Verlag, Berlin*)

http://jurassic.ru/

фильтровывания пищи. Щитни приобрели признаки вторичной специализации, что было обусловлено переходом к существованию в составе бентоса. Они являются хищниками или собирают органические частицы с поверхности грунта.

У представителей Conchostraca и Cladocera отход от исходного плана строения выражается в приобретении крупного карапакса, сжатого в латеральном направлении. Он состоит из двух створок и покрывает большую часть тела рачка. Торакс может быть большим или, напротив, маленьким. Брюшко же всегда рудиментарно, подвернуто под туловище и заканчивается фуркой. Ветви фурки короткие, основная их функция — удаление мусора из-под карапакса и очистка грудных конечностей.

У продвинутых Cladocera сложные глаза объединяются в один медиальный глаз, заключенный в мешковидное впячивание покровов, которое изолировано от окружающей среды. Число торакопод заметно уменьшается (5—6 пар); длина тела у большинства представителей не превышает 4—6 мм.

Филогенетическая система Phyllopoda

- Phyllopoda
  - Diplostraca
    - Spinicaudata
    - Laevicaudata
    - Cladocera
      - Anomopoda
      - Ctenopoda
      - Onychopoda
      - Haplopoda
  - Notostraca

MALACOSTRACA[C]

На долю обширного и процветающего таксона Malacostraca, объединяющего около 23000 современных видов, приходится более половины общего видового разнообразия ракообразных. Эта группа включает наряду с крупными, хорошо известными ракообразными, такими, как крабы, омары, речные раки и креветки, множество мелких, но важных с экологической точки зрения видов. В отличие от других таксонов ракообразных для Malacostraca, за редкими исключениями, характерен постоянный тип тагмозиса.

Как и у всех ракообразных, в состав головы входят 5 сегментов; грудь всегда образована 8 сегментами; брюшко почти всегда включает 6 сегментов и тельсон (рис. 19.19), всего 19 сегментов. Исходно в состав брюшка раков входили семь сегментов и, хотя эта особенность сохраняется у представителей более примитивных групп, таких, как Mysidacea и Euphausiacea, у большинства представителей рассматриваемого таксона произошло слияние двух сегментов, в результате чего их абдомен содержит только 6 сегментов. Высшие раки также отличаются от остальных крупных таксонов ракообразных (за исключением Remipedia) наличием конечностей на сегментах брюшка. Карапакс у них может присутствовать или отсутствовать; если карапакс присутствует, то длина его варьирует у разных представителей. Антенны I двуветвистые. Экзоподит антенн II уплощен и представляет собой чешуевидную пластинку, или скафоцерит.

Исходно все грудные конечности имеют одинаковое строение. Из двух ветвей, входящих в состав каждой конечности, сильнее развит эндоподит (рис. 19.20). Эндоподиты используются для ползания или собирания пищи. В процессе эволюции переоподы утратили экзоподит и стали одноветви-

http://jurassic.ru/

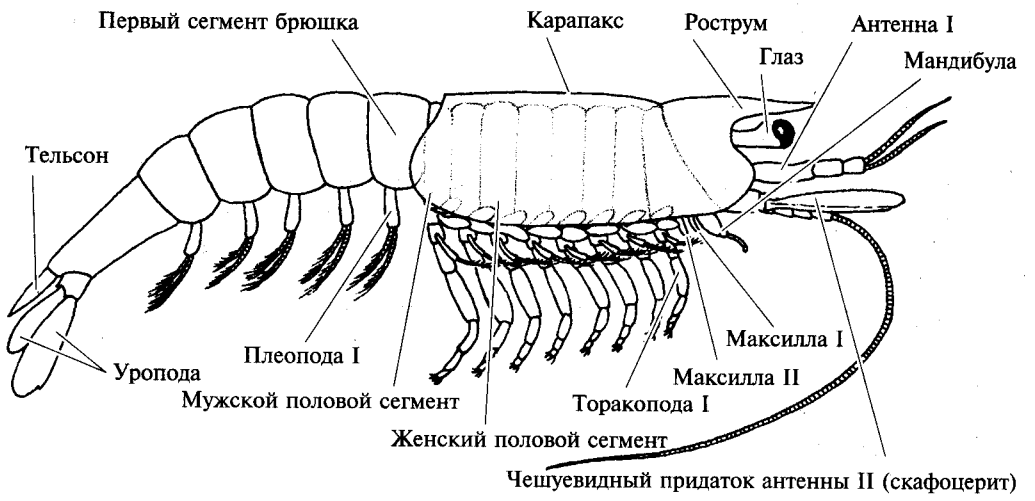


Рис. 19.19. Malacostraca. Схема строения высших раков, вид сбоку.

В приведенном варианте все восемь грудных сегментов сохраняют самостоятельность и не слиты с головой, цефалоторакс и ногочелюсти отсутствуют. Карапакс покрывает весь торакс, грудные конечности двуветвистые (по *Calman*)

стыми. Типичный эндоподит высших раков состоит из семи члеников[22], располагающихся по направлению к дистальному концу в следующем порядке: коксы, базиподита, ишиоподита, мероподита, карпоподита, проподита и дактилоподита (рис. 19.20). У большинства Malacostraca один, два или три

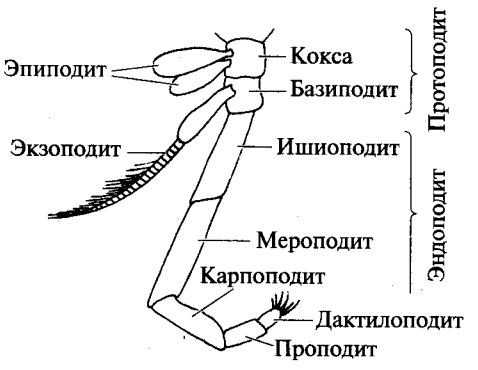


Рис. 19.20. Malacostraca. Схема строения двуветвистой грудной конечности.

Эндоподит устроен по типу стеноподии (по *Calman*)

грудных сегмента сливаются с головой и формируют цефалоторакс (см. рис. 19.1). Их придатки разворачиваются в сторону переднего конца тела и преобразуются в максиллопеды (ногочелюсти). Последние дополнительно входят в состав ротового аппарата и принимают участие в процессе питания.

Обычно первые пять пар брюшных конечностей имеют сходное строение и представляют собой двуветвистые плавательные ножки, или плеоподы (см. рис. 19.19). Последние используются для плавания, рытья в грунте, создания вентиляционных токов воды. Они могут участвовать в подгонке пищи, вынашивании яиц и дыхании. У самцов одна или две первые пары плеопод часто видоизменены в гоноподы, служащие для непрямого переноса спермы самке. У большинства Malacostraca шестая пара брюшных конечностей преобразована в уроподы, состоящие из протоподита и двух уплощенных веслообразных ветвей

http://jurassic.ru/

(см. рис. 19.19). Уроподы совместно с плоским тельсоном образуют **хвостовой плавник**. При резком подгибании брюшка с расправленным «плавником» животное толчками перемещается задним концом вперед. Такой способ движения, осуществляемый за счет работы мощных мышц брюшка, характерен для речных раков, омаров и креветок.

Передняя кишка обычно подразделяется на пищевод и сложно устроенный двухкамерный желудок, или провентрикулус. В его переднем отделе залегают перетирающие зубы «желудочной мельницы», в заднем отделе — гребни из фильтрующих щетинок и так называемый пресс. В желудке происходит почти полное перетирание пищи и начинается ее переваривание. Растворенные вещества и самые мелкие частицы, образующиеся в результате начального этапа пищеварения, транспортируются в крупные пищеварительные железы, в которых завершается их переваривание и происходит всасывание.

Половые отверстия у самок всегда располагаются на шестом грудном сегменте, у самцов — на восьмом. Стадию науплиуса развивающийся организм обычно проходит под защитой яйцевых оболочек. Из яиц вылупляются личинки на более поздних стадиях онтогенза. Науплиальный глаз состоит из четырех простых глазков, устроенных по типу пигментного бокала.

В состав Malacostraca принято включать семь крупных таксонов: Leptostraca, Stomatopoda, Decapoda, Syncarida, Euphausiacea, Pancarida и Peracarida. На долю Decapoda и Peracarida, играющих важную роль в самых раз-

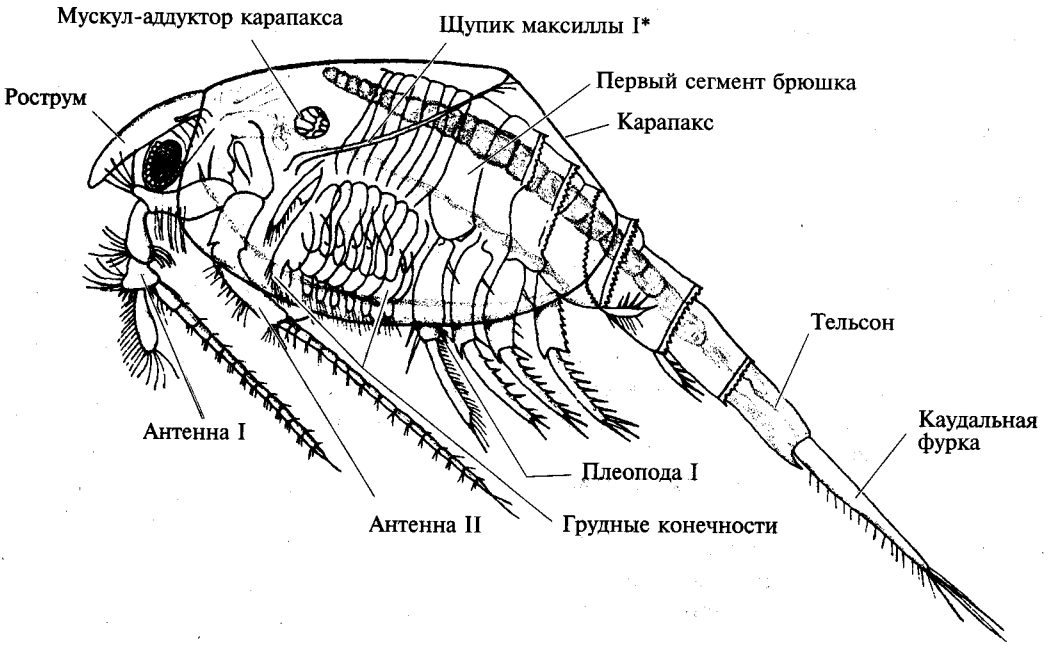


Рис. 19.21. Leptostraca. Внешний вид самки *Nebalia bipes* (по *Claus* из *Calman*).

* По некоторым данным, длинные щупики, расположенные на максиллах I, используются для очистки жаберных придатков торакопод. *Примеч. ред.*

http://jurassic.ru/

ных экосистемах, приходится около половины всего видового разнообразия ракообразных.

LEPTOSTRACA[O]

Лептостраки, или филлокариды[23], — мелкие бентосные морские высшие раки. Выглядят они как очень маленькие креветки, заключенные в огромный карапакс (рис. 19.21). Известно около 20 видов, встречающихся повсеместно. Длина их тела варьирует от 10 до 40 мм. За исключением отдельных планктонных видов, все представители этой группы — бентосные животные, которых можно обнаружить от литорали до больших глубин. Виды рода *Nebalia* обитают в иле и зарослях водорослей на обоих побережьях Северной Америки.

Тонкопанцирные раки представляют особый интерес для понимания эволюции Malacostraca, поскольку и особенности их строения, и палеонтологические данные позволяют рассматривать эту группу как самых примитивных представителей высших раков. Наиболее ранние находки Malacostraca датируются кембрием и представлены именно Leptostraca. Можно предполагать, что тонкопанцирные раки более всего похожи на первых представителей высших раков и, вероятно, наиболее близки к предковым формам ракообразных.

Тело состоит из головы, груди и брюшка. Какие-либо признаки формирования головогруди и переона отсутствуют. Голова несет пару сложных стебельчатых глаз. Грудные сегменты не сливаются с головой, специализированные максиллопеды отсутствуют; все восемь пар торакопод имеют одинаковое строение и представляют собой двуветвистые филлоподии. Карапакс разделен на два отдела: небольшой, расположенный впереди рострума, подвижно сочленен с более крупным, расположенным сзади собственно карапаксом (рис. 19.21). Последний состоит из двух створок и покрывает весь торакс и большую часть абдомена. На дорсальной поверхности карапакс перегнут в продольном направлении по средней линии тела, и образуемые им левая и правая створки соединены мускулом-аддуктором; сокращение мускула сближает створки. Специализированный замóк отсутствует, створки карапакса приоткрываются за счет действия сил упругости при расслаблении аддуктора. Карапакс не сливается с грудными сегментами.

Сегментарный состав брюшка представляет особый интерес, поскольку эту тагму образуют не шесть, как обычно, а семь сегментов (см. рис. 19.21). Первые шесть сегментов брюшка несут плеоподы, из них первые четыре пары представлены крупными двуветвистыми плавательными конечностями. Ножки следующих двух сегментов маленькие, одноветвистые, и ни одна из них не преобразована в уроподы. Крупный тельсон, который сзади причленен к седьмому брюшному сегменту[24], несет терминально расположенное анальное отверстие и длинную каудальную фурку.

Тонкопанцирные раки используют разные способы добывания пищи. Среди них есть и детритофаги, собирающие пищу с поверхности грунта, и хищники. Однако большинство представителей рассматриваемого таксона обитает на мелководье и питается взвешенными в воде частицами. Рачки одного из планктонных видов питаются яйцами других представителей зоопланктона. Кишечник J-образный, ротовое отверстие обращено назад. Передняя кишка подразделяется на

http://jurassic.ru/

пищевод и желудок, длинная средняя кишка несет слепозамкнутые пищеварительные железы. Задняя кишка представлена коротким ректумом.

Для дыхания используются грудные конечности и пронизанный сосудами карапакс, через поверхность которых и осуществляется газообмен. Пространство под карапаксом представляет собой жаберную полость, которая у самок функционирует еще и как выводковая камера. Торакоподы создают ток воды, обеспечивающий газообмен. Четыре первых пары плеопод являются плавательными конечностями. Парные мешковидные нефридии находятся в антеннальных и максиллярных сегментах[25]. Расположенное дорсально сердце имеет вид длинной трубки с семью парами остий. Цефализация нервной системы выражена слабо, хотя небольшой подглоточный ганглий все же имеется. Нервный ствол представляет собой цепочку, включающую 17 сегментарных ганглиев. У самцов гонопоры располагаются на концах двух пенисов. Из яиц вылупляются ювенильные рачки[26]; для них характерен неполный набор брюшных конечностей. Молодь некоторое время остается в выводковой камере под карапаксом.

В состав таксона входят три семейства, включающие семь родов, в том числе *Nebalia*, *Nebaliella* и *Paranebella*.

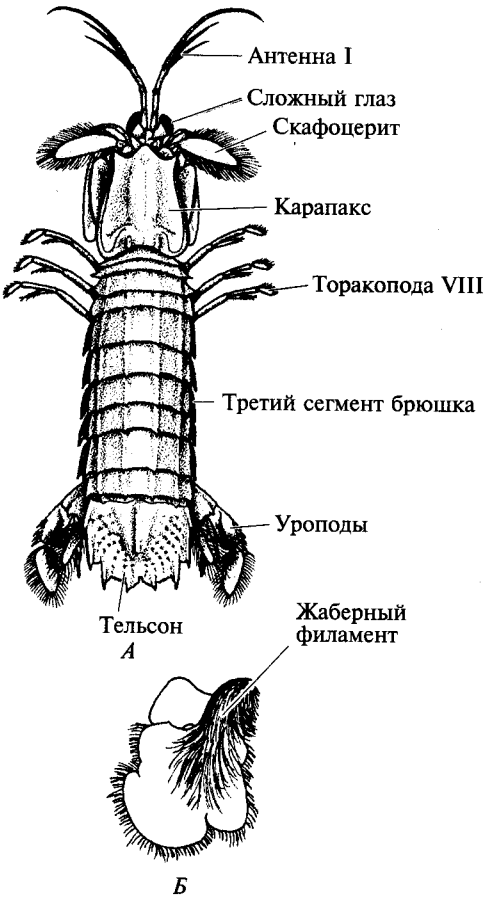


Рис. 19.22. Stomatopoda. Рак-богомол *Squilla empusa*:

А — вид со спинной стороны; *Б* — плеопода II и жабры (*Б* — по *Calman*)

STOMATOPODA[O]

Около 300 видов морских ракообразных, объединяемых в таксон Stomatopoda, или ротоногие раки, часто еще называются раками-богомолами. Все ротоногие — высокоспециализированные хищники, питающиеся рыбами, крабами, креветками и моллюсками. Многие характерные особенности их организации обусловлены способом добывания пищи, в основе которого лежит схватывание добычи. Сплющенное в дорсовентральном направлении тело подразделяется на голову, торакс и абдомен, цефалоторакс отсутствует. Голова несет пару крупных сложных стебельчатых глаз и одиночный медиально расположенный науплиальный глаз. Антенны I ротоногих в отличие от большинства ракообразных трехветвистые: они несут три жгутовидных придатка (рис. 19.22)[27]. Антенны II состоят из основания,

http://jurassic.ru/

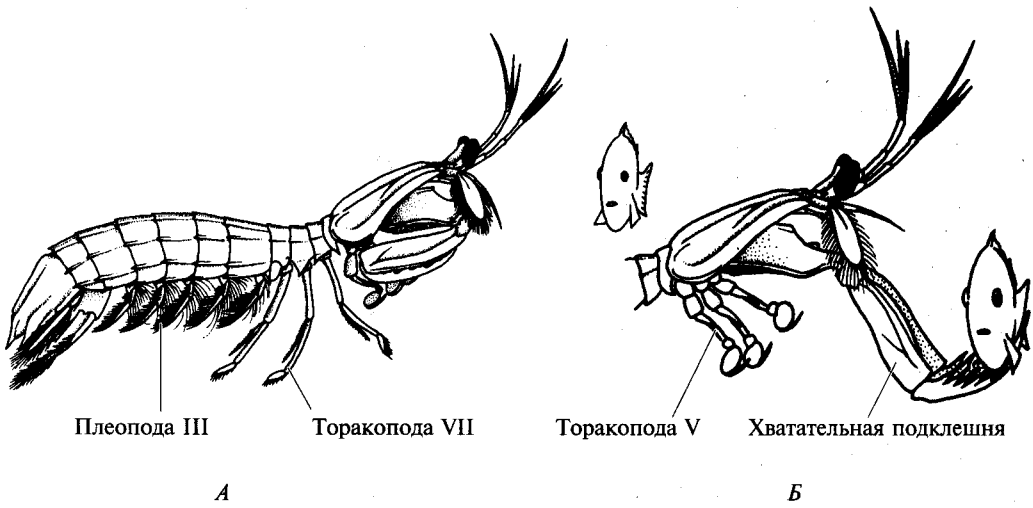


Рис. 19.23. Stomatopoda. Ловля добычи раком-богомолом.
Торакоподы II резко выбрасываются вперед (*А*), и острые шипы на терминальном членике конечности вонзаются в тело жертвы (*Б*)

жгутовидного придатка и крупной антеннальной чешуи[28]. Располагающийся дорсально щитовидный карапакс (рис. 19.22) покрывает голову и четыре первых грудных сегмента. Медиально расположенный рострум подвижно причленяется к переднему краю карапакса и прикрывает основание глазных стебельков.

Каждый из восьми торакальных сегментов несет по две конечности. Первая пара торакопод (I), длинная и узкая, используется для очистки тела (груминга). Вторая пара торакопод снабжена подклешнями, великолепно приспособленными для надежного захватывания добычи (рис. 19.23). Внутренний край дистального членика подклешни либо несет длинные шипы, либо имеет форму лезвия ножа. Для захвата добычи или для защиты подклешни быстро выбрасываются вперед. Третья, четвертая и пятая пары торакопод тоже несут подклешни, однако сильно уступают конечностям второй пары по размерам[29]. Грудные конечности шестого — восьмого сегментов — это сравнительно слабо специализированные ходные ноги.

Мускулистое, хорошо развитое брюшко несет 5 пар двуветвистых плеопод, снабженных филаментозными жабрами (см. рис. 19.22). Брюшные жабры в целом не характерны для ракообразных и встречаются еще только у Isopoda, или равноногих раков. Шестой брюшной сегмент несет две уроподы и крупный тельсон, которые вместе образуют хвостовой плавник.

Ротовое отверстие непосредственно ведет в крупный желудок, заполняющий собой почти всю переднюю часть цефалоторакса[30]. Пищеварительные железы занимают практически весь объем тела и заходят даже в тельсон. Сердце снабжено 13 парами остий и имеет вид трубки, которая тянется вдоль всего тела. В состав кровеносной системы входят хорошо развитые артерии и капилляры. Выделительная система взрослых особей представлена парой максиллярных желез. Нервная

http://jurassic.ru/

система включает характерный для ракообразных головной мозг, состоящий из трех отделов, очень длинные околокишечные коннективы и субэзофагальный ганглий. В составе последнего объединяются собственно ганглий головной тагмы и ганглии пяти первых торакальных сегментов. Остальные конечности иннервируются соответствующими сегментарными ганглиями брюшного нервного ствола. По сравнению с другими ракообразными раки-богомолы обладают самыми совершенными сложными глазами. С их помощью раки способны не только распознавать движущиеся объекты, но и оценивать глубину. Антенны являются важными органами хеморецепции, с помощью которых раки могут обнаружить добычу на небольшом расстоянии.

По ходу яйцеводов располагаются семяприемники. В семяпроводах из спермы формируются специальные шнуры, а не настоящие сперматофоры. Некоторые ротоногие образуют пары на всю жизнь и совместно обитают в одной норе или убежище. Другие же объединяются в пары только на период размножения. Самка откладывает до 50000 яиц, которые в виде сферической массы удерживаются вместе особым клейким секретом. Из яйца вылупляется зоэа[31]. Продолжительность жизни планктонных личинок может достигать 3 месяцев.

Длина тела ротоногих раков варьирует от 5 до 36 см. Большинство представителей этой группы обитают в тропиках, однако *Squilla empusa*, достигающий в длину 18 см, является обычным видом на североамериканском побережье Атлантики и часто попадают в креветочные тралы. Многие Stomatopoda имеют яркую окраску — зеленую, голубую или красную с разноцветными пятнами. Для некоторых видов характерен определенный рисунок, в том числе и в виде чередующихся полос.

Многие ротоногие раки живут в скальных или коралловых гротах или в норах, которые они сами роют на дне. *Squilla empusa* поселяется в U-образных норах, вырываемых в мягких грунтах, однако зиму эти раки могут проводить в вертикальных норах глубиной до 4 м. Некоторые виды вселяются в норы, вырытые другими животными. Короткий карапакс, по-видимому, обеспечивает телу необходимую гибкость: она позволяет раку разворачиваться в норке и вообще совершать разнообразные маневры.

В отличие от остальных ракообразных раки-богомолы не являются ни падальщиками, ни всеядными животными. Это, скорее, хищники, которым необходима живая добыча. Одни из них покидают свои норы во время охоты, другие затаиваются у входного отверстия норы и хватают оказавшуюся рядом жертву. Раки-богомолы пронзают добычу, разрезают или разбивают ее, используя для этого крупные мощные подклешни. Многие защищают свои норы и занимаемую ими территорию от проникновения других ротоногих; для ряда видов, заселяющих гроты и расщелины в рифах и скоплениях обломков кораллов, характерно сложное социальное поведение.

В состав таксона входят 13 современных семейств, в том числе Gonodactylidae (*Gonodactylus*), Lysiosquillidae (*Lysiosquilla*) и Squillidae (*Squilla*).

DECAPODA[O]

К этому таксону относятся креветки, речные раки, омары, крабы — словом, широко распространенные и

http://jurassic.ru/

наиболее известные ракообразные. Большинство десятиногих раков — крупные организмы, многие из них съедобны и являются важными промысловыми объектами. Приблизительно 10000 видов, включаемых в состав Decapoda, составляют одну четверть всех известных видов ракообразных. Поскольку десятиногие в большинстве своем имеют крупные размеры и характеризуются высокой численностью, их роль в экосистемах может быть очень значительной. Велико и их экономическое значение. По сравнению с остальными ракообразными десятиногие раки изучены наиболее полно и детально. Многие из них — морские бентосные организмы, однако речные раки, а также некоторые креветки и крабы заселили пресные воды. Несколько видов крабов ведет наземный образ жизни. Среди Decapoda встречаются и планктонные формы.

На переднем конце головы часто располагается неподвижный рострум (см. рис. 19.1). Обе пары антенн двуветвистые. Экзоподиты антенн II представлены плоскими антеннальными чешуями, с помощью которых раки определяют направление водного потока. В основаниях антенн II располагаются статоцисты и нефридиопоры. Сложные глаза стебельчатые.

Три первых грудных сегмента вместе с головой объединены в цефалоторакс. Конечности этих трех торакальных сегментов преобразуются в ногочелюсти (максиллопеды), которые функционально входят в состав ротового аппарата. Остальные 5 пар грудных конечностей — это переоподы. Их количество и определило название таксона — Decapoda, или десятиногие раки. Первая пара переопод часто крупнее остальных и представляет собой **хелипеды**, снабженные хватательными клешнями (см. рис. 19.30, *А*). В этом случае два последних членика конечности преобразуются в противопоставленные друг другу «пальцы», один из которых подвижен и при смыкании клешни плотно прижимается к неподвижному «пальцу». Остальные переоподы представляют собой типичные стеноподии, выполняющие функции ходных ног (см. рис. 19.31). Некоторые из них заканчиваются небольшими клешнями. Переоподы десятиногих раков обычно одноветвистые, так как в их составе отсутствует экзоподит. Эпиподит имеется и преобразован в жабру.

Карапакс с дорсальной стороны сливается со всеми восемью грудными сегментами. При этом, однако, пять последних сегментов груди не объединяются с цефалотораксом, несмотря на то что карапакс (см. рис. 19.1) прикрывает их сверху и срастается с ними. Боковые, свисающие сверху участки карапакса прикрывают жабры, которые оказываются расположенными в боковых жаберных камерах (см. рис. 19.3, *А*; 19.36). За тораксом располагается абдомен, или плеон.

РАЗНООБРАЗИЕ DECAPODA

Основное направление эволюции Decapoda — превращение удлиненного тела предковых форм, хорошо приспособленного к плаванию и внешне напоминающего тело креветок, в укороченное, сплющенное туловище крабов, адаптированное к ползанию. В основу современной классификации десятиногих положены признаки, отражающие разные эволюционные этапы этой трансформации. В целом существующая система достаточно сложна и для учебных целей большая часть ее деталей может быть опущена. Существуют три основные варианта фор-

http://jurassic.ru/

мы тела, присущие разным Decapoda (рис. 19.24): омароподобный (Astacidea, Thalassinidea, Palinura, рис. 19.25), креветкоподобный (Penaeidea, Stenopodidea, Caridea, рис. 19.26) и крабовидный (Anomura, Brachyura, см. рис. 19.30)[32].

КРЕВЕТКОПОДОБНЫЕ ДЕСЯТИНОГИЕ РАКИ

Тело креветок практически цилиндрическое или сплющено с боков, мускулистое брюшко хорошо развито (рис. 19.26, *А*). Цефалоторакс часто несет килевидный зубчатый рострум. Конечности обычно узкие, клешни у одних видов имеются, тогда как у других отсутствуют. Экзоскелет обычно тонкий, гибкий, необызвествленный. Для плавания используются главным образом крупные и сильно опушенные плеоподы. Быстрое движение толчками задним концом вперед осуществляется за счет резкого подгибания на вентральную сторону тела брюшка, несущего хвостовой плавник.

Многие креветки ведут придонный образ жизни, передвигаясь по субстрату с помощью переопод. Хотя они и могут плавать, используя плеоподы, это происходит достаточно редко. Они обитают среди водорослей и зарослей зостеры, под камнями и пустыми раковинами моллюсков, в расщелинах кораллов и камней. Некоторые, включая многих Penaeidea и песчаных креветок (*Crangon*), обитают на мелководьях и приурочены к мягким грунтам. Они зарываются в грунт с помощью плеопод, способных совершать быстрые ударные движения. Ритм активности этих животных может быть скоординирован с суточными изменениями освещенности или приливно-отливным циклом. Съедобная «розовая креветка» *Penaeus duorarum*, обитающая на восточном побережье США,

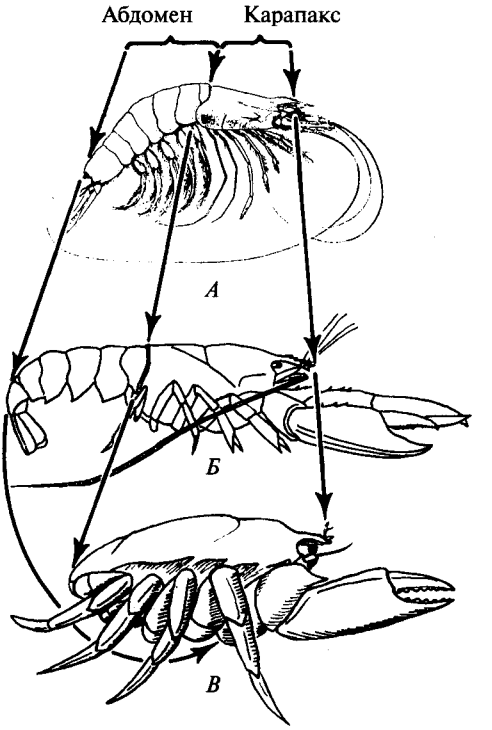


Рис. 19.24. Decapoda.

Относительные размеры карапакса и абдомена у креветок (*А*), омаров (*Б*) и крабов (*В*). Схема отражает эволюционные преобразования формы тела у крабов (из *Glaessner M.F. 1969. Decapoda. In Moore R.C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. R. Artropoda 4. Vol. 2. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence. P. 401*)

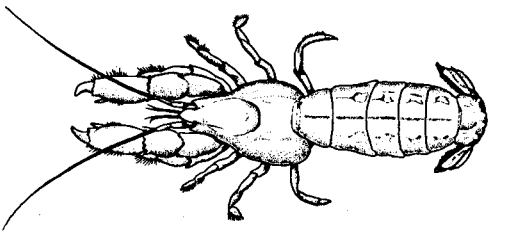
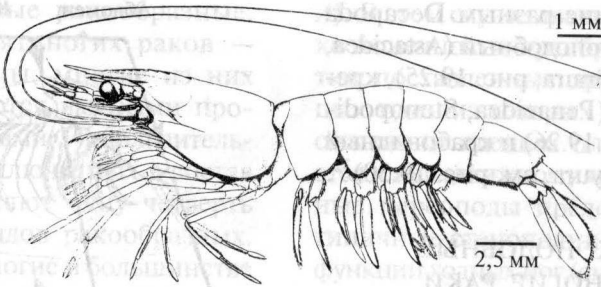


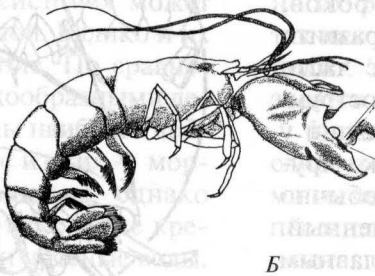
Рис. 19.25. Decapoda.

Внешний вид *Upogebia affinis*, ведущей роющий образ жизни. Обитает на юго-восточном побережье США (из *Ruppert E.E., and Fox R.S. 1988. Seashore Animanls of the Southeast. University of South Carolina Press, Columbia*)

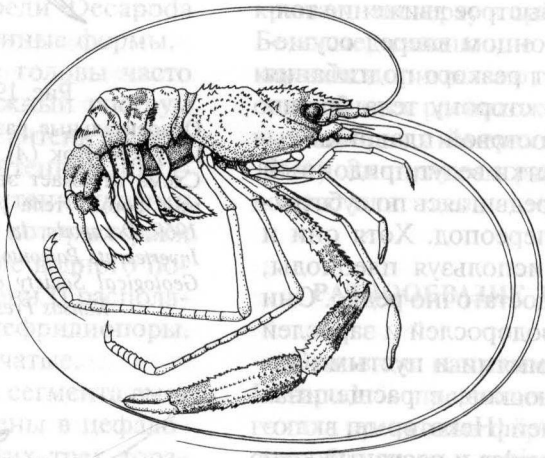
http://jurassic.ru/



А



Б



В

Рис. 19.26. Decapoda. Внешний вид креветок, относящихся к таксонам высокого ранга (инфраотрядам):

А — Penaeus setiferus (Penaeidea), «*белая креветка*» — важный промысловый объект, распространенный вдоль восточного побережья США; *Б — Alpheus* (Caridea), креветка-щелкун; *В — Stenopus hispidus* (Stenopodidea), полосатая коралловая креветка, или креветка-чистильщик, встречающаяся преимущественно на коралловых рифах (*А* — из *Williams A.B. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. U. S. Fishery Bull. 65(1): 1—298*; *Б* — по *Schmitt* из *Bruce A.J. 1976. Shrimps and prawns of coral reefs, with special references to commensalism. In Jones O.A., and Endean R. (Eds.): Biology and Geology of Coral Reefs. Vol. III: Biology 2. Academic Press, New York. 49*; *В* — по *Limbaugh et al.* из *Williams A.B. 1984. Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 550 pp.*)

http://jurassic.ru/

в течение дня неподвижно лежит на поверхности грунта или закапывается в него, ночью же проявляет высокую двигательную активность. *Penaeus* и представители других родственных таксонов — наиболее важные в коммерческом отношении промысловые виды креветок. В США хозяйства по отлову креветок располагаются преимущественно вдоль юго-восточного Атлантического побережья и в Мексиканском заливе. Penaeidea — наиболее примитивные из ныне живущих Decapoda.

Креветки-щелкуны (Alpheidae; *Alpheus*, *Synalpheus*) образуют весьма обычное и широко распространенное семейство. Представители этого таксона обитают в водоносной системе губок или под раковинами моллюсков, в расщелинах камней и между обломками кораллов. Иногда они строят себе убежища или роют норы. Длина тела этих креветок варьирует от 3 до 6 см; одна клешня сильно увеличена (см. рис. 19.26, *Б*). На основании подвижного пальца располагается крупный округлый вырост, которому соответствует углубление на неподвижном пальце. Отведенный в сторону подвижный палец клешни временно блокируется, как взведенный курок охотничьего ружья. Это достигается благодаря тому, что при таком положении два специализированных «диска», один из которых располагается на подвижном, а второй — на неподвижном пальце, оказываются в тесном контакте друг с другом. Сила сцепления между контактирующими дисками такова, что удерживает пальцы в разведенном состоянии, пока усилие, развиваемое сокращающейся мышцей, не окажется больше. Когда сила, генерируемая мышцей, превысит силу сцепления дисков, пальцы резко сводятся. В момент отрыва дисков друг от друга в непосредственной близости от них возникает зона разрежения. Мгновенное заполнение этой «пустоты», по-видимому, и сопровождается «щелкающим» звуком. Хотя некоторые виды используют описанный выше механизм при нападении на жертву (разламывают с его помощью раковины мелких двустворок или оглушают рыбу), он также может быть задействован во время ритуальных турниров или при угрозе нападения как элемент демонстрационного поведения. С его помощью, возможно, поддерживается более или менее равномерное распределение животных на территории, занимаемой популяцией.

Многие креветки из разных таксонов, которых часто объединяют под общим названием «чистильщики», удаляют эктопаразитов и другие нежелательные частицы с поверхности тела некоторых рифовых рыб (см. рис. 19.26, *В*). Во время поиска паразитов, которых они удаляют и поедают, креветки могут ползать по телу рыбки и даже залезать ей в рот и жаберную полость.

Пелагические креветки, обитающие в верхнем пятисотметровом слое океана (эпипелагиаль и верхняя мезопелагиаль), обычно прозрачные и полупрозрачные. Напротив, виды, которые обитают на глубинах более 500 м, окрашены в красный цвет. Многие глубоководные виды обладают биолюминесцентными органами, или фотофорами, расположенными внутри или на поверхности тела. К числу наиболее известных видов, обладающих способностью к биолюминесценции, относятся представители родов *Sergestes* и *Sergia*.

ОМАРОПОДОБНЫЕ ДЕСЯТИНОГИЕ РАКИ

Все остальные Decapoda — бентосные организмы, приспособившиеся к ползанию по субстрату. Внешне они

http://jurassic.ru/

похожи либо на омаров, либо на крабов, а их тело явно демонстрирует тенденцию к уплощению в дорсовентральном направлении. Ходные ноги обычно более массивны, чем у креветок, а их первая пара, как правило, несет мощные клешни. Плеоподы не приспособлены для плавания. У более примитивных представителей многих таксонов удлиненное тело, еще напоминающее по форме тело креветок, «укорачивается» за счет подгибания брюшка на вентральную поверхность грудного отдела (см. рис. 19.24, *В*). Крабовидную форму тела десятиногие раки в процессе своей эволюции приобретали неоднократно.

Омароподобные Decapoda, такие, как омары, речные раки и ведущие роющий образ жизни талассинидеи (Thalassinidea)[33], по форме тела занимают промежуточное положение между креветками и крабами. Размеры брюшка, напоминающего брюшко креветок, большие. Оно несет полный набор конечностей, а длина карапакса превышает его ширину (см. рис. 19.24, *Б*; 19.25). Омары и речные раки ползают по субстрату, используя для этого переоподы, однако, избегая опасности, они могут точно так же, как это делают креветки, уплывать назад быстрыми толчками, резко подгибая брюшко с хвостовым плавником на вентральную сторону. Плеоподы используются для создания вентиляционных токов воды.

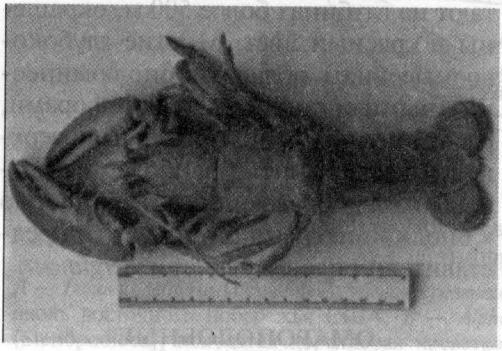


Рис. 19.27. Decapoda.

Американский омар *Homarus americanus*, имеющий важное промысловое значение на северо-восточном побережье США (фотография любезно предоставлена *Betty M. Barnes*)

Тело омаров крупное (рис. 19.27). Они обычно занимают небольшие пещерки и расщелины, которыми изобилуют скалистые грунты и коралловый известняк. Представители таксона Nephropidae[34] обладают крупными клешнями и, судя по особенностям строения, филогенетически тесно связаны с речными раками. Один из них, американский омар *Homarus americanus*, в длину достигает 60 см и весит до 22 кг. Этот вид является ценным промысловым объектом. Омаров добывают с помощью специальных ловушек, в которые животные заходят в поисках убежища или приманки. В продажу поступают и мороженые лангусты (*Palinurus*[35] и др.), которых добывают в самых разных морях тропиков и субтропиков. Эти тропические десятиногие лишены клешней. Представители Thalassinidea (*Callianassa*, *Thalassina* и *Upogebia*) обитают на мелководье или на литорали в длинных глубоких норах, которые они вырывают в песке или в иле (см. рис. 19.26) (см. примеч. 33. — *Примеч. ред.*).

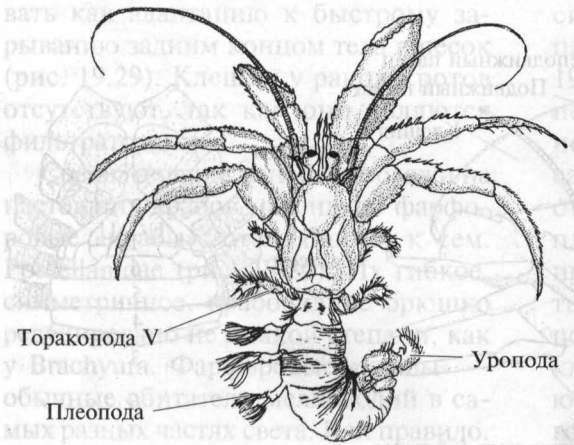
КРАБОВИДНЫЕ ДЕСЯТИНОГИЕ РАКИ

Все остальные представители десятиногих раков — это крабы, относящиеся к двум таксонам Anomura и Brachyura[36]. Группа Anomura, или неполнохвостые раки, включает переходные формы от креветок к настоящим крабам (Brachyura). Некоторые из них очень похожи на крабов (см. рис. 19.30, *А*), другие совсем не похожи (см. рис. 19.29, *А*),

http://jurassic.ru/

третьи занимают промежуточное положение (рис. 19.28). Абдомен обычно в той или иной степени редуцирован. У одних форм он обращен назад, тогда как у других подогнут на брюшную сторону головогруди. Брюшко обычно несет уроподы (рис. 19.30, *Б*). Ходные ноги пятой пары остаются недоразвитыми и располагаются под боковыми краями карапакса или же отгибаются вперед и лежат над его задним краем (рис. 19.30, *А*).

Основная масса видов неполнохвостых представлена раками-отшельниками (рис. 19.28). Эти крайне своеобразные представители Decapoda используют пустые раковины брюхоногих моллюсков как переносные домики. Предки раков-отшельников, вероятно, находили защиту от опасностей в расщелинах и полостях, открывавшихся наружу узкими отверстиями, что и обусловило возникновение свойственной им жизненной формы. У большинства раков-отшельников крупное брюшко не подогнуто под цефалоторакс. Вместо этого оно асимметрично и по форме точно соответствует спиральным раковинам брюхоногих моллюсков. Брюшко несегментировано, оно очень уязвимо и покрыто только тонкой и мягкой кутикулой. Плеоподы правой стороны брюшка сильно редуцированы или вообще исчезают, однако у самок на левой стороне они сохраняются и используются для вынашивания яиц. Направление изгиба брюшка соответствует правозакрученным (дексиотропным) раковинам гастропод, хотя и левозакрученные раковины также могут заселяться раками. Поскольку раки-отшельники растут, они периодически должны подыскивать себе все более крупные раковины, в которых могут поместиться целиком. Дефицит



А

Б

Рис. 19.28. Decapoda, Anomura: рак-отшельник (Paguridae):

А — рак-отшельник *Pagurus*, вынутый из раковины; обратите внимание на крупное асимметричное брюшко; *Б* — рак-отшельник в раковине брюхоногого моллюска (*фотография любезно предоставлена М.Л.Федюком. Из коллекции кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ*)

http://jurassic.ru/

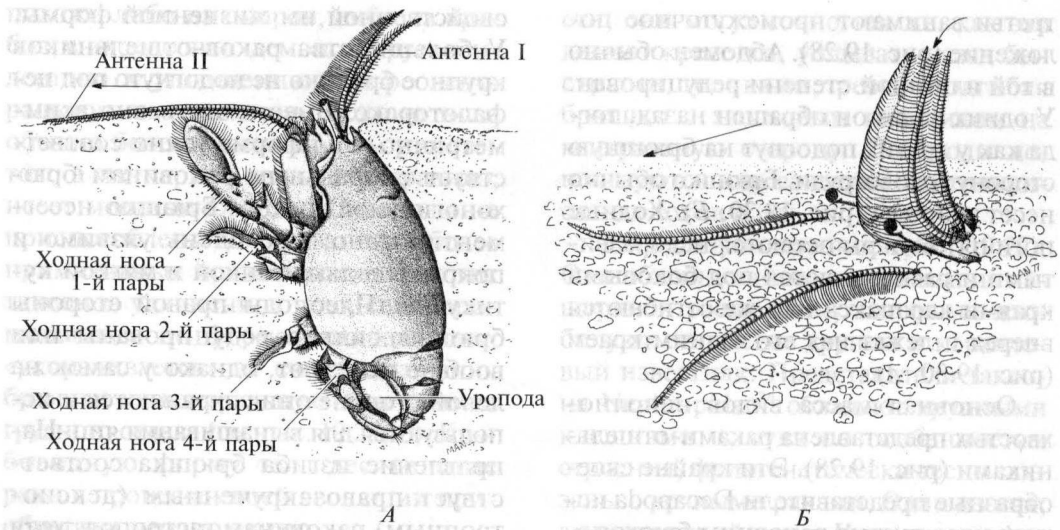


Рис. 19.29. Decapoda, Anomura: рак-крот *Emerita talpoida* (надсем. Hippoidea), обычный обитатель прибойных пляжей на восточном побережье США:

А — рачок, зарывшийся в грунт, вид сбоку; *Б* — рачок, почти полностью погрузившийся в грунт, вид с поверхности грунта. Антенны I образуют вводной сифон, через который вода поступает к жабрам. Изогнутая стрелка показывает направление входящего потока, прямые стрелки — выходящего потока

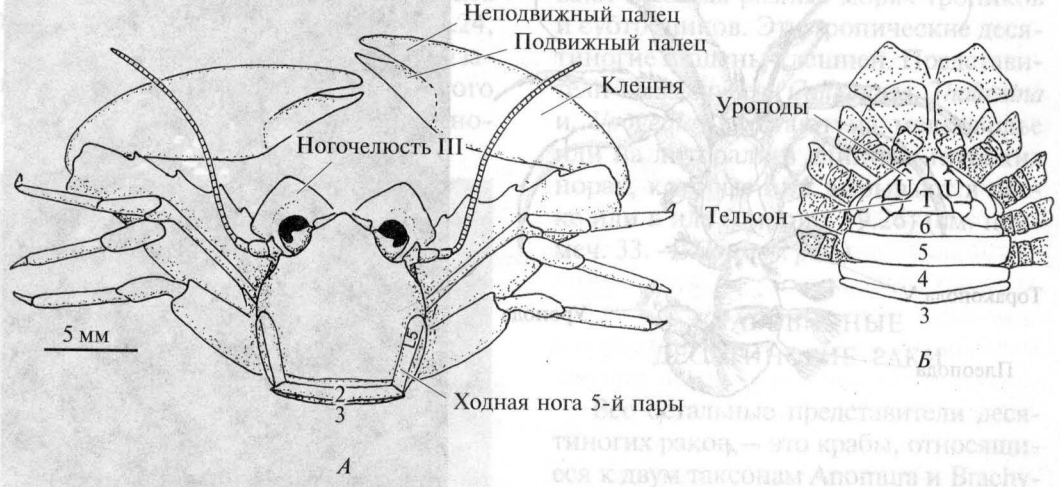


Рис. 19.30. Decapoda, Anomura: неполнохвостый «краб» *Petrolisthes*, относящийся к надсем. Galatheoidea:

А — вид с дорсальной стороны; *Б* — вид с вентральной стороны, сегменты брюшка пронумерованы. Представители этого рода в отличие от фарфоровых неполнохвостых «крабов» из сем. Porcellanidae обычно поселяются под камнями на мелководьях. Обратите внимание на редуцированные и сложенные ходные ноги пятой пары и расположение уропод и тельсона на подогнутом брюшке

http://jurassic.ru/

раковин подходящего размера может лимитировать численность популяций раков-отшельников. При смене раковины раки-отшельники быстро перебираются из старой раковины в новую. Их мягкое брюшко легко уязвимо, поэтому раки-отшельники без раковины становятся легкой добычей хищников. Одна или обе клешни используются как своеобразная крышечка, закрывающая устье раковины, когда рачок прячется в ней целиком. Большинство раков-отшельников может использовать раковины самых разных гастропод. Выбор чаще всего определяется только доступностью раковин нужного размера. «Оборот» запаса раковин может быть очень интенсивным.

Характерной чертой обитающих в песчаном грунте представителей таксона Hippoidea (раки-кроты) является изогнутое брюшко и овальное обтекаемое тело, что можно рассматривать как адаптацию к быстрому зарыванию задним концом тела в песок (рис. 19.29). Клешни у раков-кротов отсутствуют, так как они являются фильтраторами.

Среди Anomura наиболее похожи на настоящих крабов маленькие фарфоровые «крабы», относящиеся к сем. Porcellanidae (рис. 19.30). Их гибкое, симметричное, крабовидное брюшко редуцировано не в такой степени, как у Brachyura. Фарфоровые «крабы» — обычные обитатели мелководий в самых разных частях света. Как правило, они образуют многочисленные скопления, насчитывающие несколько сотен особей. Хотя они очень похожи на настоящих крабов (Brachyura), тем не менее многие из них в случае опасности быстро уплывают за счет резких подгибаний брюшка.

Настоящие крабы, составляющие группу Brachyura, или короткохвостые, отличаются от других декапод наиболее специализированным телом. Учитывая количество видов, входящих в этот таксон (более 4500), его можно считать наиболее процветающей группой Decapoda. Короткохвостые встречаются практически во всех морских бентосных биотопах, однако есть и небольшое количество пресноводных и наземных видов. Тело Brachyura сильно уплощено и укорочено до такой степени, что его ширина либо сопоставима, либо даже превышает его длину. Дорсально и с боков цефалоторакс и переон прикрыты карапаксом (рис. 19.31). На вентральной поверхности границы грудных сегментов хорошо различимы (см. рис. 19.31), однако со стороны спины они не видны. Первая пара переопод представлена хелипедами и соответственно несет клешни, остальные переоподы — это ходные или, реже, плавательные ноги. Брюшко сильно редуцировано, незаметное, плотно подогнуто под переон (см. рис. 19.31). Его можно рассмотреть, лишь перевернув краба вентральной стороной кверху. У всех, кроме нескольких самых примитивных видов, уроподы отсутствуют. Самки сохраняют все плеоподы, которые используются ими для вынашивания под подогнутым брюшком яиц, собранных в яйцевую массу. Плеоподы самцов, за исключением первых двух пар, исчезают. Последние берут на себя функцию гоноподий и при спаривании служат для введения спермы. В результате частичной редукции абдомена, который при этом подгибается на вентральную сторону и своим задним концом обращен вперед, общий центр тяжести тела крабов сильно смещен вперед, где и располагаются ходные ноги (переоподы). Вперед крабы перемещаются очень медленно, более часто они

http://jurassic.ru/

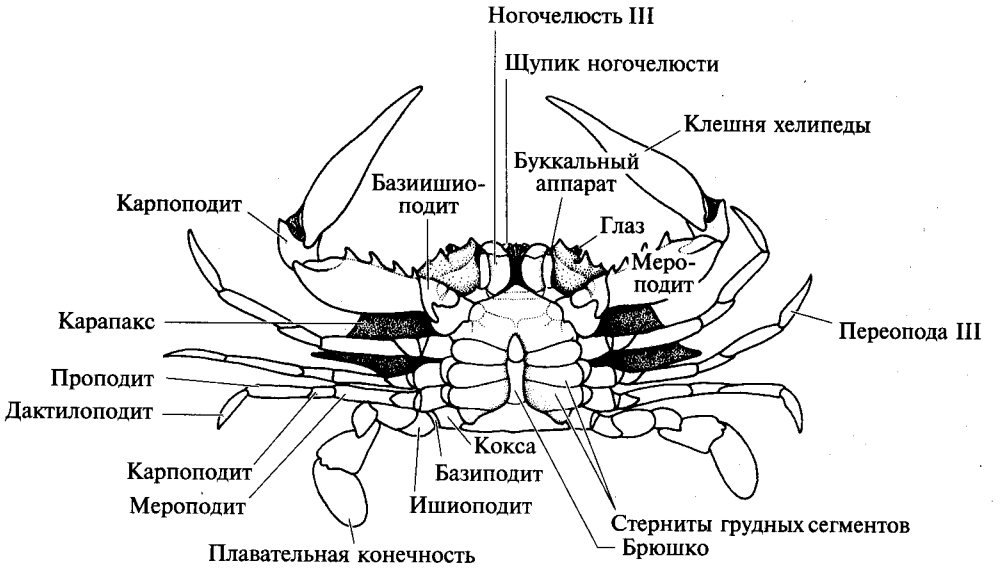


Рис. 19.31. Decapoda, Brachyura: самка краба из сем. Portunidae, вид с вентральной стороны. У представителей этого семейства переоподы V веслообразные и приспособлены к плаванию. Обратите внимание на небольшое по размеру, едва заметное брюшко, подогнутое под торакс. Брюшко самки крупнее, но располагается так же (по *Schmitt* из *Rathbun*)

движутся боком, особенно если возникает необходимость двигаться быстро. В этом случае лидирующие по ходу движения конечности подтягивают тело за счет сгибания, а переоподы противоположной стороны тела, разгибаясь, подталкивают его. Хелипеды обычно в движении не участвуют.

Комменсал плоских морских ежей краб *Dissodactylus mellitae* относится к числу самых маленьких Decapoda: его карапакс не превышает всего нескольких миллиметров в ширину. Полная противоположность этому виду — японский краб-паук *Macrocheira kaempferi*, у которого размах ног самый большой из всех современных членистоногих (рис. 19.32). Карапакс крабов-пауков может достигать 45 см в длину, а размах хелипед — 3 м. Длина тела некоторых омаров может быть и больше, однако ни один из них не обладает такими длинными ногами. В целом десятиногие характеризуются более крупными размерами, чем все остальные ракообразные.

Brachyura, если не считать личинок, полностью отсутствуют в пелагиали. Большинство крабов не умеют плавать. Исключение составляют лишь крабы из таксона Portunidae: в состав этого семейства плавающих крабов входит съедобный голубой краб (*Callinectes sapidus*), весьма обычный на Атлантическом побережье Америки. Плавающие крабы относятся к числу наиболее сильных и ловких пловцов из всех ракообразных. Торакоподы последней пары оканчиваются широкими и плоскими члениками (см. рис. 19.31). При перемещении они описывают фигуру наподобие цифры «8» и при этом генерируют движущую силу. Представители этого семейства могут плыть в любом направлении: вбок,

http://jurassic.ru/

назад и иногда вперед, причем очень быстро. Тем не менее они, как и все остальные крабы, являются в основном бентосными животными и плавают редко.

Хотя несущие клешни хелипеды представляют собой весьма совершенные органы защиты, многие крабы приобрели и другие защитные структуры. Кроме того, они выработали своеобразные формы оборонительного поведения. Некоторые виды на своих клешнях носят актиний. На поверхности тела ряда крабов-пауков[37] располагаются многочисленные крючковидные щетинки, к которым крабы прикрепляют самые разные инородные объекты (рис. 19.33). Эта привычка «украшать» себя очень развита у отдельных видов, так что тело таких форм может быть полностью покрыто живыми водорослями, губками и другими прикрепленными организмами. В течение дня, когда хищники проявляют наибольшую активность, маскирующиеся таким способом крабы остаются сравнительно неподвижными.

Относящиеся к сем. Pinnotheridae крабы-горошинки вступают в комменсальные отношения с другими беспозвоночными. Эти маленькие крабы (ширина их карапакса не превышает 1 см) обитают в трубках и норках полихет, в мантийной полости двустворчатых моллюсков и гастропод, в оболочниках или на неправильных морских ежах. Они бывают связаны и с другими животными. Часто комменсальный образ жизни накла-

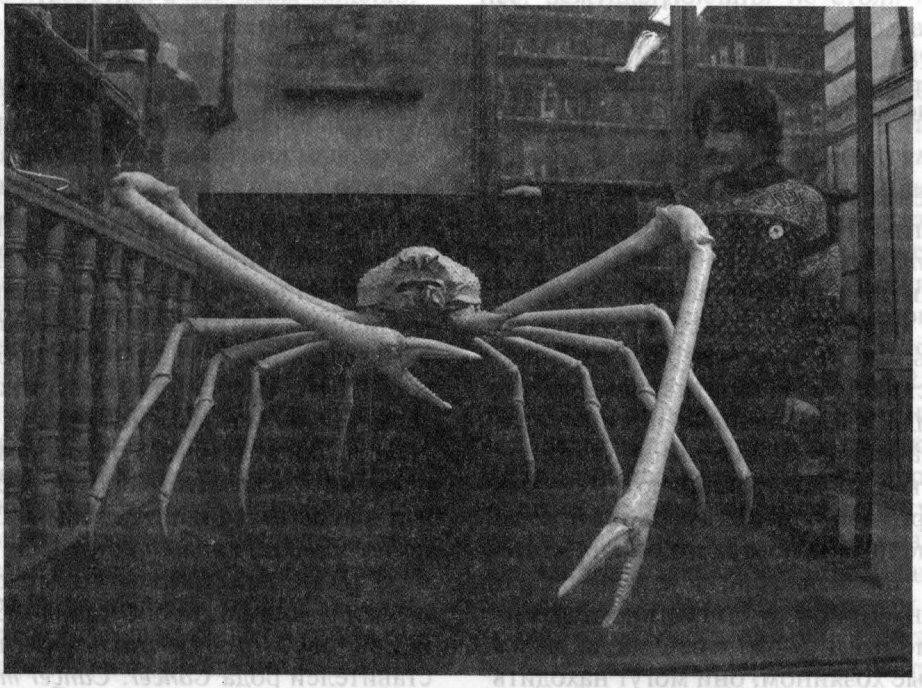


Рис. 19.32. Decapoda, Brachyura: японский краб-паук *Macrocheira kaempferi*.

Самый крупный представитель современных членистоногих. Обратите внимание на пять пар переопод, первая из которых преобразована в хелипеды. Брюшко подогнуто под торакс (*из коллекции кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ, фотография Н. Н. Шунатовой*)

http://jurassic.ru/

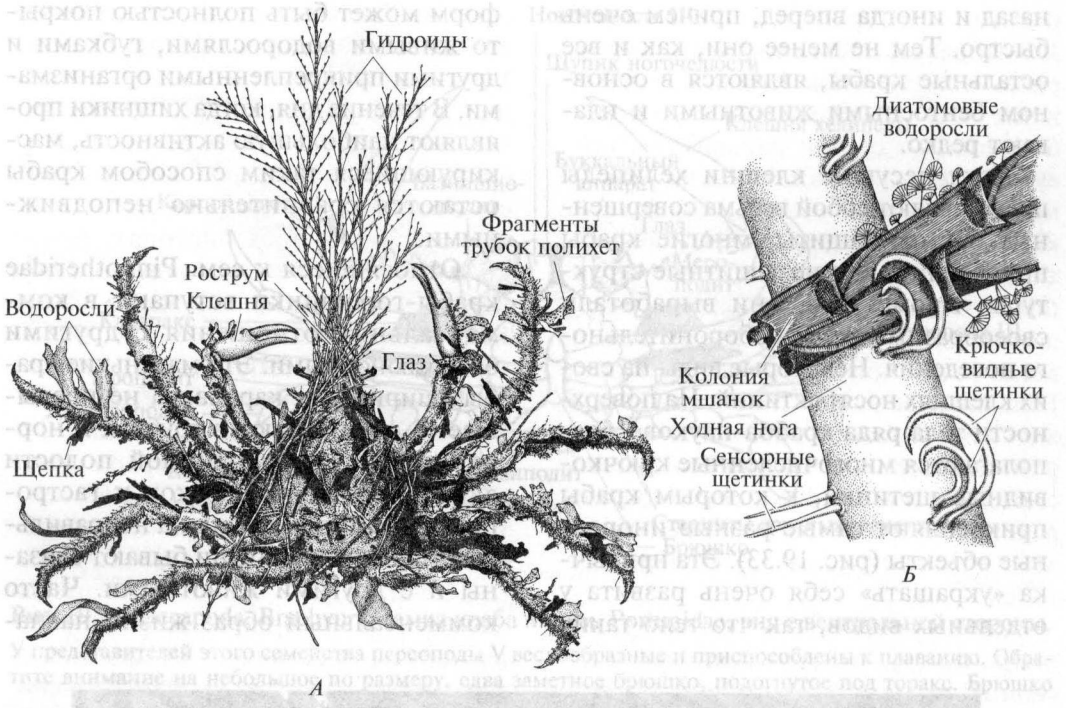


Рис. 19.33. Decapoda, Brachyura:

А — краб-паук *Oregonia gracilis*, закамуфлированный прикрепленными организмами; *Б* — крючковидные щетинки на конечностях краба *Podochela hemphilli* (из *Wicksten M. K. 1980. Decorator crabs. Sci. Amer. 242 (2):149*)

дывает заметный отпечаток на их морфологию. Например, самки *Pinnotheres ostreum*, которые проводят всю свою жизнь под защитой раковины устриц в их мантийной полости, обладают очень мягким и не склеротизованным экзоскелетом. Напротив, самцы этого вида, вынужденные покидать защищающие их раковины устриц в поисках самок, обладают жесткой склеротизованной кутикулой. Эти крошечные крабы часто обнаруживаются при извлечении устриц из раковин. Крабы-горошинки положительно реагируют на вещества, выделяемые хозяином, они могут находить его и следовать за ним по оставляемому им химическому следу.

Многие виды крабов являются основой коммерческого промысла в самых разных регионах. Голубой краб *Callinectes sapidus* (см. рис. 19.31) — съедобный вид, имеющий большое хозяйственное значение по северному побережью Мексиканского залива и вдоль всего восточного побережья США, особенно в Чесапикском заливе. Так называемые «мягкие крабы», высоко ценимые гурманами, в действительности являются только что перелинявшими особями *Callinectes sapidus*, капаракс которых еще не успел обызвествиться. На западном и северо-восточном побережьях США и Европы в пищу используют представителей рода *Cancer*. *Cancer magister*, в частности, относится к числу наиболее важных промысловых крабов, добываемых на побережье Калифорнии.

http://jurassic.ru/

ПИТАНИЕ

ДОБЫВАНИЕ ПИЩИ

Ротовое отверстие Decapoda располагается на вентральной поверхности головы и прикрыто разнообразными ротовыми придатками. Участок, непосредственно окружающий рот, включая ротовые конечности, носит название буккального аппарата[38] (см. рис. 19.31). Спереди и сзади он защищен выростами стенки тела, которые не являются конечностями. Один из них — верхняя губа, или лабрум, располагается перед ротовым отверстием, второй — нижняя губа, или парагнаты[39], находится позади него. В состав ротового аппарата Decapoda входят шесть пар конечностей. Мандибулы причленяются к телу по бокам от ротового отверстия, а две пары максилл и три пары ногочелюстей — позади него. И максиллы, и ногочелюсти направлены вперед и располагаются друг над другом. Эта «стопка», образованная пятью парами конечностей, прикрывает мандибулы и ротовое отверстие (см. рис. 19.2, *А*). Самые крупные и массивные ротовые придатки — это ногочелюсти III. Они отстоят от ротового отверстия дальше всех, ограничивают ротовой аппарат, прикрывают и защищают остальные более нежные ротовые придатки.

Десятиногие демонстрируют широкий спектр типов питания и пищевых предпочтений, однако для большинства видов характерно сочетание хищничества и питания падалью. Многие Decapoda травоядны, всеядны или являются детритофагами. Как правило, они поглощают крупные пищевые объекты. Раки захватывают или собирают пищу хелипедами и передают ее ногочелюстям III. Последние проталкивают куски пищи между другими ротовыми придатками к мандибулам, которые удерживают пищевую частицу, а максиллы и ногочелюсти отрывают от нее фрагменты и отправляют в рот.

Строение клешненосных торакопод (хелипед) у разных Decapoda может заметно различаться в зависимости от типа питания и пищевых предпочтений, свойственных конкретным видам. Виды, соскребающие водоросли со скал или собирающие детрит с поверхности песка или ила, обычно имеют клешни с ложкообразными пальцами. Десятиногие, основу рациона которых составляют моллюски, обладают различающимися по размеру и форме клешнями[40]. Массивная разламывающая клешня несет тупые, похожие на моляры зубы и приспособлена к раскалыванию раковин; в отличие от нее, режущая клешня не столь массивна и используется для разрывания мягких тканей (см. рис. 19.27; 19.39).

Размер пищевых частиц, потребляемых детритофагами и сестонофагами, невелик. Небольшие *крабы-скрипачи Uca*[41] (см. рис. 19.42) из таксона Brachyura питаются детритом, во время отлива они выходят на песчаную или илистую литораль для сбора пищи. Каждый прилив приносит сюда свежую порцию детрита, оседающую на поверхности грунта. Крабы *Uca* имеют 1 или 2 маленькие клешни, которыми они и подбирают ил и детрит. Ногочелюсти III разводятся в стороны как створки ворот, и собранные частицы поступают в ротовой аппарат. Ток воды из жаберной полости промывает собранный осадок на фильтре, образованном щетинками ногочелюстей I и II. При этом органические и минеральные частицы отделяются друг от друга. Первые заглатываются, а из вторых формируются маленькие пеллеты, которые отбрасываются в сторону (см. рис. 19.42).

http://jurassic.ru/

Эти пеллеты накапливаются и сохраняются на поверхности ила до наступления прилива.

Многие Decapoda — фильтраторы. Они пропускают поток воды через фильтрационный аппарат и собирают приносимые им взвешенные органические частицы. Ракообразные могут сами генерировать потоки, приносящие пищу, или же использовать естественные течения. Роющие формы *Callianassa*, *Callichirus*, *Upogebia* (Thalassinidea — см. примеч. 33. — *Примеч. ред.*) вырывают норы в мягком грунте и, ритмично работая своими плеоподами, создают потоки, обеспечивающие питание и газообмен. Некоторые комменсальные *крабы-горошинки* (Pinnotheridae) используют ток воды, создаваемый хозяином при дыхании. В качестве фильтра многие Anomura, как и представители сем. Pinnotheridae, используют ногочелюсти. Однако крабы-горошинки, поселяющиеся в устрицах, питаются слизистыми пищевыми шнурами, которые формирует хозяин. С помощью первых двух пар ногочелюстей фильтруют воду и некоторые роющие Thalassinidea. В отличие от них *фарфоровые «крабы»* (Porcellanidae), относящиеся к Anomura, используют для этой цели ногочелюсти III. Кроме того, фарфоровые «крабы» клешнями соскребают детрит с поверхности камней.

Среди фильтраторов наибольший интерес вызывает *рак-крот Emerita* (см. рис. 19.29, *А*), представляющий таксон Hippoidea (Anomura).Эти ракообразные обитают на открытых прибойных пляжах и перемещаются вверх и вниз по литорали вместе с приходящей или уходящей водой. Каждая новая волна, обрушивающаяся на берег, вымывает животное из песка и перемещает его. Оказавшись снова на грунте, «краб» пытается быстро закопаться в песок, используя для этого уроподы и ходные ноги IV. Таким образом, он занимает положение, в котором может питаться, используя уходящую волну; при этом лишь антенны и стебельчатые глаза выступают из песка (см. рис. 19.29, *Б*). Длинные и сильно опушенные антенны II лежат непосредственно на грунте и вызывают появление на поверхности тонкого слоя уходящей воды характерной ряби. У *Emerita talpoida* эти конечности отфильтровывают планктон и детрит из отступающей волны. Антенны I складываются вместе и образуют настоящий вводной сифон, по которому вода, обогащенная кислородом, поступает к жабрам.

ПИЩЕВАРЕНИЕ

Пищеварительная система Decapoda включает выстланную кутикулой и сложно дифференцированную переднюю кишку, энтодермальную среднюю кишку, снабженную крупными пищеварительными железами, и имеющую кутикулярную выстилку заднюю кишку. Основные функции передней кишки — измельчение пищи, ее первичный гидролиз и сортировка пищевой массы на мелкие съедобные и крупные несъедобные частицы. Самые мелкие частицы и продукты гидролиза поступают в пищеварительные железы, а крупные частицы либо выбрасываются через ротовое отверстие, либо продвигаются дальше по кишечнику, заключаются в фекальные пеллеты и выводятся через анус.

Обычно в состав передней кишки входят короткий пищевод и следующий за ним вместительный желудок (провентрикулюс), который у десятиногих часто подразделен на два отдела: крупный передний — кардиальный (см. рис. 19.2, *Б*; 19.34) и небольшой

http://jurassic.ru/

задний — пилорический. Оба отдела желудка имеют эктодермальное происхождение и выстланы кутикулой, их стенки несут зубцы и щетинки. Они отделены друг от друга перетяжкой, через узкое отверстие которой содержимое желудка может перемещаться в обоих направлениях. В дорсальных частях обоих отделов преимущественно накапливаются крупные непереваривaемые кусочки, которые далее поступают в кишечник. В вентральных же участках концентрируется мелкодисперсный перевариваемый органический материал, далее поступающий в пищеварительные железы, где и происходит его окончательное усвоение.

В **кардиальном отделе** желудка располагаются кутикулярная «желудочная мельница» и фильтр из щетинок (см. примеч. 5. — *Примеч. ред.*). **Желудочная мельница** образована группой обызвествленных склеритов (зубов), которые измельчают пищу (рис. 19.34). Перетирание пищи и движения стенок желудка совершаются благодаря работе специальных, расположенных снаружи мышц, концы которых прикреплены к основаниям зубов. Одновременно с измельчением осуществляется и полостное переваривание пищи за счет пищеварительных ферментов, поступающих из пищеварительных желез. **Фильтр кардиального отдела** образован плотно расположенными щетинками. Он отделяет **вентральный канал**, ведущий из кардиального отдела в пилорический. После измельчения и переваривания пищи мелко диспергированные и частично растворенные продукты проходят через фильтр и поступают в вентральный участок пилорического отдела. Крупные непереваривaемые частицы, не прошедшие через фильтр, выводятся из кардиального отдела по дорсальному каналу пилорического отдела. Через пилорический отдел они попадают в кишку, где формируются фекалии.

В пилорическом отделе выделяются только что упоминавшийся дорсальный канал, который ведет непосредственно в кишку, и сложно организованный вентральный участок, по которому уже собственно пищевой материал перемещается в пищеварительные железы (см. рис. 19.34). В вентральной зоне располагаются фильтрующий пресс и фильтр железистой части средней кишки. Переваренная пища, которая уже прошла через фильтр кардиального отдела, поступает в мускулистый средний участок пилорического отдела, называемый фильтрующим прессом (см. рис. 19.34). Фильтр железистой части средней кишки прикрывает отверстия протоков пищеварительных желез и представляет собой еще один фильтрующий аппарат, размер ячеек которого меньше, чем у фильтра кардиального отдела. Сокращение мышц, обслуживающих фильтрующий пресс, проталкивает жидкость через фильтр железистой части средней кишки в пищеварительные железы, в то время как удаляемые частицы перемещаются в дорсальный канал и далее в кишку. Дорсальный и вентральный участки пилорического отдела разделены пилорической складкой, щетинки которой предотвращают попадание крупных частиц на фильтр железистой части средней кишки[42].

Пищеварительные железы представляют собой крупные органы, состоящие из многочисленных слепо замкнутых трубочек, которые по происхождению являются дивертикулами средней кишки (рис. 19.35). Эпителий, формирующий стенки трубочек, выполняет несколько функций. Секреторные клетки, входящие в его состав,

http://jurassic.ru/

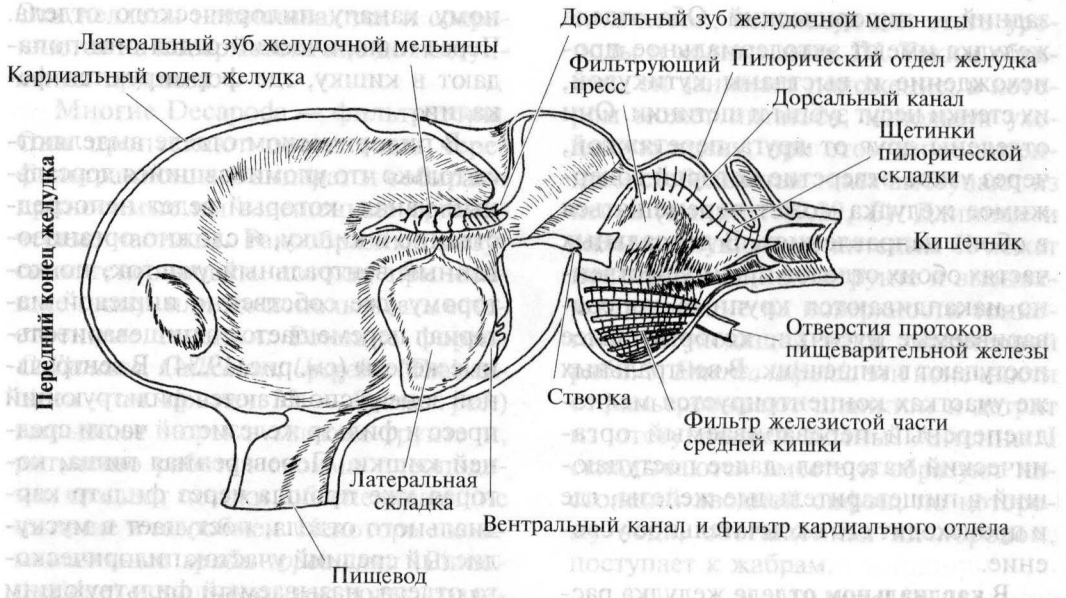


Рис. 19.34. Decapoda. Строение желудка речного рака *Astacus* (сагиттальный разрез) (по *Kaestner, A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*)

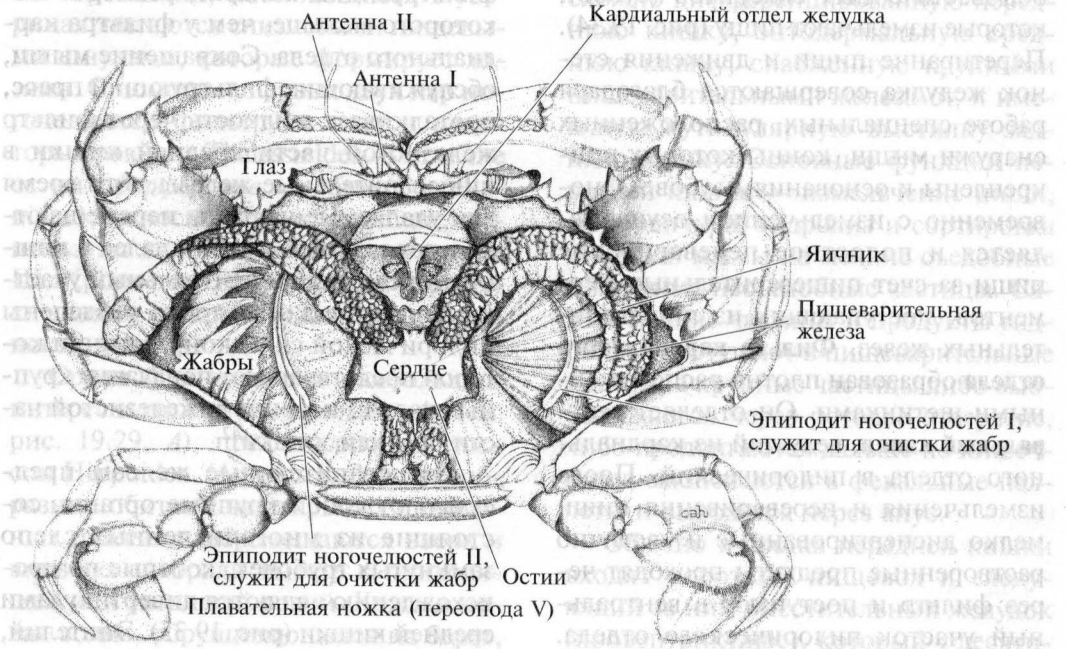


Рис. 19.35. Decapoda. Внутреннее строение самки голубого краба *Callinectes sapidus*. Фронтальный разрез, вид с дорсальной стороны (рис. *Carolyn Herbert*)

http://jurassic.ru/

продуцируют пищеварительные ферменты, которые транспортируются в кардиальный отдел желудка. Всасывающие клетки эпителия фагоцитируют органические частицы, прошедшие через фильтрующий аппарат желудка, и переваривают их внутриклеточно. Эти же клетки путем пиноцитоза поглощают жидкую фракцию пищевой массы, в которой содержатся питательные вещества. Всасывающие клетки либо транспортируют эти продукты в гемоцель, в кровь, омывающую пищеварительные железы, либо накапливают их в себе в качестве необходимых организму энергетических запасов. Непереваренные остатки фагоцитированных клетками частиц путем экзоцитоза в мембранной упаковке выводятся в просвет трубочек пищеварительной железы.

Крупные несъедобные частицы в кишечнике окружаются перитрофической мембраной, которую формирует эпителий средней кишки. Задняя кишка (ректум) представляет собой простую выстланную кутикулой трубку, которая заканчивается анальным отверстием. Этот отдел пищеварительной системы может через анус за счет антиперистальтики закачивать воду в кишку, что, возможно, облегчает прохождение по ней фекальных масс.

ДЫХАНИЕ

Для дыхания десятиногие используют 24 пары жабр, связанных с торакоподами. Функцию жабр выполняют эпиподиты, которые формируются у эмбриона как трубчатые выросты коксы, однако в ходе развития некоторые из них перемещаются на стенку тела. Жабры заполнены циркулирующей кровью, а снаружи их окружает среда, содержащая кислород (вода или воздух). Жабры одеты очень тонкой и проницаемой кутикулой, что позволяет газам диффундировать через нее. С другой стороны, она проницаема и для других веществ, таких как аммоний и разнообразные ионы. Жабры располагаются в бранхиальной, или жаберной, камере, сформированной латеральными выростами карапакса, которые называются **бранхиостегитами** (рис. 19.36; 19.3, *А*). Через жаберную камеру постоянно движется дыхательный ток воды.

Каждая жабра состоит из продольной оси, прикрепленной к телу, и отходящих от нее многочисленных жаберных филаментов, или лепестков (рис. 19.37). По приносящему кровеносному сосуду (вене), проходящему внутри оси, в жабру поступает кровь, лишенная кислорода, а по выносящему сосуду ее покидает кровь, обогащенная кислородом. Тонкая проницаемая кутикула, которая покрывает филаменты, периодически сбрасывается во время линьки вместе с остальным экзоскелетом. Жаберные придатки могут ветвиться (в этом случае жабры называются дендробранхиями), а могут иметь вид простых неветвящихся выростов (филаментозные жабры, или трихобранхии). Жабры, придатки которых имеют вид пластинок, называются филлобранхиями.

В совокупности жабры, расположенные с одной стороны тела, образуют своего рода «занавес», который разделяет жаберную камеру на медиальную **вводну́ю** (гипобранхиальную) и латеральную **выводную** (эпибранхиальную) **камеры** (рис. 19.36). Вода поступает в медиальную камеру через вводные отверстия, перетекает в латеральном направлении сквозь «занавес», образованный жаберными филаментами, в выводную камеру, а затем направляется вперед и удаляется из

http://jurassic.ru/

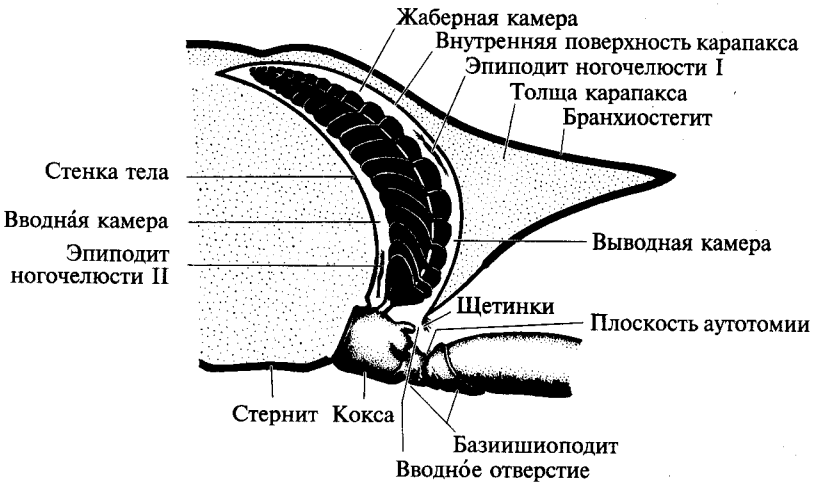


Рис. 19.36. Газообмен Decapoda.

Поперечный разрез через жаберную камеру краба, видны прикрепленные к коксе жабры (из *Kaestner, A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*)

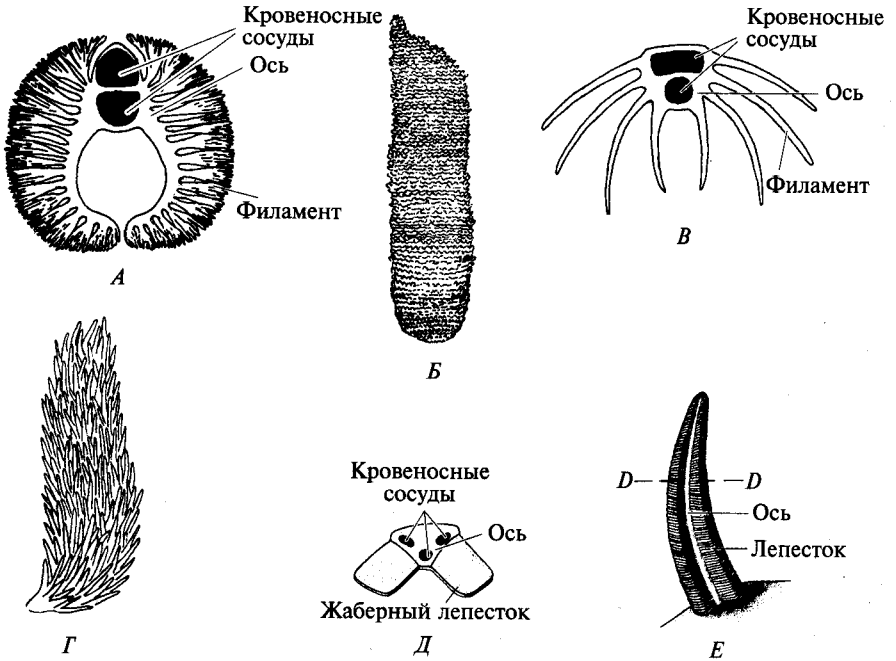


Рис. 19.37. Газообмен Decapoda:

А, *Б* — древовидные жабры (дендробранхии) креветок Penaeidae, жаберные филаменты ветвятся: *А* — поперечный срез, *Б* — интактная жабра, вид сбоку; *В*, *Г* — нитевидные жабры (трихобранхии) омаров, речных раков и представителей некоторых других групп: *В* — поперечный срез, *Г* — интактная жабра, вид сбоку; *Д*, *Е* — пластинчатые или листовидные жабры настоящих крабов (Brachyura), неполнохвостых (Anomura) и креветок; жаберные филаменты имеют вид пластинок: *Д* — поперечный срез, *Е* — интактная жабра, вид сбоку (из *Calman*)

http://jurassic.ru/

жаберной камеры через выводные отверстия. Ток воды, обеспечивающий газообмен, генерируется работой веслообразной «лодочки» (скафогнатита) — эпиподита максилл II, расположенного в передней части выводной камеры[43]. Скафогнатит подсасывает воду во вводную камеру через отверстия над коксами торакальных конечностей (рис. 19.38).

У Decapoda два выводных отверстия всегда располагаются на переднем конце тела позади ротового аппарата, однако локализация вводных отверстий варьирует у разных видов. У креветок вентральные края карапакса неплотно прилегают к бокам тела, и вода поступает во вводную камеру в любой точке вдоль заднего и вентральных его краев (рис. 19.38, *А*). У других десятиногих карапакс более плотно прилегает к телу, и вода может поступать только вдоль заднего края карапакса и вокруг оснований конечностей (рис. 19.38, *Б*). У настоящих крабов (Brachyura) участки, через которые вода попадает в жаберные камеры, еще более ограничены: вводные отверстия располагаются на переднем конце тела в основании хелипед (рис. 19.38, *В*). В результате вода в жаберных камерах настоящих крабов движется по U-образной траектории. Пройдя через вводное отверстие, она течет назад по обращенной к средней плоскости тела вводной части жаберной камеры. Часть потока перемещается в дорсальном направлении, проходя при этом между жаберными ламеллами, на поверхности которых и осуществляется газообмен. Выходящий поток по верхней части жаберной камеры направляется к переднему концу тела. Вода из жаберных камер выбрасывается через выводные отверстия, расположенные дорсально по бокам от ротового аппарата.

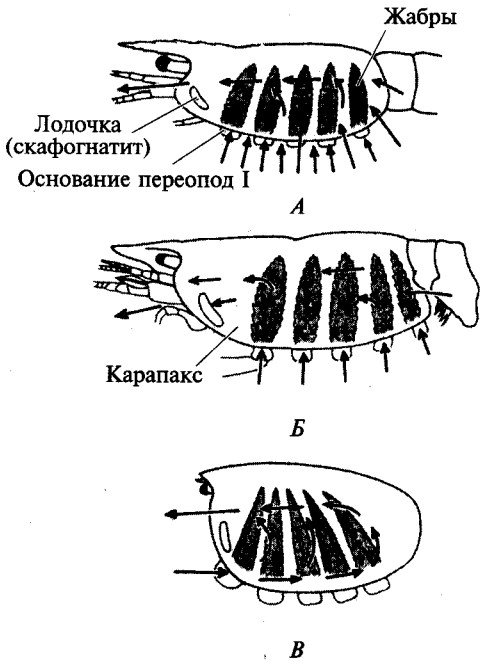


Рис. 19.38. Газообмен Decapoda.

Ток воды через жаберную камеру у представителей трех морфотипов Decapoda, обратите внимание на прогрессивное в эволюционном отношении уменьшение количества отверстий жаберной камеры. *А* — креветки: вода поступает вдоль всего вентрального и заднего краев карапакса; *Б* — речной рак: вода поступает в основании грудных конечностей и вдоль заднего края карапакса; *В* — крабы: вода поступает в основании первой пары переопод (хелипед)

Поскольку бóльшая часть Decapoda обитает на дне, а многие из них еще и зарываются в грунт, они обязательно должны были приобрести различные механизмы, предотвращающие загрязнение жабр посторонними частицами. Основания хелипед крабов и коксы ходных ног речных раков и омаров несут щетинки, через которые фильтруется вода, поступающая в жаберную полость (см. рис. 19.36). Некоторые креветки для очищения жабр используют первую и вторую пары ходных ног, тогда как представители Anomura делают это с помощью самой

http://jurassic.ru/

последней пары редуцированных торакопод. Крабы очищают жабры опушенными эпиподитами трех пар ногочелюстей (см. рис. 19.35). Эти удлиненные эпиподиты и особенно эпиподиты ногочелюстей I, попеременно двигаясь вверх и вниз, смахивают детрит с поверхности жабр. Для более полной очистки жабр и жаберной камеры многие Decapoda способны изменять направление движения скафогнатита на противоположное, и возникающий при этом обратный ток воды интенсивно промывает жабры. Многие крабы, не полностью погружаясь в песок, изменяют направление вентилирующего потока таким образом, что вода поступает в жаберные полости через «выводные» отверстия, расположенные дорсально, непосредственно за ротовым аппаратом, и удаляется через смещенные на вентральную сторону, к основанию клешненосных торакопод «вводные» отверстия.

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

Кровеносная система Decapoda состоит из сердца, хорошо развитой артериальной системы, капилляров и венозных синусов. Кровь, или гемолимфа, содержит гемоциты и дыхательный пигмент гемоцианин, растворенный в плазме крови. У крупных активных видов, например у плавающих крабов, гемоцианин отвечает за транспорт примерно 90 % кислорода, необходимого тканям.

Сердце утратило примитивные особенности строения: оно не трубчатое, а имеет вид четырехугольного мешка и целиком залегает в грудном отделе в перикардиальном синусе (см. рис. 19.35; 19.2, *Б*). Его мускулистую стенку пронизывают три пары остий. Показано, что у крупных Decapoda кровь проходит полный круг кровообращения за 40—60 с.

Для детального изучения кровеносной системы голубого краба *Callinectis sapidus* были использованы разные методики, в том числе и метод инъецирования смеси смолы с непрозрачными для рентгеновских лучей добавками (рис. 19.39). Эти исследования показали, что хорошо развитые артерии, артериолы и многочисленные капилляры доставляют кровь к тканям, однако венозная часть кровеносной системы представлена в основном синусами. Хотя стенки артерий и лишены собственных мышц, они укреплены коллагеном и эластичными фибриллами и могут в какой-то степени функционировать как пропульсаторные структуры. Наличие артериальных мышечных сфинктеров позволяет, хотя и в ограниченной мере, контролировать распределение крови по организму. От сердца отходят 7 основных артерий, по которым кровь в конечном счете доставляется к капиллярам. Венозная кровь, выйдя из капилляров, сначала поступает в узкие лакуны, пронизывающие ткани, а оттуда в более широкие синусы, которые в свою очередь доставляют ее в крупный медиовентральный торакальный синус. Из него кровь по системе хорошо развитых приносящих и выносящих жаберных вен проходит через жабры. Обогащенная кислородом кровь по выносящим жаберным венам поступает в **бранхиоперикардиальную вену** (сходную с пневмоперикардиальным синусом паукообразных), которая открывается в перикардиальный синус. Из перикардиального синуса кровь через остии поступает в сердце.

Отток крови от сердца осуществляется по семи артериям (см. рис. 19.2, *Б*; 19.3, *А*; 19.39). Передняя аорта[44] впадает в небольшое вздутие, называемое

http://jurassic.ru/

cor frontale (переднее сердце), от которого в свою очередь отходят артерии к глазам, Х-органу (см. с. 286. — *Примеч. ред.*), антеннам I и мозгу. Парные передние латеральные артерии[45] доставляют кровь к антеннальным железам и мышцам желудка. Они снабжают кровью также гонады, эпидермис, пищеварительные железы и некоторые мышцы мандибул. Парные печеночные, или латеральные, артерии обслуживают пищеварительные железы. Непарная задняя аорта (дорсальная брюшная артерия) снабжает абдомен и заднюю кишку. У креветкообразных десятиногих, обладающих мощными абдоминальными мышцами, это крупный сосуд, а у настоя-

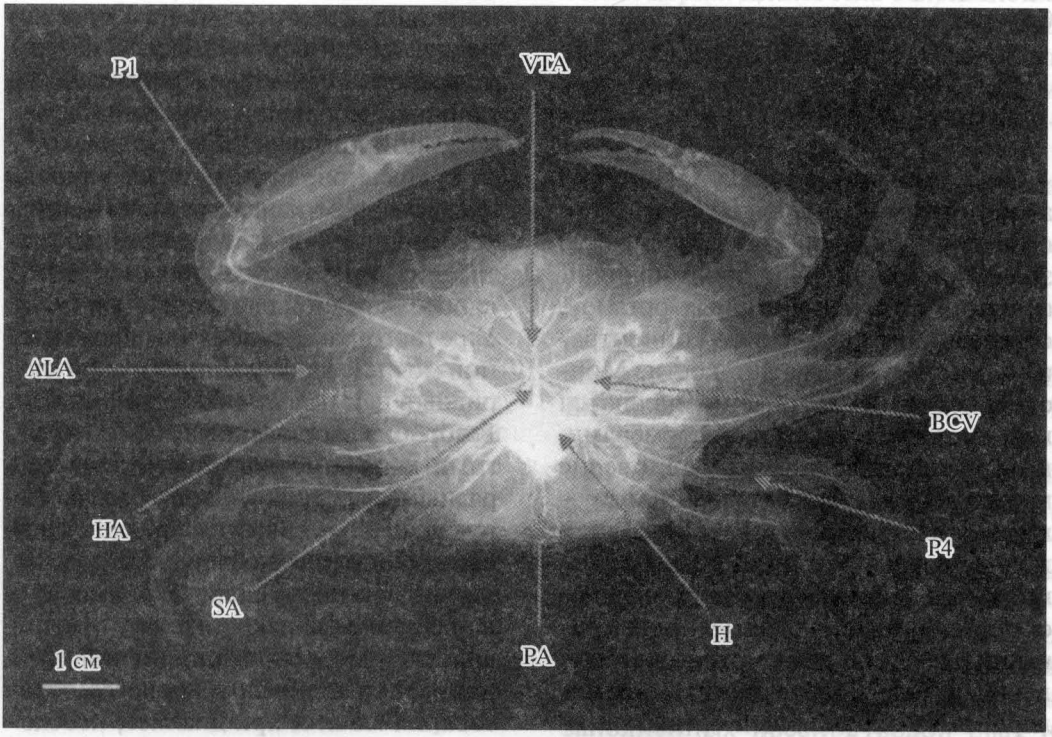


Рис. 19.39.• Кровеносная система Decapoda: артериальная система голубого краба *Callinectes sapidus.*

Детали строения выявлены рентгеноскопически после введения сульфата бария в перикардиальный синус. Некоторые артерии на этом препарате показать не удалось. Артерии всех ходных ног (например, P1 и P4) хорошо заметны. У этого представителя Brachyura задняя брюшная артерия (PA) развита значительно слабее, чем у десятиногих, обладающих крупным длинным брюшком. Обратите внимание на сильное ветвление передней вентральной грудной артерии (VTA), снабжающей ногочелюсти и ротовые конечности. Отчетливо выражен диморфизм в строении хелипед. Ломающая клешня находится слева, режущая клешня — справа. Четко видно, что пятая пара переопод имеет веслообразную форму. ALA — передняя латеральная артерия; BCV — бранхиоперикардиальная вена; H — сердце; HA — печеночная артерия; P1 — артерия хелипед; P4 — артерия четвертой пары ходных ног; PA — задняя брюшная артерия; SA — стернальная артерия; VTA — вентральная грудная артерия (из *McGaw I.J. and Reiber C.L. 2002. Cardiovascular system of blue crab, Callinectes sapidus. J. Morphol. 251: 1—21 (Fig. 1, p. 3), copyright 2002, reprinted by permission of John Wiley & Sons. Photograph provided by I.J. McGaw*)

http://jurassic.ru/

щих крабов он очень небольшой. Самая крупная из семи отходящих от сердца артерий — непарная стернальная артерия[46], которая направляется от сердца в вентральном направлении и, достигнув брюшной поверхности, разделяется на переднюю вентральную грудную артерию, дающую ответвления к переоподам и ротовым конечностям, и заднюю вентральную брюшную артерию, направляющуюся в брюшко и к задней кишке.

ВЫДЕЛЕНИЕ

Для многих Decapoda характерна аммонотелия, и продукты азотистого обмена у таких форм выводятся через эпителий жабр. Нефридии выполняют функции осморегуляторных органов, отвечающих за регуляцию концентрации ионов и объема жидкости. Морские десятиногие обычно являются изоосмотичными осмоконформерами, которые поддерживают равновесие между осмотическим давлением крови и осмотическим давлением окружающей воды. В отличие от них, пресноводные формы — гиперосмотичные осморегуляторы, которые поддерживают более высокое осмотическое давление в теле по сравнению с осмолярностью окружающей среды.

Органы выделения Decapoda чаще всего представлены хорошо развитыми мешковидными нефридиями, называемыми зелеными, или антеннальными, железами (см. рис. 19.2, *А*, *Б*). Нефридиопоры располагаются в основании антенн II. По сравнению с остальными ракообразными у десятиногих сильнее развит собственно выделительный канал. В нем можно выделить два специализированных участка: проксимальный лабиринт и дистально расположенный мочевой пузырек (см. рис. 19.6, *Б*). У пресноводных видов между пузырьком и лабиринтом залегает дополнительный длинный извитой участок экскреторного канала. Лабиринт имеет губчатую структуру. Через его железистые, сильно складчатые стенки избирательно выделяются или абсорбируются ионы, что позволяет поддерживать оптимальный баланс ионов в крови. Пузырек функционирует как резервуар для накопления вторичной мочи. Короткий проток соединяет пузырек с нефридиопором. У Brachyura нефридиопор прикрыт небольшой подвижной кутикулярной крышечкой.

У пресноводных речных раков в экскреторном канале осуществляется реабсорбция ионов из ультрафильтрата, что приводит к формированию гипоосмотичной окончательной мочи. У речного рака *Astacus* при прохождении мочи по каналу концентрация хлоридов в ней падает с 200 до 10 мкМ/л. Ресорбция растворенных веществ стенками канала позволяет этим ракообразным выделять сильно «разбавленную» мочу — при этом удаляется избыток воды, но сохраняются необходимые организму соли. У обитающих в пресной воде раков, как и у пресноводных рыб, для восполнения пула ионов, теряющихся в процессе образования мочи и при диализе, необходимые соли абсорбируются жаберным эпителием из водного потока, омывающего жабры. У морских Decapoda средний участок выделительного канала отсутствует, и формирующаяся моча изоосмотична и морской воде, и крови. Хотя морские десятиногие — изоосмотики, тем не менее им тоже необходимо регулировать концентрацию отдельных ионов. Так, например, нефридии большинства Decapoda удерживают ионы K^+ и Ca^{2+}, но удаляют при этом Mg^{2+} и SO_4^{2-}.

http://jurassic.ru/

ПРЕСНОВОДНЫЕ ДЕСЯТИНОГИЕ РАКИ

Десятиногие неоднократно пытались проникнуть в пресные воды и наземные места обитания, однако в полной мере это удалось сделать лишь речным ракам. Причем освоение пресных вод в основном благодаря речным ракам оказалось значительно более успешным, чем освоение суши. В пресных водах обитают и креветки, и речные раки, и настоящие крабы, в то время как наземную среду обитания освоили только крабы[47].

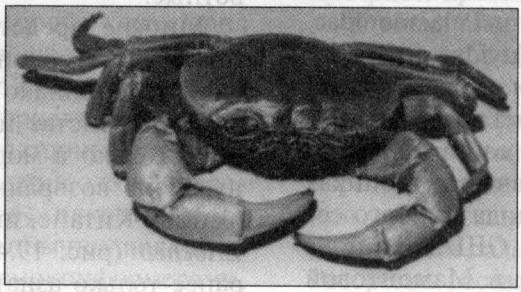
Пресноводные креветки относятся к семействам Atyidae и Palaemonidae. Представители сем. Atyidae собирают пищу с поверхности субстрата или отфильтровывают ее из воды; они населяют реки, пруды, озера и пещерные водоемы в основном в тропиках и субтропиках. Три вида из этого семейства отмечены в США, один из которых встречается в Мамонтовой пещере (Mammonth Cave) в штате Кентукки[48]. Это, скорее всего, сохранившиеся реликтовые популяции, предковые формы которых некогда были распространены очень широко. Семейство Palaemonidae включает морских, солоноватоводных и пресноводных креветок. Виды из родов *Palaemonetes* и *Macrobrachium* встречаются в пресных водах тропиков и умеренной зоны.

Из всех Decapoda наиболее широко освоили пресные воды речные раки. В настоящее время известно около 400 видов этих ракообразных, обитающих в реках, прудах, озерах и пещерных водоемах в самых разных районах. Примерно 300 видов из этого числа являются эндемиками Северной Америки. Некоторые обитают под камнями или среди самых различных предметов на дне водоемов. Представители многих видов роют норы, используемые в качестве убежищ и для зимовки. Виды, живущие в норах, обычно поселяются в береговых наносах равнинных рек, в которых уровень воды практически совпадает с поверхностью берегового грунта. Часто они ведут полуводный образ жизни. Холмики из вырытого при создании нор ила обычно возвышаются над отверстием норки. Длина тела большинства речных раков менее 10 см, однако некоторые австралийские виды могут достигать таких же размеров, как и омары. Речные раки — всеядные животные.

Многие представители Brachyura могут жить в солоноватой и даже пресной воде, однако их личинки в своем большинстве нормально развиваются только в море, куда крабы вынуждены возвращаться для размножения. Китайский *мохнорукий краб Eriocheir* (рис. 19.40, *А*), населявший ранее только азиатские реки и рисовые поля, в настоящее время широко распространился в водоемах Европы, куда он был завезен около 1912 г.; вероятно, личинки этого вида оказались в балластных водах кораблей. Обитателя илистых грунтов Атлантического побережья Америки *Rhithropanopeus* можно найти и в соленой воде, и в заполненных пресной водой рвах и канавах. Он также был завезен в залив Сан-Франциско и Северную Европу с балластными водами судов[49]. Это достаточно обычный механизм расселения, приводящий к случайной и часто имеющей пагубные экологические последствия неконтролируемой интродукции экзотических видов, как морских, так и пресноводных, в новые экосистемы. Голубой краб *Callinectes sapidus* — эвригалинный вид, который может заходить даже в солоноватоводные эстуарии, заливы и реки, в пер-

http://jurassic.ru/

А



Б

Рис. 19.40. Decapoda, Brachyura: пресноводные крабы:

А — китайский мохнорукий краб *Eriocheir sinensis* (Grapsidae) на рисовом поле; ведет полуводный образ жизни; его родина — Южная Азия; был интродуцирован в европейские реки Рейн и Эльбу; *Б* — речной краб *Potamon anomalus* (Potamonidae) (*А* — из *Schmitt*; *Б* — фотография любезно предоставлена *Betty M. Barnes*)

вую очередь с «жесткой» водой, содержащий много кальция.

Так называемые речные крабы (сем. Potamonidae, рис. 19.40, *Б*), достаточно успешно освоившие пресные водоемы, до сих пор изучены явно недостаточно. Встречаются они в тропиках практически повсеместно, начиная от устьевых участков рек до высокогорных протоков на высоте 5000 м. Для этих представителей Brachyura характерно прямое развитие без личиночных стадий — их жизненный цикл целиком реализуется в пресной воде. Все солоноватоводные и пресноводные формы выделяют мочу, изоосмотичную крови; регуляция ионного баланса осуществляется за счет абсорции ионов жаберным эпителием.

НАЗЕМНЫЕ ДЕСЯТИНОГИЕ РАКИ

Наземные формы встречаются только в нескольких семействах Anomura и Brachyura. К неполнохвостым Anomura относятся тропические наземные раки-отшельники *Coenobita*, которых часто можно купить в лавках,

http://jurassic.ru/

торгующих живностью, и близкий ему *Birgus latro*, или «пальмовый вор». Оба вида распространены в Индо-Тихоокеанском регионе; *Coenobita* встречается также в тропиках Западной Атлантики и на островах и побережье Карибского моря. Наземные раки-отшельники обитают в непосредственной близости от береговой линии и используют пресную или морскую воду для увлажнения тела и особенно участков поверхности, через которые осуществляется газообмен. Взрослые «пальмовые воры» утрачивают внешнее сходство с раками-отшельниками, брюшко у них подогнуто, и тело приобретает характерные для крабов очертания. Взрослые особи живут в норах на суше, но все-таки не очень далеко от побережья. Они питаются падалью и растительной пищей, как разлагающейся, так и свежей, могут очищать и вскрывать кокосовые орехи. Для пополнения запасов влаги в организме пальмовые воры пьют воду. И у *Coenobita*, и у *Birgus* жабры редуцированы, а жаберные камеры преобразованы в легкие, где и осуществляется газообмен[50]. Стенки легких пронизаны густой сетью сосудов. По крайней мере у *Birgus* большая часть продуктов азотистого обмена выводится из организма в виде мочевой кислоты, что позволяет сохранять воду. Переход к легочному дыханию, связанный с погружением участков поверхности, через которые осуществляется газообмен, в глубь тела, и приобретение урикотелии — важнейшие адаптации наземных ракообразных, позволившие им резко сократить расход влаги.

Большинство наземных Decapoda относится к числу настоящих крабов Brachyura. Вероятно, это связано с тем, что по сравнению с остальными десятиногими особенности локомоции настоящих крабов наиболее соответствуют условиям передвижения по суше. Кроме того, их замкнутую жаберную полость, вводные и выводные отверстия которой очень ограничены по размеру, достаточно легко защитить от высыхания. Хотя современные наземные крабы, относящиеся к разным таксонам, независимо осваивали сушу как среду обитания, большинство из них обладает сходными адаптациями к наземному образу жизни.

Потеря влаги — одна из наиболее важных проблем, с которой сталкиваются все наземные животные. Решить эту проблему в полном объеме Decapoda не удалось, что, вероятно, и явилось главной причиной весьма ограниченных успехов в освоении представителями этого таксона наземной среды обитания. Жабры плохо подходят для воздушного дыхания, поскольку их тяжело удерживать в определенном положении на воздухе и, главное, через их поверхность наиболее интенсивно осуществляется потеря воды в результате испарения. У наземных форм прослеживается тенденция к преобразованию жаберной камеры в структуру, напоминающую легкое: появляются новые участки поверхности, через которые осуществляется газообмен и уменьшается поверхность собственно жабр, что приводит к уменьшению испарения воды. Концентрация кислорода в воздухе значительно выше, чем в воде, поэтому для осуществления газообмена необходим меньший по площади участок поверхности. Скафогнатит максилл II продолжает совершать взмахи, однако теперь это приводит к созданию воздушного потока, облегчающего газообмен. Аммоний в качестве конечного продукта азотистого обмена не годится для наземных животных по нескольким причинам. Прежде всего он весьма токсичен, и для снижения его концентрации не-

http://jurassic.ru/

обходимо очень много воды. У животных, обитающих на суше, органы выделения должны производить небольшое количество концентрированной мочи, ибо только такой вариант позволяет сберегать влагу в организме. Ни один наземный краб не может выделять гиперосмотичную по отношению к крови мочу, даже если бы такая возможность способствовала сохранению воды. Тем не менее они могут экономить воду, выделяя очень небольшое количество мочи. Некоторые виды, например пальмовый вор (*Byrgus*), выделяют мочевую кислоту, которая выводится из организма вместе с фекалиями. Вода для этого не требуется. Поскольку кутикула лишена восковой водонепроницаемой эпикутикулы, покровы представляют собой еще одну структуру, через которую организм дополнительно теряет влагу. Кутикула ракообразных лишена влагосберегающих свойств, и испарение через покровы у наземных крабов осуществляется более интенсивно, нежели у других успешно освоивших сушу групп членистоногих — паукообразных и насекомых. Наземные крабы в большой степени зависят от внешних источников воды, необходимой для восполнения постоянных ее потерь в результате испарения, а также для поддержания во влажном состоянии участков поверхности тела, через которые осуществляется газообмен. В кровь вода поступает в основном из пищеварительной системы, ибо наземные крабы часто пьют воду, а дыхательные поверхности увлажняются за счет почвенной влаги, росы и дождя.

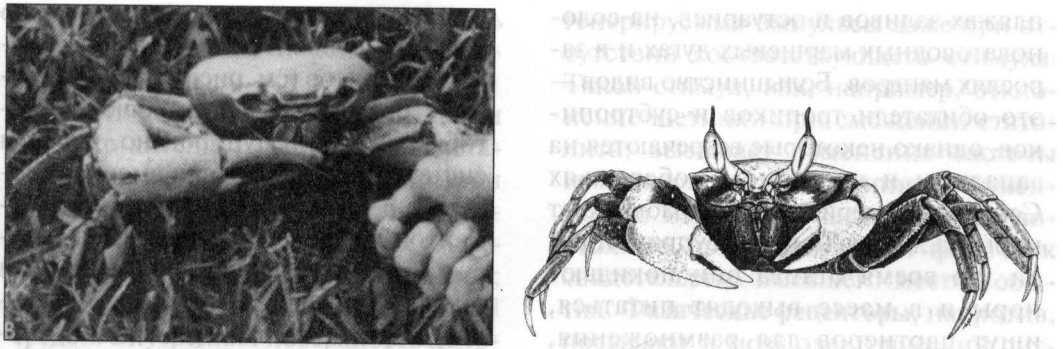
Наземные крабы предпочитают биотопы, в которых поддерживаются относительно низкая температура и высокая влажность. В таких условиях заметно снижается интенсивность испарения. Многие зарываются в почву и поселяются в норах или под камнями. Обычно они ведут ночной образ жизни и питаются в основном растительной пищей и разлагающимися остатками. Все наземные формы способны быстро бегать по субстрату и, как правило, у них хорошо развиты глаза.

Название «наземные крабы» обычно относится к представителям семейства Gecarcinidae, которое включает только сухопутные виды[51]. Они встречаются в тропиках и субтропиках Америки, Западной Африки и Индо-Тихоокеанском регионе. В состав этого семейства входят роды *Cardisoma* (рис. 19.41, *А*) и *Gecarcinus*, которые обитают в норах на полях и в лесах на побережье Техаса, Южной Флориды, тропической Америки и Западной Индии. Хотя Gecarcinidae во взрослом состоянии ведут наземный образ жизни, особенности размножения не позволяют им поселяться далее чем на 10 км от берега моря. Самки вынашивают яйца до стадии протозоэа или зоэа, совершая в этот период массовые миграции к морю, где и происходит вылупление личинок.

Среди так называемых «речных крабов» из семейства Potamonidae также есть наземные формы. Для них характерно прямое развитие без личиночной стадии: из яиц вылупляются ювенильные особи. В период размножения самки не мигрируют в море, как это делают остальные наземные крабы. Potamonidae — единственные наземные крабы, полностью утратившие связь с морем и далеко проникшие в глубь материков.

К таксону Ocypodidae относятся наиболее известные амфибийные (земноводные) и наземные крабы, включающие песчаных (*Ocypode*) и манящих (*Uca*) крабов. *Ocypode* широко распространены во многих частях света,

http://jurassic.ru/



А *Б*

Рис. 19.41. Brachyura: наземные крабы:

А — *Cardisoma guanhumi* (Gecarcinidae), обитающий в Западной Индии и Флориде; *Б* — песчаный краб *Ocypode ceratophthalma*, обитающий в Индо-Тихоокеанском регионе (*А* — фотография любезно предоставлена *Betty M. Barnes*; *Б* — на основе фотографий *Haely and Yaldwyn*)

в том числе и на восточном побережье Соединенных Штатов (рис. 19.41, *Б*). Они в несколько раз крупнее манящих крабов, встречаются только поодиночке и никогда не образуют плотных поселений. Их удаленные друг от друга норы всегда располагаются выше уровня полной воды в верхней части песчаных пляжей или даже в дюнах. Песчаные крабы ведут преимущественно ночной образ жизни, они приходят на нижнюю литораль кормиться мелкими двустворчатыми моллюсками, «раками-кротами» *Emerita* (Anomura) и даже только что вылупившимися из яиц морскими черепашками, не брезгуют они и трупами различных животных.

По современным представлениям, к манящим крабам *Uca* относится около 65 видов. Они обитают на защищенных от прибоя песчаных или илистых

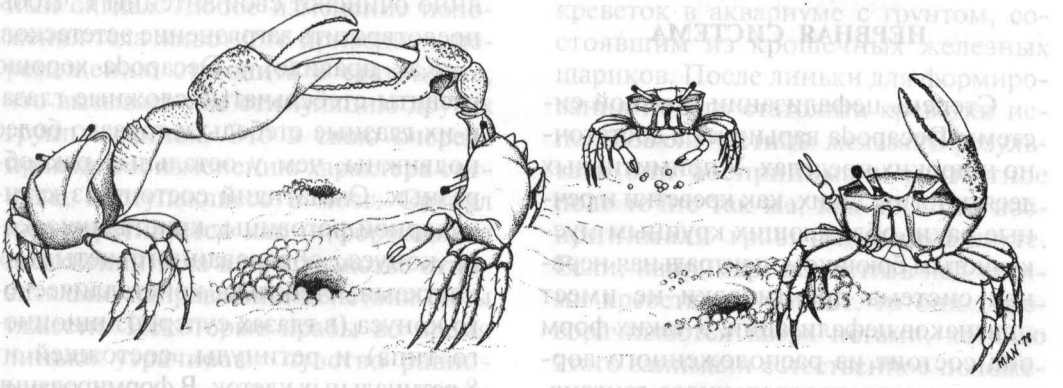


Рис. 19.42. Brachyura: манящий краб на побережье во время отлива.

Видны три норки, отверстия которых окружены крупными комками грунта, которые выбрасываются на поверхности при строительстве норки. Краб на заднем плане с двумя маленькими клешнями — питающаяся самка, окруженная отброшенными мелкими песчаными пеллетами. Два самца слева ведут ритуальный бой. Самец справа размахивает правой клешней, исполняя брачный танец

http://jurassic.ru/

пляжах заливов и эстуариев, на солоноватоводных маршевых лугах и в зарослях мангров. Большинство видов — это обитатели тропиков и субтропиков, однако некоторые встречаются на западном и восточном побережьях Северной Америки. Эти крабы роют норы на литорали или в супралиторали. Во время отлива они покидают норы и в массе выходят питаться, ищут партнеров для размножения, спариваются (рис. 19.42) (см. также примеч. 41. — *Примеч. ред.*).

Семейство Grapsidae, вероятно, представляет собой наиболее разнообразную в экологическом отношении группу крабов. Его представителей можно встретить в море, в солоноватоводных и пресных водоемах. Среди них есть амфибийные и наземные виды. К числу земноводных грапсид относятся поселяющиеся под камнями и в прибрежных наносах *Sesarma*, быстро бегающий по скалам *Grapsus*, многочисленные обитатели мангров *Aratus*. Встречающийся на Ямайке *Metapaulias depressus* проводит часть своей жизни в заполненных водой листовых цистернах бромелиевых (Bromeliacea).

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Степень цефализации нервной системы Decapoda варьирует в достаточно широких пределах. У примитивных десятиногих, таких, как креветки и речные раки, обладающих крупным мускулистым брюшком, центральная нервная система практически не имеет признаков цефализации. У таких форм она состоит из расположенного дорсально мозга, подглоточного ганглия, иннервирующего ротовые конечности, за исключением третьей пары ногочелюстей, и вентрального нервного ствола, по ходу которого располагаются ганглии шести грудных (с третьего по восьмой включительно) и всех брюшных сегментов (см. рис. 19.2, *Б*). С другой стороны, у Brachyura, брюшко которых сильно редуцировано, нервная система характеризуется высокой степенью цефализации: ганглии всех сегментов слиты и образуют единую массу — очень крупный подглоточный ганглий (грудной ганглий); вентральный нервный ствол при этом исчезает. Другие десятиногие раки, характеризующиеся промежуточными вариантами редукции брюшка, демонстрируют и промежуточную степень цефализации нервной системы.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Как и все ракообразные, десятиногие получают важную информацию из окружающей среды с помощью ходных ног и антенн. Эстетаски, как и у других раков, расположены на антеннах I (см. рис. 19.7, *А*) и играют важную роль как в процессе поиска пищи, так и в распознавании особей своего вида и определении стадии их половой зрелости. Многие Decapoda постоянно очищают свои антенны I, чтобы предотвратить загрязнение эстетасков.

Как правило, у Decapoda хорошо развиты стебельчатые сложные глаза, и их глазные стебельки гораздо более подвижны, чем у остальных ракообразных. Омматидий состоит из кутикулярной роговицы, кристаллического конуса, образованного четырьмя клетками, стебелька кристаллического конуса (в глазах суперпозиционного типа) и ретинулы, состоящей из 8 ретинальных клеток. В формировании рабдома участвуют лишь семь из них. У десятиногих встречаются и аппозиционные, и суперпозиционные сложные глаза. Наряду с этим существуют

http://jurassic.ru/

и слепые Decapoda. В первую очередь это глубоководные и некоторые пещерные формы.

Почти у всех Decapoda в базальном членике антенн I располагается статоцист (см. рис. 19.7, *Б*). Этот орган представляет собой заполненную водой полость, которая в онтогенезе закладывается как впячивание покровов; она сохраняет связь с окружающей средой. Внутренняя поверхность полости несет очень тонкие механорецепторные щетинки. Связанные со щетинками дендриты сенсорных нейронов передают в мозг информацию о любом отклонении щетинки от исходного положения. Статолит представляет собой скопление песчинок, склеенных друг с другом секретом, который продуцирует эпителий, выстилающий статоцист. Статолит покоится на сенсорных щетинках и может свободно перемещаться, так как ни к чему не прикреплен. Когда животное принимает положение покоя, массивный статолит под действием силы тяжести максимально смещен вниз и воздействует на строго определенную группу щетинок. При этом в мозг по антеннулярному нерву поступает постоянный сигнал. Любое изменение положения тела животного приводит к перемещению статолита в статоцисте, что вызывает уже стимуляцию других групп щетинок. Это в свою очередь приводит к изменению характера сигнала, поступающего в мозг. Сигнал интерпретируется как информация о положении тела в пространстве относительно направления действия силы тяжести. Некоторые крабы во время линьки утрачивают чувство равновесия.

Механорецепторные щетинки являются **рецепторами тонического типа**. Подобные рецепторы постоянно посылают в мозг фоновые, спонтанно генерируемые импульсы даже при отсутствии соответствующего стимула. Такой стимул, как, например, отклонение щетинки при смещении статолита, вызывает изменение частоты импульсов. Мозг воспринимает именно это изменение частоты (а не постоянно присутствующий фон) как свидетельство имевшего место события. **Фазические рецепторы**, напротив, посылают в мозг электрический сигнал только после воздействия и молчат в остальное время.

Статоцист и находящиеся в нем щетинки являются элементами экзоскелета, которые вместе со статолитом подлежат замене при каждой линьке. Однако статолит, не связанный по происхождению с эпидермисом, после каждой линьки должен быть восстановлен из заново собранных на дне песчинок. Песчинки, необходимые для формирования нового статолита, попадают в полость статоциста через его отверстие в двух случаях. Либо животные специально зарываются передним концом тела в песок, либо активно вносят песчинки внутрь статоциста. Функция статоциста была впервые продемонстрирована при содержании креветок в аквариуме с грунтом, состоявшим из крошечных железных шариков. После линьки для формирования нового статолита креветки использовали частицы железа. В результате они воспринимали магнитное поле точно так же, как до этого воспринимали гравитационное поле. Если, например, поместить над такими креветками магнит, то они переворачиваются вверх ногами, хотя до этого занимали естественное положение относительно направления действия силы тяжести.

У крабов и некоторых других Decapoda статоцист, подобно полукружным каналам внутреннего уха

http://jurassic.ru/

позвоночных, служит и для регистрации ускорения по разным направлениям. Такие статоцисты снабжены дополнительными щетинками, которые удалены от статолита. Щетинки отклоняются от исходного положения благодаря тому, что масса воды, заполняющей полость статоциста, обладает инерцией. То же самое происходит с невромастами в полукружных каналах позвоночных. В состоянии покоя и кутикула, несущая чувствительные щетинки, и вода в полости статоциста неподвижны. Не подвергающиеся стимуляции нейроны посылают в мозг постоянную серию тонических импульсов. Если животное совершает какое-то движение головой, кутикула статоциста со щетинками перемещается с той же скоростью, а вода, обладая инерцией, отстает. Это приводит к тому, что щетинки начинают перемещаться сквозь толщу воды и неизбежно отклоняются ею. Подвергшиеся стимуляции нейроны изменяют частоту посылаемых сигналов, что и воспринимается мозгом как ускорение.

ЭНДОКРИННАЯ И НЕЙРОСЕКРЕТОРНАЯ СИСТЕМЫ

Среди беспозвоночных животных эндокринная и нейросекреторная системы описаны у насекомых и ракообразных, а среди последних наиболее изученной группой являются Malacostraca, в частности Decapoda. Как и у позвоночных животных, многие процессы, реализация которых требует времени (линька, размножение, распределение пигмента в хроматофорах), контролируются гормонами. Большинство гормонов ракообразных имеет нейросекреторную природу. Они синтезируются в телах секреторных нейронов и транспортируются по аксонам, однако некоторые гормоны продуцируются эндокринными органами, не входящими в состав нервной системы. Последняя тем не менее обычно контролирует их работу. Гормоны поступают в кровь и транспортируются к органам-мишеням.

Наиболее важные нейросекреторные структуры десятиногих залегают в стебельках глаз (рис. 19.43). У ракообразных с сидячими глазами подобные образования локализуются рядом с глазами. Сложный глаз располагается на вершине глазного стебелька, внутри которого проходит оптический нерв, а также залегает несколько групп секреторных нейронов, вместе составляющих так называемый **X-орган**. Каждая группа нейронов секретирует свой гормон, один из них — **гормон-ингибитор линьки**. Аксоны этих нейронов направляются к **синусовой железе**, также расположенной в глазном стебельке. В нее поступают и в ней накапливаются секреторные продукты нейронов X-органа, однако признаков секреторной активности самой железы пока обнаружить не удалось. Синусовая железа отделена от гемоцеля тонкой проницаемой мембраной. Гормоны, синтезируемые нейросекреторными клетками X-органа, транспортируются по их аксонам в железу, а из нее выводятся в гемоцель. Кровь напрямую доставляет гормоны к органам-мишеням, разнося их по всему телу. Гормоны, продуцируемые нейросекреторными клетками дополнительных центров нейросекреции, залегающими непосредственно в мозге и подглоточном ганглии, также по аксонам поступают в синусовую железу.

Единственные известные эндокринные органы ракообразных, непосредственно не связанные с нервной системой, — **Y-орган**, яичник и ан-

http://jurassic.ru/

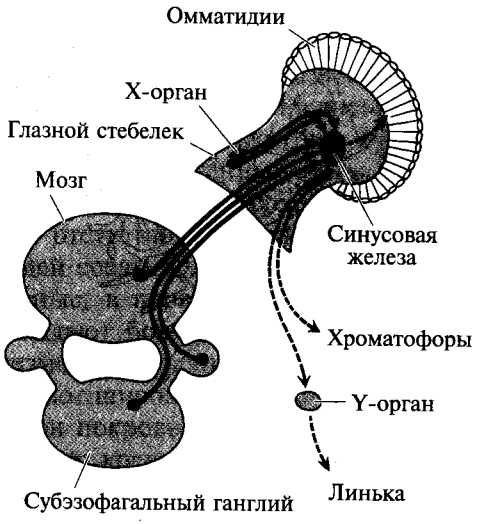


Рис. 19.43. Crustacea: участок нейросекреторной системы, находящийся в глазном стебельке краба (Brachyura).

Аксональные пути показаны сплошными линиями, пунктиром обозначены пути поступления секрета по кровеносной системе (из *Welsh W. H. 1961. Neurohumors and neurosecretion. In Waterman, T. H. (Ed.): The Physiology of Crustacea II. Sense Organs, Integration and Behavior. Academic Press, New York. Pp. 281—311*)

дрогенная железа. Y-орган, располагающийся в передней части цефалоторакса, частично контролируется гормонами, поступающими с кровью из синусовой железы. Один из гормонов, секретируемых Y-органом, — **экдизон**, который запускает процесс линьки. Аналогичный гормон имеется у насекомых[52].

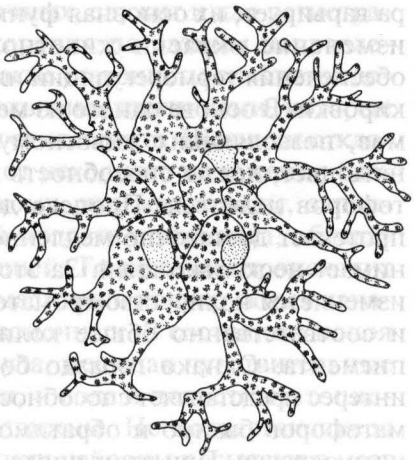
ХРОМАТОФОРЫ

Содержащие пигмент клетки, или хроматофоры, принимают участие в формировании окраски ракообразных. Они залегают под эпидермисом в соединительной ткани и собраны в тех участках, где экзоскелет тонкий или прозрачный. Цвет каждого хроматофора варьирует, их основная функция — изменение окраски животного для обеспечения терморегуляции или маскировки. В основе одного из механизмов, позволяющих животному изменять цвет, лежит способность хроматофоров делиться. Процесс деления протекает достаточно медленно и занимает несколько дней. За это время изменяется количество хроматофоров и соответственно общее количество пигмента. Однако гораздо больший интерес представляет способность хроматофоров быстро и обратимо изменять окраску. При этом число клеток и общее количество пигмента остаются неизменными.

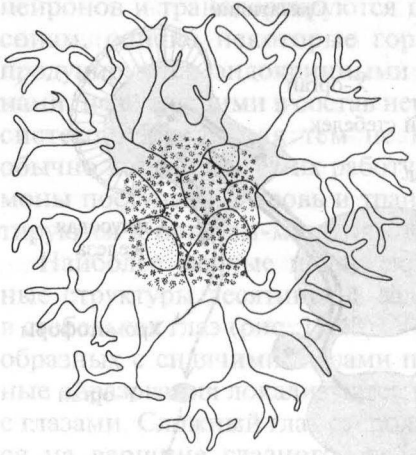
Хроматофоры ракообразных содержат пигментные гранулы и несут многочисленные ветвящиеся отростки (рис. 19.44). Иногда они образуют синцитии, но чаще это группы обособленных, но взаимодействующих друг с другом клеток — своего рода многоклеточные **хроматофорные органы**. Пигментные гранулы свободно перемещаются внутри отдельных клеток, в результате чего внешний вид всего органа заметно изменяется. Когда гранулы распределены по всему объему клеток и занимают практически всю площадь поверхности органа, последний отчетливо различим (рис. 19.44, *А*). Если гранулы сконцентрированы только в клеточных телах на небольшом участке в центре органа, то он наименее заметен (рис. 19.44, *Б*).

Хроматофоры могут содержать белые, красные, желтые, голубые, коричневые и черные пигменты. Красные, желтые и голубые пигменты являются производными каротинов, поступающих с пищей. Красный пигмент, отчетливо различимый у сваренных крабов, омаров и креветок, представляет собой каротиноид астаксантин. В кутикуле живых раков он проч-

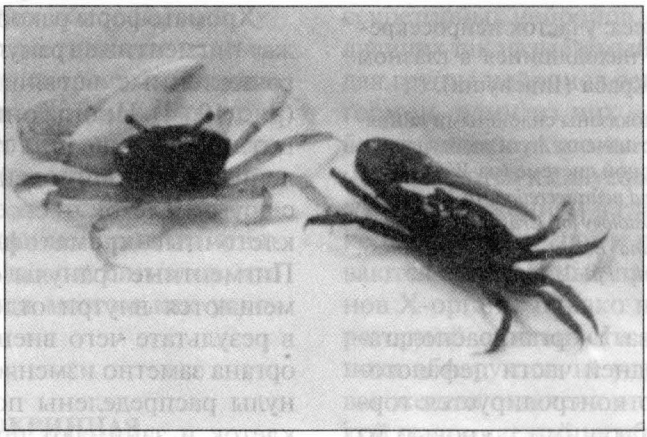
http://jurassic.ru/



А



Б



В

Рис. 19.44.• Crustacea:

А, Б — хроматофор в разных состояниях: *А* — пигмент распределен по всей цитоплазме клеток, *Б* — пигмент сконцентрирован в центральной части хроматофора; каждый хроматофор образован группой хроматофорных клеток, отростки которых отходят во всех направлениях, а не только в плоскости рисунка; *В* — изменение окраски манящего краба, днем краб светлеет, ночью становися темным (*А, Б* — по фотографиям *McNamara, 1981.* В кн. *Prosser A. L. 1973. Comparative Animal Physiology. W. B. Saunders Co. Philadelphia. P. 924*)

но связан с белками и имеет голубой цвет. При варке белки подвергаются денатурации и цвет покровов изменяется на обычный красный. Коричневые и черные пигменты представлены меланинами. У некоторых креветок отдельные хроматофоры содержат до 4 различных пигментов, гранулы которых независимо друг от друга могут мигрировать по цитоплазме клеток. Однако большинство хроматофоров — монохромные образования.

Наиболее распространенный способ быстрого (физиологического) из-

http://jurassic.ru/

менения цвета — побледнение и потемнение, характерное для многих крабов, в том числе и для *манящих крабов* (*Uca*). Они темнеют в дневное время и светлеют ночью (рис. 19.44, *B*). Это чисто эндогенный ритм изменения окраски — он сохраняется даже при отсутствии сигналов из окружающей среды. Однако многие ракообразные, в первую очередь креветки, обладают более совершенным механизмом изменения цвета и демонстрируют широкую цветовую гамму окраски покровов. В хроматофорах маленьких креветок *Paleomonetes*, например, содержатся пигментные гранулы трех цветов: красные, желтые и голубые. В результате их независимого перемещения в цитоплазме хроматофоров креветки могут адаптироваться к любому цвету фона, даже к черному. Подобная способность характерна и для других видов. Перемещение гранул пигмента в хроматофорах контролируется гормонами, поступающими из синусовой железы.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ

Перемещение пигмента в хроматофорах и омматидиях и другие физиологические процессы часто отражают ритм активности, свойственный ракообразным. Эти физиологические ритмы, запускаемые «биологическими часами», интенсивно изучались у многих видов, особенно у *зеленого краба Carcinus meanas* и *манящего краба Uca*. Оба вида обитают на литоральных пологих песчаных и защищенных от прибоя пляжах, однако пик активности *Carcinus* приходится на время прилива, тогда как *Uca*, напротив, проявляет активность во время отлива на обнажающемся песке. За счет перераспределения пигмента в хроматофорах (концентрации или, наоборот, дисперсии пигментных гранул по всему объему цитоплазмы) представители обоих видов бледнеют в ночное время и становятся более темными в дневное (см. рис. 19.44, *B*). Эндогенный ритм изменения окраски сохраняется и при содержании крабов при постоянном освещении или в полной темноте. *Манящие крабы*, собранные в окрестностях Вудсхола (Массачусетс) и перевезенные в Калифорнию, продолжали изменять окраску в соответствии с приливно-отливным циклом места сбора. Удаление глазных стебельков, в которых происходит секреция гормона, приводит к нарушению ритма изменения окраски у представителей рода *Carcinus* и сокращению его амплитуды у представителей рода *Uca*.

Локомоторная активность у обоих видов связана с приливно-отливным циклом и обусловлена «биологическими часами», связанными с лунным периодом. Примерно после недельного содержания в постоянных условиях ритмичность утрачивается. Для восстановления исходного ритма крабов *Uca* достаточно поместить в морскую воду, а *Carcinus* подвергнуть охлаждению. «Биологические часы» обоих видов могут быть «переведены» на новый приливно-отливный цикл. Этого можно добиться, если охлаждать крабов или поместить их в сосуд с более высоким давлением в течение времени, которое соответствует желаемому приливно-отливному циклу.

Наличие сходных циклов активности обнаружено и у других ракообразных, например у *голубого краба Callinectes sapidus*, у обитающего на литорали равноногого рака *Ligia exotica*, ведущего полуназемный образ жизни. Речные раки, живущие на поверхно-

http://jurassic.ru/

сти дна в обычных водоемах, демонстрируют суточный ритм активности, тогда как для видов, поселяющихся в пещерах, подобные ритмы не характерны.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Большинство Decapoda раздельнополы, хотя некоторые виды являются гермафродитами. Сперма у десятиногих передается непрямым путем. Обычно имеет место спаривание, в процессе которого самцы передают самкам сперматофоры (рис. 19.45). Оплодотворение может быть внутренним или наружным.

Как правило, у самцов десятиногих раков семенники парные (см. рис. 19.2, *Б*; 19.3, *А*). От последних берут начало семяпроводы, открывающиеся гонопорами на восьмом грудном сегменте (непосредственно на коксах или в основаниях пятой пары ходных ног). Расположение семенников (в тораксе или абдомене), а также особенности их строения варьируют. Степень развития семяпроводов зависит от особенностей формирования сперматофоров. Обычно семяпровод состоит из двух отделов — проксимального секреторного участка и дистального мускулистого семявыносящего протока. Считается, что сперматофоры, образующиеся в секреторном участке, не дают сперме

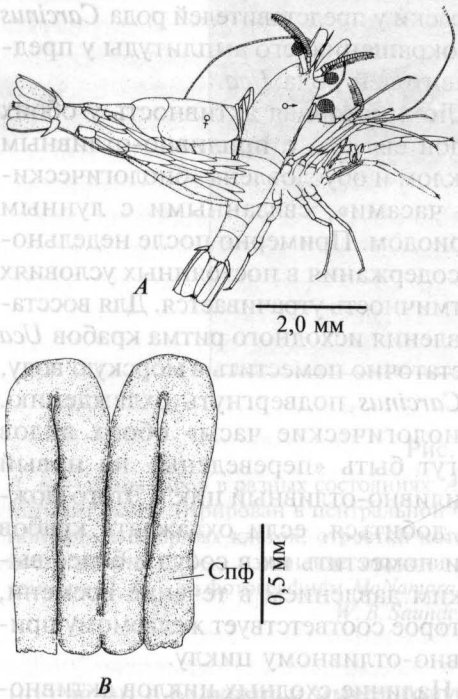


Рис. 19.45. Decapoda: размножение. Передача спермы и сперматофоров у креветок, относящихся к таксону Caridea:

А — расположение партнеров в момент спаривания; *Б* — прикрепленные сперматофоры (Спф) на теле самки, вид с брюшной стороны; *В* — сперматофор (Спф); *Г* — сперматозоиды (из *Bauer R. T. 1976. Mating behaviour and spermatophore transfer in the shrimp Heptacarpus pictus. J. Nat. Hist. 10: 415—440*)

http://jurassic.ru/

растекаться и обеспечивают ей защиту в процессе передачи и хранения половых продуктов. Спермии своим внешним видом часто напоминают кнопку или имеют звездчатую форму; у них отсутствуют средний отдел и жгутик (рис. 19.45, *Г*).

У некоторых видов есть пенис, хотя они не используют его для внутреннего оплодотворения. Эту функцию выполняет первая пара плеопод — гоноподии, которые обеспечивают передачу сперматофоров самке. С помощью пенисов, на вершинах которых располагаются половые отверстия, сперма обычно передается от гонад к гоноподиям и только в редких случаях попадает непосредственно самке. Например, у многих Brachyura плеоподы I имеют вид длинных узких трубчатых образований с отверстиями на обоих концах. Длинные и узкие плеоподы II входят, как поршень, в эти трубки. Короткий и гибкий пенис располагается в основании каждой цилиндрической плеоподы I и доставляет сперматофоры к ее основанию. Плеоподы II проталкивают сперматофоры по трубкам и передают их самке в процессе спаривания.

У самок обычно имеется два яичника (см. рис. 19.35), располагающихся дорсально в тораксе и абдомене, и пара отходящих от них яйцеводов. Последние открываются на вентральной поверхности шестого грудного сегмента у основания переопод III. Исходным принято считать вариант, когда сперматофоры просто прикреплялись к стернитам самки, однако у большинства декапод они вводятся во внутренние или наружные семяприемники, в которых сохраняются до оплодотворения, иногда в течение нескольких лет. Наружные семяприемники — это простые впячивания экзоскелета, внутренние же представляют собой расширенные участки яйцеводов. У Decapoda, для которых характерно внутреннее оплодотворение (например Brachyura), сперматофоры помещаются непосредственно во внутренние семяприемники. У видов с наружным оплодотворением (большинство десятиногих) сперматофоры вводятся в наружные семяприемники или просто прикрепляются к вентральной поверхности тела самки. Оплодотворение происходит в момент выхода яиц из полового отверстия.

Decapoda, ведущие водный образ жизни, разыскивают партнера для спаривания по «запаху» (сигнальными молекулами служат феромоны) и ощупывая друг друга; в отличие от них наземные виды используют зрительные и звуковые сигналы. Для многих видов характерно ритуальное брачное поведение. Самцы некоторых десятиногих могут ввести сперматофор во внутренний семяприемник самки только сразу же после ее линьки, пока кутикула еще мягкая. У многих настоящих крабов самец таскает самку, удерживая ее на вентральной поверхности, пока та не начнет линять. На время линьки самец отпускает самку, а по завершении линьки сразу спаривается с ней.

У наземных видов декапод главную роль при поиске партнера для спаривания играют зрительные и звуковые сигналы. Ведущим амфибионтный образ жизни манящим крабам *Uca* присуще сложное брачное поведение, которое было довольно подробно изучено. Самцы заманивают самок в свои норы, где и совершается спаривание. После этого самки остаются в норах и вынашивают яйца вплоть до выхода молоди. Самцы манящих крабов имеют мощные клешни, которыми они привлекают внимание самок, а также используют для защиты своей норы от других

http://jurassic.ru/

самцов (см. рис. 19.42). Стычки между самцами носят характер ритуальных боев, при этом крупная клешня играет роль щита. Такие поединки включают разнообразные удары и толчки.

Для привлечения самок манящие крабы размахивают более крупной клешней, подобно регулировщику движения, демонстрируя при этом видоспецифичные особенности поведения (рис. 19.46). Самцы также привлекают самок, используя для этого звуковые сигналы. Они либо постукивают проподусом (неподвижным пальцем) бóльшей клешни по субстрату, либо издают звуки, быстро сгибая ходные ноги. Количество ударов в серии и интервалы между сериями видоспецифичны. Звуки передаются как вибрация грунта. Самки могут воспринимать сигналы на расстоянии не больше метра с помощью специальных миохордотональных органов, расположенных в их ходных ногах.

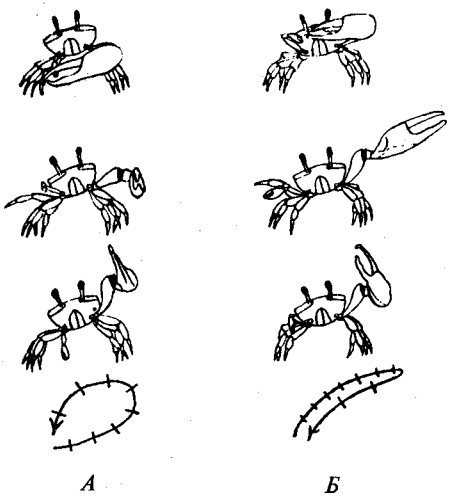


Рис. 19.46. Brachyura: размножение.

Взмахи клешней, совершаемые самцами манящих крабов *Uca mordax* (*А*) и *U. rapax* (*Б*). Вверху — исходная позиция; стрелка — траектория движения клешней, обычно состоящей из серии резких отрывистых движений, которые отмечены в виде поперечных штрихов (из *Salmon M. 1967. Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (genus Uca). Anim. Behav. 15: 449—459*)

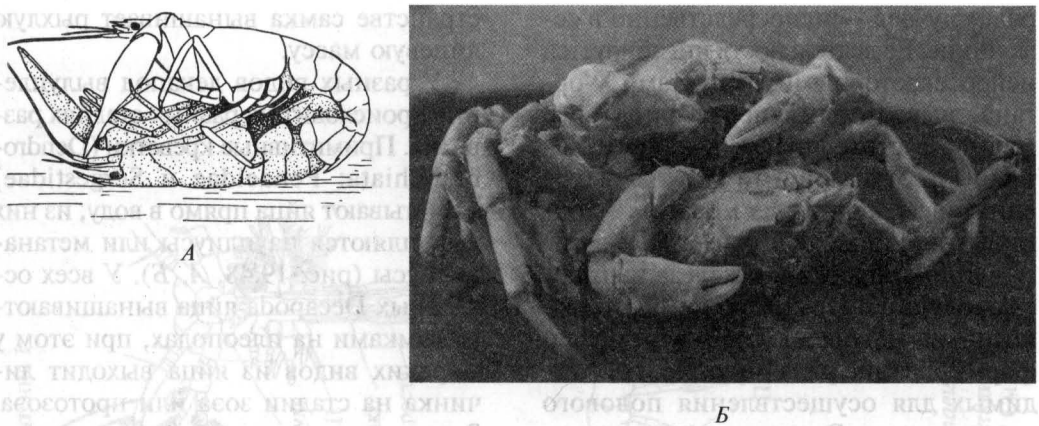
Креветки при копуляции обычно располагаются под прямым углом таким образом, что участки их вентральных поверхностей с половыми отверстиями и гоноподиями оказываются напротив друг друга (рис. 19.45, *А*). Самец с помощью первой и второй пар модифицированных плеопод помещает сперматофор на специальные рецептакулы между грудными конечностями самки (рис. 19.45, *Б*).

Самцы речных раков и омаров переворачивают самку и придерживают ее клешни своими (рис. 19.47, *А*). Самец речного рака вводит в семяприемник самки свободные концы гоноподий I, и сперматофоры перемещаются по их желобкам. При отсутствии семяприемников (что характерно для омаров) самцы прикрепляют сперматофоры к телу самки чаще всего в основаниях ходных ног последних двух пар. У самок лангустов (*Palinurus*) такие сперматофоры хорошо заметны и выглядят как пятна дегтя. Раки-отшельники во время спаривания вынуждены частично вылезать из своих раковин. Партнеры располагаются так, что их вентральные поверхности обращены друг к другу, и одновременно выделяют яйца и сперматофоры.

Настоящие крабы во время копуляции располагаются один над другим, а их вентральные поверхности обращены навстречу друг другу (рис. 19.47, *Б*). Самец распрямляет брюшко, которое обычно подогнуто под цефалоторакс, и выставляет гоноподии. Плеоподы первой пары (гоноподии I), которые передают сперму, вводятся в половые отверстия самки, и сперматофоры помещаются в семяприемник.

У видов, не имеющих семяприемника, яйца откладываются вскоре пос-

http://jurassic.ru/



А *Б*

Рис. 19.47. Decapoda: размножение:

А — копулирующие речные раки, самка расположена внизу; *Б* — спаривание крабов, самка располагается сверху (*А* — из *Andrews in Kaestner A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*; *Б* — фотография *Н. Н. Шунатовой. Из коллекции кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ*)

ле копуляции. У видов с внутренним семяприемником и внутренним оплодотворением (например, у настоящих крабов) отверстие семяприемника после копуляции прикрывается пробкой, и оплодотворение может произойти через год после спаривания.

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Хотя у большинства ракообразных пол определяется генетически, многие процессы, непосредственно связанные с размножением, в том числе наступление половозрелости, состояние и функционирование гонад и формирование вторичных половых признаков, находятся под гормональным контролем. У самок Malacostraca гормональное взаимодействие между яичником и комплексом Х-орган—синусовая железа (см. рис. 19.43) очень напоминает взаимодействие гипофиза и яичника у позвоночных животных. Синусовая железа выделяет **гормон, ингибирующий деятельность гонад** (gonad-inhibiting hormone, GIH), который подавляет созревание яйцеклеток в яичнике в течение всего года, кроме периода размножения. С наступлением периода половой активности начинается продукция гормона, стимулирующего деятельность гонад (gonad-stimulating hormone, GSH). В результате гормональной стимуляции уровень GIH в крови падает и начинается развитие яйцеклеток. В это же время и также под воздействием GSH яичник вырабатывает собственный гормон, который инициирует последующие анатомические преобразования, подготавливающие организм самки к вынашиванию яиц, такие, как формирование яйценосных щетинок на плеоподах или оостегитов и марсупиума у представителей Peracarida. Такие изменения организации появляются при следующей линьке.

Развитие семенников и половых признаков самцов Malacostraca контролируется гормонами **андрогенной железы**, образованной секреторной эндокринной тканью. Эта железа располагается на конце семяпровода, а в

http://jurassic.ru/

ряде случаев — непосредственно в семеннике. Ее деятельность ингибируется нейросекреторными продуктами Х-органа, выводимыми через синусовую железу, а стимулируется нейросекретами, поступающими (также через синусовую железу) из мозга или подглоточного ганглия. Подвергшаяся стимуляции андрогенная железа начинает продуцировать **андрогенный гормон**, который запускает сперматогенез и формирование ряда структур, необходимых для осуществления полового размножения. Этот же гормон стимулирует брачное поведение самцов и формирование у них вторичных половых признаков. Удаление андрогенной железы приводит к утрате самцами присущих им половых признаков и перерождению семенника в овариальную ткань. При пересадке андрогенной железы самке яичники последней трансформируются в семенники, а сама она приобретает мужские половые признаки. При удалении Y-органа до полового созревания организма развитие его гонад сильно замедляется. Если же Y-орган удален у половозрелой особи, это никак не отражается на состоянии ее гонад. Феромоны, выделяемые самками голубого краба, инициируют брачное поведение самцов, за исключением тех особей, у которых ампутированы глазные стебельки.

РАЗВИТИЕ

Примитивные креветки из семейства Penaeidae и родственные им формы выметывают яйца прямо в воду. У всех остальных Decapoda самки приклеивают яйца к плеоподам и вынашивают их. Брюшко у самок настоящих крабов, обычно плотно подогнутое, отгибается. В образовавшемся пространстве самка вынашивает рыхлую яйцевую массу.

У разных видов декапод вылупление происходит на разных стадиях развития. Примитивные креветки (Dendrobranchiata: Penaeidae и Sergestidae) выметывают яйца прямо в воду, из них вылупляются науплиусы или метанауплиусы (рис. 19.48, *А*, *Б*). У всех остальных Decapoda яйца вынашиваются самками на плеоподах, при этом у морских видов из яйца выходит личинка на стадии зоэа или протозоэа. Зоэа и следующие за ней постларвальные стадии у разных видов носят специальные названия (рис. 19.49, *В*, *Г*). Стадию зоэа у многих крабов можно легко узнать по длинному шипу на роструме, кроме того, задний край карапакса иногда несет еще пару длинных латеральных шипов (рис. 19.49, *А*). По крайней мере у некоторых видов наличие шипов, по-видимому, препятствует выеданию личинок мелкими рыбами. Постларвальная стадия развития крабов, имеющая полный набор конечностей, носит название мегалопы (рис. 19.49, *Б*).

Многие десятиногие, обладающие планктонной личинкой, во взрослом состоянии или на ювенильной стадии населяют прибрежные мелководья, эстуарии и маршевые луга. Например, эстуарии и маршевые луга являются «детскими садами» для многих креветок Penaeidae. У обитателей холодных вод и абиссали отчетливо прослеживается тенденция к сокращению продолжительности личиночной стадии. Для пресноводных Decapoda, как правило, характерны прямое развитие и отсутствие личиночной стадии. Солоноватоводные формы, такие как голубой краб (*Callinectes*), и виды, мигрирующие в реки, например *Eriocheir*, на период размножения возвращаются в более соленые воды. Развитие

http://jurassic.ru/

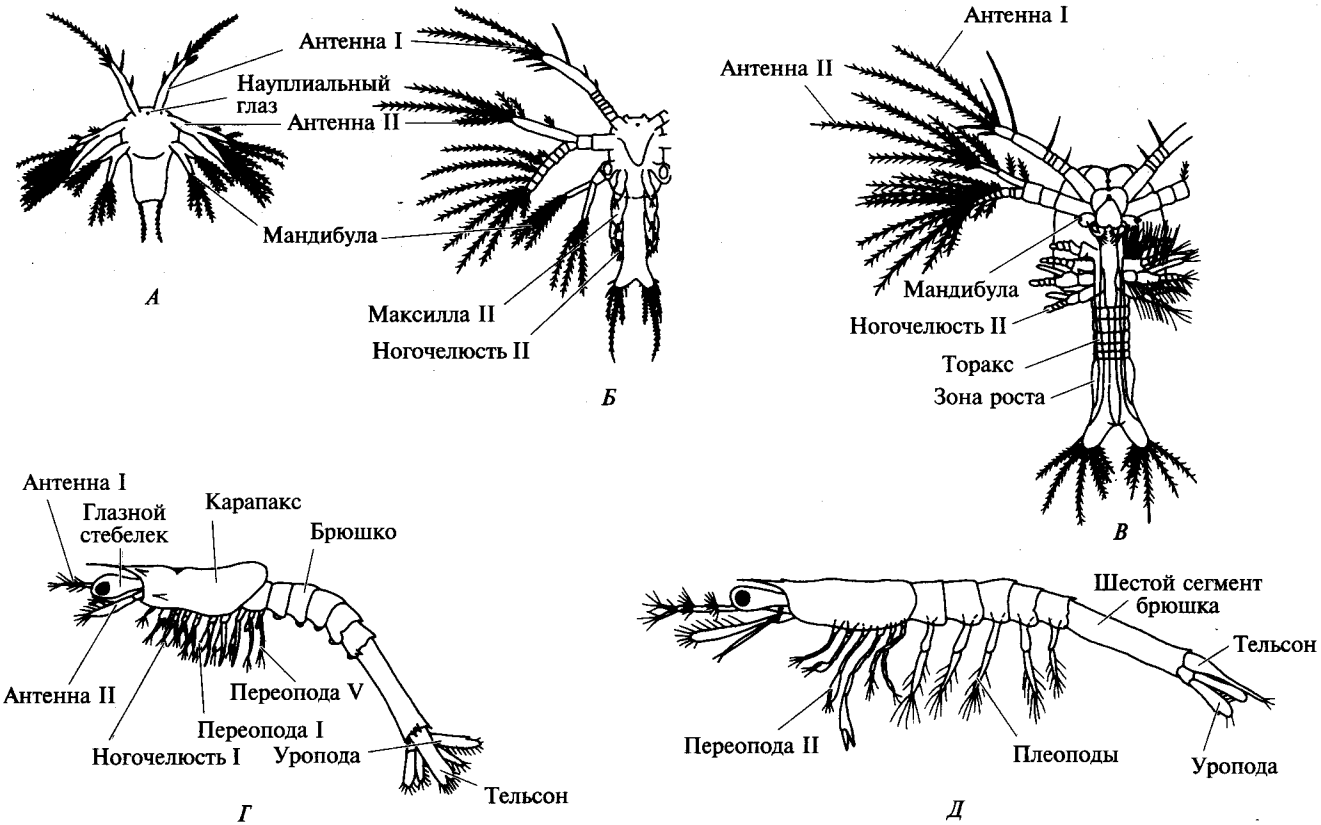


Рис. 19.48. Decapoda: основные стадии развития креветки *Penaeus*:

А — ранний науплиус; *Б* — метанауплиус; *В* — протозоэа; *Г* — зоэа (мизис)*; *Д* — постличиночная стадия (по *Dobkin* из *Anderson D. T. 1973. Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods. Pergamon Press, Oxford. P. 495*). * См. примеч. ред. 9.

http://jurassic.ru/

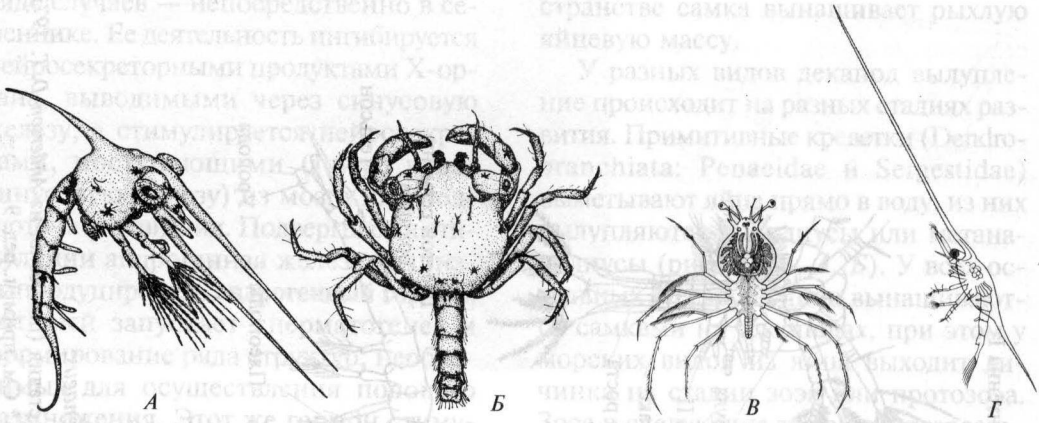


Рис. 19.49. Личиночные стадии декапод:

А — зоэа; *Б* — мегалопа настоящего краба *Rhithropanopeus harrisii*; *В* — филлосома (зоэа) лангуста *Palinurus*; *Г* — метазоэа «краба» *Porcellana* (Anomura) (*А, Б* — из *Costlow J. D. and Bookhout C. G. 1971. Fourth European Marine Biology Symposium. Cambridge University Press. London. P. 214. Copyrighted and reprinted by permission of the publisher*; *В* — по *Claus*, с изменениями)

большинства наземных представителей Anomura и Brachyura протекает в море. Самки, несущие под брюшком кладку с развивающимися яйцами, мигрируют на берег и заходят в воду в тот момент, когда вылупляются личинки (на стадии зоэа). Наземные крабы Potamonidae с прямым развитием полностью утратили связь с морем, хотя для размножения они все-таки возвращаются в пресные водоемы.

ЛИНЬКА И РОСТ

У многих ракообразных, в том числе у речных раков, омара *Homarus* и у балянусов, линьки и рост происходят на протяжении всей жизни особи, хотя промежутки между линьками с возрастом значительно удлиняются. Продолжительность жизни таких раков может быть достаточно высока, и они могут достигать значительных размеров. У других, например у некоторых крабов, линьки и рост прекращаются по достижении определенной возрастной стадии, когда особь достигает половозрелости или характерного для данного вида размера.

Физиологические процессы, связанные с линькой, регулируются гормонами подобно тому, как это имеет место у насекомых. Y-орган (он соответствует проторакальным железам насекомых) продуцирует экдизон, воздействующий на эпидермальные клетки и пищеварительные железы (печень). Он инициирует наступление предлиночного состояния. Образование экдизона Y-органом ингибируется гормоном, выделяемым синусовой железой. Экспериментально было показано, что удаление Y-органа препятствует началу линьки, тогда как ампутация глазного стебелька с синусовой железой запускает преждевременную подготовку к линьке. Подавление продукции экдизона Y-органом гормоном синусовой железы принципиально отличает гормональный контроль линьки ракообразных от насекомых. У последних кардиальные тела не ингибируют, а скорее стимулируют

http://jurassic.ru/

синтез экдизона проторакальными железами (подробнее см. гл. 21. — *Примеч. ред.*).

Регуляция продукции линочных гормонов, а следовательно, и всего линочного цикла контролируется различными стимулами, воздействующими на ЦНС. У речных раков, для которых характерны сезонные линьки, главным контролирующим фактором является длина светового дня (фотопериод), тогда как у краба *Carcinus* в роли такого фактора выступает нарастание массы тканей.

АУТОТОМИЯ

Утрата конечностей — практически неизбежное событие в жизни многих ракообразных, а десятиногие вообще способны к самокалечению, или аутотомии конечностей. Отделение ноги обычно происходит в строго определенном месте, называемом **плоскостью отрыва**, или плоскостью аутотомии. Последняя рассекает объединенные базиподит и ишиоподит, или **базиишиоподит** (см. рис. 19.36). Внутри конечности, как раз в плоскости аутотомии, залегает двойная поперечная мембрановидная складка, пронизанная нервом и кровеносными сосудами. При аутотомии разрыв конечности происходит между двумя мембранами складки, одна из которых остается прикрепленной к базальному обломку конечности. Отверстия в мембране быстро сжимаются, что предотвращает сильное кровотечение. У некоторых видов аутотомия имеет место только в том случае, если конечность отбрасывается самим животным либо захватывается хищником или подвергается воздействию какой-то иной внешней силы. У большинства эволюционно продвинутых Decapoda (исключение составляет лишь ряд креветок) аутотомия представляет собой рефлекторное действие. Если хищник схватил рака за конечность или повредил ее, то осуществляется рефлекторный акт — специальный аутотомирующий мускул энергично сокращается и переламывает конечность по плоскости аутотомии.

После отделения конечности и образования корочки на открытой ране, на культе закладывается маленькая «почка» новой конечности. Однако ее рост вскоре прекращается вплоть до наступления следующего предлиночного периода. Именно в период подготовки к линьке осуществляются быстрый рост и регенерация. В процессе линьки на месте мешковидной почки оформляется новая конечность, но она гораздо меньше утраченной. Аутотомия нескольких конечностей индуцирует начало линьки, однако сначала должна завершиться предлиночная регенерационная фаза. Если удалить частично регенерировавшие конечности, линька не начнется, пока не сформируются новые почки конечностей.

Филогенетическая система Decapoda

- Decapoda
  - Dendrobranchiata
  - Pleocyemata
    - Stenopodidea
    - Caridea
    - Astacidea
    - Thalassinidea
    - Palinura
    - Anomura
      - Paguroidea
      - Galatheoidea
      - Hippoidea
    - Brachyura
      - Dromiacea
      - Archeobrachyura
      - Oxystomata
      - Oxyrhyncha
      - Cancridea
      - Brachyrhyncha

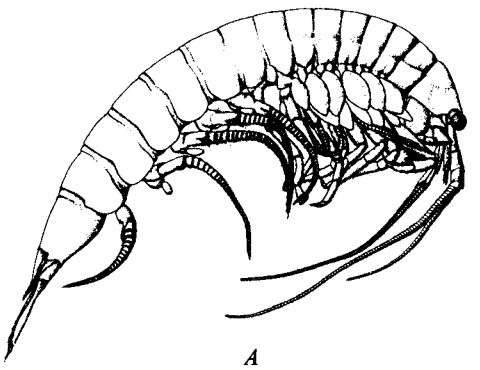
http://jurassic.ru/

SYNCARIDA[SO]

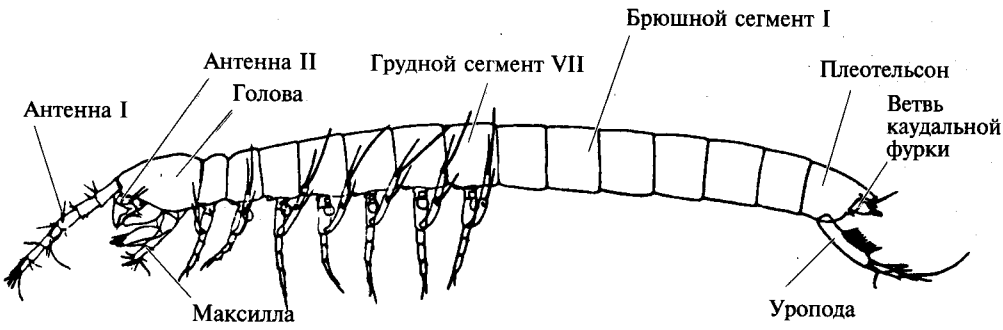
Синкариды объединяют около 50 видов примитивных ракообразных, относящихся к двум таксонам — Anaspidacea и Bathynellacea[53]. Некоторые ископаемые синкариды были обнаружены в морских биотопах, однако все современные представители этого таксона — обитатели пресных вод.

ANASPIDACEA[O]

Внешне представители рассматриваемого таксона напоминают креветок, однако им присущ ряд весьма примитивных признаков (рис. 19.50, *А*). Специализация сегментов и конечностей выражена относительно слабо. Первый грудной сегмент несет ногочелюсти и сливается с головой, формируя небольшой цефалоторакс[54], однако карапакс при этом отсутствует. Все остальные грудные конечности имеют одинаковое строение. Брюшко состоит из 6 сегментов и может нести до 5 пар плеопод. У самцов плеоподы I и II преобразованы в совокупительный аппарат; оплодотворение внутреннее. Уроподы располагаются на шестом брюшном сегменте, за которым следует тельсон. Anaspidacea населяют реликтовые пресные водоемы, где хищники либо крайне малочисленны, либо полностью отсутствуют. Они обнаружены в пещерах, реках и озерах Тасмании, Австралии, Новой Зеландии и Южной Америки. Некоторые заселяют норы речных раков, тогда как многие обитают на заросшем дне озер. Представители этой группы — седи-



А



Б

Рис. 19.50. Syncarida:

А — Anaspides tasmaniae (Anaspidacea), особи этого вида достигают 5 см в длину; *Б — Parabathynella neotropica* (Bathynellacea), вид сбоку. Особи этого вида не превышают 1,2 мм в длину (*А* — из *Schminke H. K. 1978. Die phylogenetische Stellung der Stygocarididae (Crustacea, Syncarida) — unter besonderer Berücksichtigung morphologischer Ähnlichkeiten mit Larvenformen der Eucarida. Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 16: 225—229*; *Б* — из *Noodt W. 1965. Natürliches System und Biogeographie der Syncarida. Gewässer and Abwässer. 37—38, 77—186*)

http://jurassic.ru/

ментаторы или хищники, самый крупный из них достигает 5 см в длину.

BATHYNELLACEA[O]

К Bathynellacea относятся имеющие удлиненное тело слепые рачки, населяющие интерстициаль или подземные воды (рис. 19.50, *Б*). Большинство обитает в пресных и за редкими исключениями солоноватых водах. *Thermobathynella* встречается в горячих источниках, температура которых иногда достигает +55 °С. Это небольшие по размеру раки, тело у них червеобразной формы, конечности редуцированы — все это особенности, характерные для интерстициальных животных. Тело подразделяется на три тагмы: голову, грудь и брюшко, какие-либо проявления вторичного тагмозиса отсутствуют. В состав торакса входит восемь сегментов, и ни один из них не слит с головой. Цефалоторакс, ногочелюсти и карапакс отсутствуют. Двуветвистые конечности первых семи грудных сегментов имеют одинаковое строение. Торакоподы восьмого сегмента сильно редуцированы или отсутствуют. Шестой сегмент брюшка и тельсон сливаются друг с другом и образуют плеотельсон. Конечности брюшка, за исключением пары уропод на плеотельсоне, редуцированы или отсутствуют.

Bathynellacea — самые мелкие представители Malacostraca: наиболее крупные рачки *Bathynella magna* достигают в длину всего 3,4 мм, а самый маленький *Brasilibathynella fiorianopolis* не превышает 0,5 мм. Представители Bathynellacea являются космополитами.

EUPHAUSIACEA[O] [55]

Эуфаузииды, или криль, — пелагические ракообразные длиной около 3 см (рис. 19.51, *А*). Все 85 известных в настоящее время видов обитают в море. Как и примитивные Decapoda, формой тела эуфаузииды напоминают креветок. Их хорошо развитый карапакс слит с грудными сегментами. Однако в отличие от декапод боковые края карапакса эуфаузиид не достигают вентральной поверхности и не прикрывают снаружи основания конечностей. Соответственно жаберные камеры отсутствуют, и жабры смотрят наружу (рис. 19.51, *А*). Грудные конечности двуветвистые, жабры представлены нитевидными выростами протоподита — эпиподитами (рис. 19.51, *Б*). Экзоподиты грудных конечностей со-

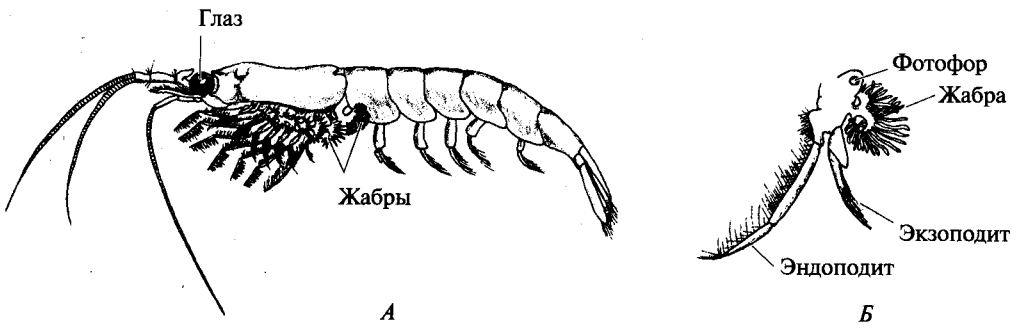


Рис. 19.51. Euphausiacea:
А — *Meganyctiphanes*; *Б* — седьмая пара грудных конечностей (*А*, *Б* — из *Calman*)

http://jurassic.ru/

вершают ритмичные взмахи, что обеспечивает поступление свежей воды к жабрам. Хотя у представителей этой группы имеется восемь пар грудных конечностей, обычно VIII, а иногда и VII пара редуцированы. Ногочелюсти у эуфаузиид отсутствуют, хотя у хищных форм торакоподы II могут превращаться в хватательные придатки. Плеоподы, уроподы и тельсон криля имеют такое же строение, как и у креветок.

Строением пищеварительной системы эуфаузииды напоминают Decapoda. Короткое сердце снабжено двумя парами остий. Выделительная система личинок представлена максиллярными железами, а взрослых раков — антеннальными. Сложные глаза располагаются на стебельках. Экзоскелет тонкий и гибкий.

Для плавания эуфаузииды используют крупные, покрытые щетинками плеоподы.

Большинство представителей этой группы питается взвешенными в воде частицами и специализируется на потреблении зоопланктона, но многие поглощают и фитопланктон. Некоторые фильтруют донные отложения, и только несколько видов являются хищниками. Покрытые щетинками эндоподиты грудных конечностей образуют характерную воронку, располагающуюся под тораксом и называемую **пищевой корзинкой** (см. рис. 19.51, *А*). Питание осуществляется эпизодически, при этом «корзинка» функционирует в качестве невода. Эндоподиты вытягиваются вперед так, чтобы «охватить» максимальный объем воды. При их подгибании объем корзинки уменьшается, вода при этом выталкивается наружу, проходя через фильтр из щетинок. Оставшуюся в корзинке пищу максиллы передают мандибулам, и далее она поступает в ротовое отверстие.

Большинство эуфаузиид обладает способностью к биолюминесценции. Их тело несет десять напоминающих глаза фотофоров, которые располагаются на коксах (см. рис. 19.51, *Б*), глазных стебельках и стернитах брюшка. В состав фотофора входят линза, пигментный бокал, рефлектор и множество клеток, генерирующих световое излучение. Возможно, люминесценция представляет собой адаптацию к стайному образу жизни и облегчает поиски партнеров в период размножения.

Передача спермы самке осуществляется при помощи сперматофоров, которые сохраняются во внутреннем семяприемнике достаточно долго. Откладка яиц и оплодотворение обычно происходят через несколько недель после копуляции. У большинства эуфаузиид яйца просто выметываются в воду, однако самки нескольких видов прикрепляют их к плеоподам и в течение непродолжительного времени вынашивают. Дробление полное, первые три деления бластомеров напоминают спиральное дробление (см. примеч. 39 к гл. 16. — *Примеч. ред.*). Вылупляющиеся из яиц науплиусы не питаются и претерпевают длинный ряд последовательных линек, пока не достигнут взрослого состояния. Эуфаузииды отличаются от остальных ракообразных тем, что продолжают часто линять и после достижения половозрелости. Когда пищи недостаточно, в ходе следующих друг за другом линек рачки могут уменьшаться в размерах.

Для эуфаузиид в целом характерен космополитизм, примерно две трети известных видов встречаются во всех океанах. В каждом конкретном районе Мирового океана обычно присутствует довольно много видов эуфаузиид, которые эксплуатируют сход-

http://jurassic.ru/

ные ресурсы. Однако в большинстве случаев зоны обитания этих видов пространственно четко разграничены. Большинство видов населяет эпипелагиаль, многие являются мезопелагическими (от 200 до 900 м), и только некоторые освоили батипелагиаль. В пределах этих зон каждый вид заселяет оптимальные для него глубины, однако многие могут совершать вертикальные миграции.

Эуфаузииды в большинстве своем являются важными членами пелагических сообществ. Антарктические виды, такие, как обитающий в пелагиали *Euphausia superba* (длина тела этих рачков достигает 5 см), образуют огромные стаи. Они служат основной пищей для многих морских животных, и голубой кит поглощает по тонне эуфаузиид от 1 до 4 раз в день. Стая эуфаузиид может покрывать площадь, равную нескольким городским кварталам. С высоты она выглядит как медленно ползущая изменяющая форму гигантская амёба.

Наибольшее количество рачков сосредоточено в относительно тонком слое, толщина которого не превышает нескольких метров от поверхности воды. Плотность в стаях иногда достигает 60 000 экз./м^3. Практически все особи в стае либо достигли половой зрелости, либо очень близки к этому.

Сбивающиеся в стаи *Euphausia superba* линяют очень быстро, в течение нескольких секунд, если же рачка потревожить, он, без преувеличения, «выскакивает» из своей шкурки. Экзувий остается висеть сзади и, вероятно, служит отвлекающей приманкой, которая дезориентирует хищников.

Лов антарктического криля — важная отрасль промышленности. За 1989 и 1990 г. было выловлено более 395 000 т, причем на долю русских и японских рыбаков приходится около 95 % улова.

PANCARIDA[SO]

THERMOSBAENACEA[O]

Отряд Thermosbaenacea — единственный таксон высокого ранга, включаемый в состав Pancarida[56]. Он объединяет около 35 видов, встречающихся в горячих источниках, пещерах и грунтовых водах. Только несколько видов из этой группы обитают в интерстициали морских побережий — это мелкие рачки длиной всего несколько миллиметров. Особенности их организации заметно варьируют, но у всех голова слита с первым грудным сегментом, что приводит к формированию маленького цефалоторакса[57] и переона, состоящего из семи сегментов. Небольшой по размеру карапакс слит с первым грудным сегментом. Кроме него он покрывает еще несколько сегментов, число которых варьирует у разных видов. У самок карапакс вытянут и формирует дорсальную выводковую камеру. Оостегиты отсутствуют. Первая пара торакальных конечностей преобразована в ногочелюсти, переоподы по большей части двуветвистые. Плеоподы присутствуют только на самых передних сегментах брюшка. За шестым сегментом, на котором находятся уроподы, следует тельсон[58]. Представители таксона Thermosbaenacea — детритофаги, плавающие вверх ногами за счет работы переопод. Главным органом дыхания, через который осуществляется газообмен, служит карапакс. Очень короткое сердце несет всего две остии. Нефридии не описаны. Оплодотворение, по-видимому, внутреннее.

http://jurassic.ru/

PERACARIDA[SO]

Peracarida — один из самых крупных таксонов ракообразных. Он включает 12 000 видов, которые распределяются между семью таксонами высокого ранга (отрядами). По размерам перакариды обычно уступают Decapoda: длина тела большинства видов не превышает 2 см, однако самый большой представитель этой группы достигает 42 см. Перакариды, хотя и не бросаются в глаза, как десятиногие, тем не менее богато и разнообразно представлены в морских биотопах. Кроме того, они встречаются в пресных водах и на суше. Таксон Peracarida включает мизид, амфипод (разноногих раков), кумовых, миктациевых (Mictacea), спелеогрифовых (Spelaeogriphacea), клешненосных осликов и изопод (равноногих раков).

Наиболее характерной особенностью перакарид — наличие у самок вентрального **марсупиума**, или выводковой камеры, расположенной под тораксом (см. рис. 19.62, *Б*). Выводковая камера образована крупными, гибкими, пластинчатыми **оостегитами**, отходящими от кокс некоторых грудных конечностей и направленных к средней линии тела (рис. 19.52). Оостегиты — это покрытые щетинками эпиподиты, которые отграничивают участок пространства под тораксом. Стернум формирует свод камеры, а оостегиты — ее дно. Яйца развиваются в марсупиуме. Развитие обычно прямое, хотя у некоторых форм из яиц вылупляются особи, находящиеся на постларвальных стадиях развития. Для ряда перакарид характерна личиночная стадия «манка», которая обладает полным набором конечностей, за исключением

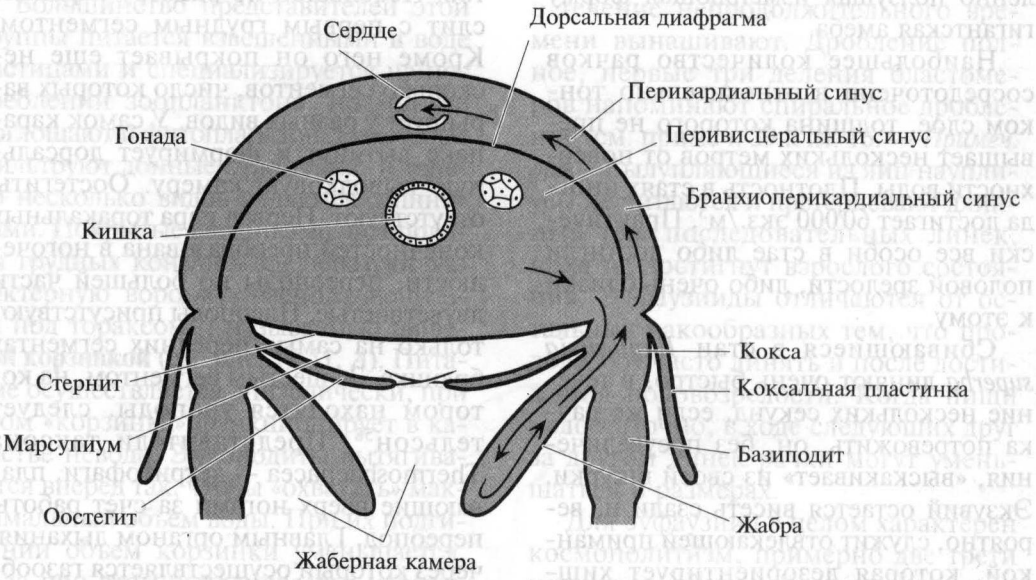


Рис. 19.52. Peracarida: схема поперечного среза через тело рачка из таксона Amphipoda, отражающая положение переопод, жабр и марсупиума. Стрелками отмечено направление тока крови. Для упрощения схемы членики конечностей дистальнее базиподита не показаны (из *Kaestner A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*)

http://jurassic.ru/

восьмой пары торакопод (седьмой пары переопод).

Первый грудной сегмент, а у некоторых представителей два или даже три первых сегмента сливаются с головой, образуя цефалоторакс. Конечности этих сегментов представлены ногочелюстями, остальные грудные сегменты несут переоподы. Мандибулы снабжены характерной подвижной зубовидной пластинкой (lacinia mobilis), которая располагается между так называемой молярной частью и инцизорным отростком[59]. Карапакс может присутствовать или отсутствовать. Науплиальный глаз никогда не сохраняется у взрослых форм; сложные глаза могут быть стебельчатыми или сидячими.

Исходно перакариды питались взвешенными в воде частицами, используя для этого максиллы. Из ныне живущих форм это свойственно многим мизидам, кумовым ракам и клешненосным осликам. Однако у большинства перакарид прослеживается тенденция к переходу на другие типы питания. Наиболее крупные и хорошо известные таксоны перакарид — Amphipoda (бокоплавы) и Isopoda (равноногие).

MYSIDACEA[O]

Мизиды — мелкие креветкоподобные перакариды, населяющие пресные, солоноватые и морские биотопы. Длина тела большинства мизид варьирует от 2 до 30 мм, однако батипелагические *Gnathophausia* (рис. 19.53, *А*) могут достигать 35 см. Многие мизиды играют важную роль в сообществах северных озер, однако в своем большинстве это морские бентосные или пелагические формы.

Мизидам присуще большое количество примитивных признаков, на-

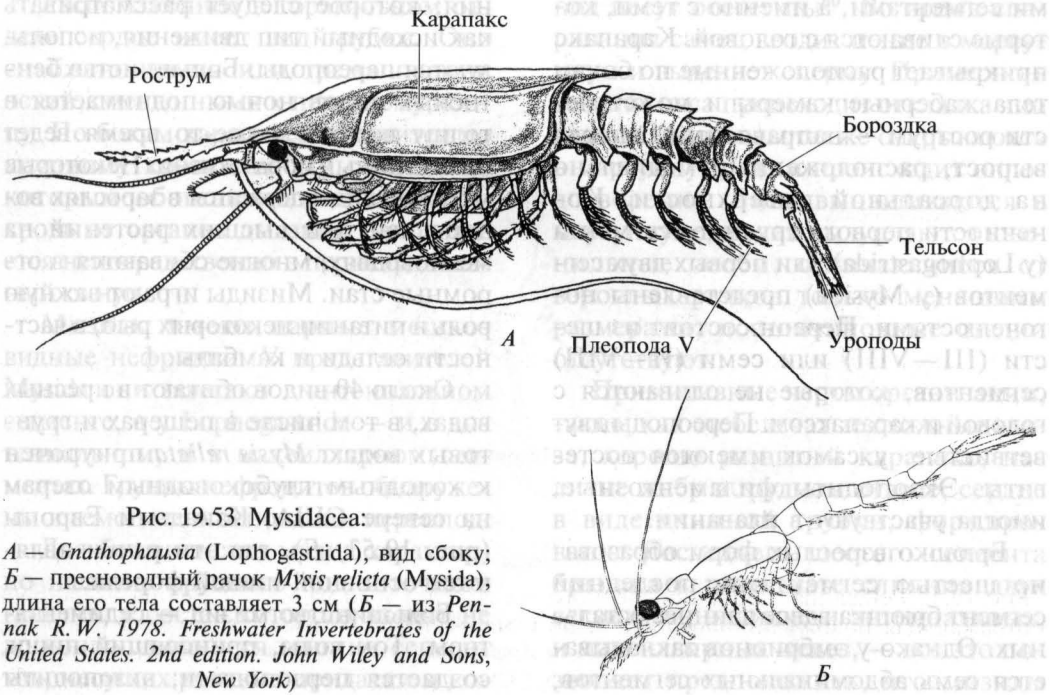


Рис. 19.53. Mysidacea:

А — *Gnathophausia* (Lophogastrida), вид сбоку; *Б* — пресноводный рачок *Mysis relicta* (Mysida), длина его тела составляет 3 см (*Б* — из *Pennak R. W. 1978. Freshwater Invertebrates of the United States. 2nd edition. John Wiley and Sons, New York*)

http://jurassic.ru/

пример креветкообразная форма тела, встречающаяся у большинства архаичных Malacostraca. Вероятно, мизиды более близки к предкам перакарид, нежели все остальные современные представители этого таксона. Mysidacea включают два хорошо обособленных подтаксона: Lophogastrida и Mysida (рис. 19.53). Лофогастриды более примитивны, чем Mysida, и полнее отражают особенности организации предковой формы Peracarida. Морфологически они сходны с Euphausiacea и архаичными креветками Penaeidea. Таксон Mysidacea включает около 100 видов, относящихся к нескольким родам, в том числе *Gnathophausia*, *Heteromysis*, *Lophogaster*, *Mysidopsis*, *Mysis* и *Neomysis*.

От одного до трех первых сегментов груди сливаются с головой и формируют цефалоторакс. Карапакс большой, прикрывающий весь торакс. В отличие от креветок и эуфаузиид он срастается лишь с первыми торакальными сегментами, а именно с теми, которые сливаются с головой. Карапакс прикрывает расположенные по бокам тела жаберные камеры и может нести рострум — направленный вперед вырост, расположенный медиально на дорсальной поверхности. Конечности первого грудного сегмента (у Lophogastrida) или первых двух сегментов (у Mysida) представлены ногочелюстями. Переон состоит из шести (III—VIII) или семи (II—VIII) сегментов, которые не сливаются с головой и карапаксом. Переоподы двуветвистые, у самок имеются оостегиты. Экзоподиты филаментозные, иногда участвуют в плавании.

Брюшко взрослых форм образовано шестью сегментами, последний сегмент брюшка вдвое длиннее остальных. Однако у эмбрионов закладывается семь абдоминальных сегментов, позднее последние два сегмента сливаются, так что у взрослых рачков присутствует лишь длинный шестой сегмент. У лофогастрид на этом сегменте сохраняется поперечная борозда, маркирующая границу, по которой и произошло слияние сегментов (см. рис. 19.53, *А*). Первые пять абдоминальных сегментов формируют плеон и могут нести двуветвистые плеоподы, хотя у самок Mysida плеоподы редуцированы или отсутствуют. Шестой абдоминальный сегмент несет уроподы и тельсон, образующие хвостовой плавник, подобно тому, как это имеет место у креветок.

Морские мизиды встречаются практически на всех глубинах, начиная с прибрежных мелководий. Хотя некоторые виды обитают в пелагиали, большинство так или иначе связано с дном. Многие плавают непосредственно над поверхностью грунта, некоторые ползают по дну, роются в грунте или закапываются в него. Для плавания, которое следует рассматривать как исходный тип движения, используются переоподы. Большинство бентосных видов ночью поднимается в толщу воды и какое-то время ведет планктонный образ жизни. Некоторые морские виды держатся в зарослях водорослей или высших растений на мелководьях; многие сбиваются в огромные стаи. Мизиды играют важную роль в питании некоторых рыб, в частности сельди и камбалы.

Около 40 видов обитают в пресных водах, в том числе в пещерах и грунтовых водах. *Mysis relicta* приурочен к холодным глубоководным озерам на севере США, Канады и Европы (рис. 19.53, *Б*), где эти рачки являются основной пищей форели.

Большинство мизид — седиментаторы. Ток воды, приносящий пищу, создается переоподами; экзоподиты

http://jurassic.ru/

транспортируют пищевые частицы в медиовентральный пищевой желобок, располагающийся между коксами переопод. Вода и содержащиеся в ней пищевые частицы перемещаются по желобку вперед и достигают фильтрационного аппарата, образованного щетинками максилл II. Здесь пищевые частицы извлекаются из воды. Мизиды питаются как мелкими частицами, счищаемыми с поверхности тела, так и сравнительно крупными планктонными организмами, которых они отлавливают с помощью «пищевой корзинки», образованной эндоподитами переопод. Многие батипелагические формы являются хищниками.

Жаберная камера отграничена от окружающей среды карапаксом. Газообмен осуществляется преимущественно через его внутреннюю поверхность. Поступление свежей воды обеспечивают эпиподиты ногочелюстей. У лофогастрид в дыхании принимают участие и эпиподиты переопод.

Расположенное в торакальном отделе сердце имеет вид трубки. Оно снабжено двумя или тремя парами остий, смещенными к переднему концу. По бокам карапакса находится по крупному кровеносному синусу, по которым обогащенная кислородом кровь от органов дыхания направляется непосредственно в перикардиальный синус.

Мизиды имеют парные мешковидные нефридии. У представителей Mysida они залегают в антеннальном сегменте, а у Lophogastrida — и в антеннальном, и в максиллярном сегментах. Группы нефроцитов обнаружены в гемоцеле в основании переопод.

Для большинства мизид характерно наличие крупного подглоточного ганглия, в состав которого входят не до конца слившиеся ганглии сегментов, несущих ротовые придатки и конечности грудного отдела. Ганглии брюшных сегментов остаются обособленными. У эмбрионов закладываются 7 пар брюшных ганглиев, по два ганглия в каждом брюшном сегменте. Мизиды имеют хорошо развитые сложные стебельчатые глаза. У представителей Mysida в основании эндоподита уропод располагается статоцист. При использовании оптики статоцист хорошо виден через прозрачную кутикулу уропод — это самый простой способ отличить мизид от других похожих на креветок ракообразных.

Мизиды раздельнополы; оплодотворение наружное и осуществляется в марсупиуме. Гонады имеют вид парных трубок, они залегают в торакальном отделе; половое отверстие у самок открывается на шестом грудном сегменте, а у самцов — на восьмом. У самцов имеется пара длинных копулятивных органов (пенисов), расположенных на стернитах восьмого грудного сегмента. У самок семь пар переопод несут оостегиты[60]. Во время спаривания самец вводит пенис в марсупиум и выделяет сперму. Примерно в течение часа происходит откладка яиц самкой, яйцеводы также открываются в марсупиум, где и происходит оплодотворение. Яйца вынашиваются в марсупиуме, из яиц вылупляются ювенильные особи, отличающиеся от взрослых рачков только меньшими размерами; постличиночные стадии отсутствуют.

Примитивные черты организации, такие, как стебельчатые сложные глаза, хорошо развитый карапакс, наличие жабр в грудном отделе, сердце в виде длинной трубки, формирование последнего шестого сегмента брюшка в результате слияния двух сегментов, наличие и антеннальных, и максиллярных желез, — все это позволяет предположить, что мизиды

http://jurassic.ru/

очень рано отделились от предковых форм Peracarida.

AMPHIPODA[o]

Амфиподы (разноногие раки, или бокоплавы) — это небольшие ракообразные, обильно и разнообразно представленные в водоемах разного типа. Среди перакарид Amphipoda — самый крупный таксон, насчитывающий более 6000 видов. Большинство амфипод — морские организмы, однако многие обитают и в пресных водах, а в состав одного семейства входит несколько наземных и полуземных видов. Морские амфиподы очень разнообразны, широко распространены и играют важную роль и в бентосных, и в планктонных сообществах.

Тело большинства бокоплавов в той или иной степени уплощено в латеральном направлении, что придает этим ракообразным отдаленное сходство с креветками (рис. 19.54). Сидячие сложные глаза заместили стебельчатые, которые были свойственны предковым формам. Обе пары антенн обычно хорошо развиты, мандибулы снабжены пальпами и подвижной пластинкой.

Карапакс отсутствует, хотя первый грудной сегмент (а иногда и второй) сливается с головой и образует небольшой цефалоторакс (см. примеч. 54. — *Примеч. ред.*). Конечности первого грудного сегмента преобразованы в ногочелюсти, которые сливаются своими основаниями. Все остальные семь грудных сегментов, образующие перон, несут по паре одноветвистых переопод. Коксы переопод снабжены широкими уплощенными коксальными пластинками, которые функционально соответствуют карапаксу Decapoda: в совокупности они образуют защитную структуру вокруг вентральной поверхности торакса (см. рис. 19.52; 19.54). Этот участок, в котором располагаются жабры, является жаберной камерой, а у самок еще и марсупиумом. Переоподы первой и

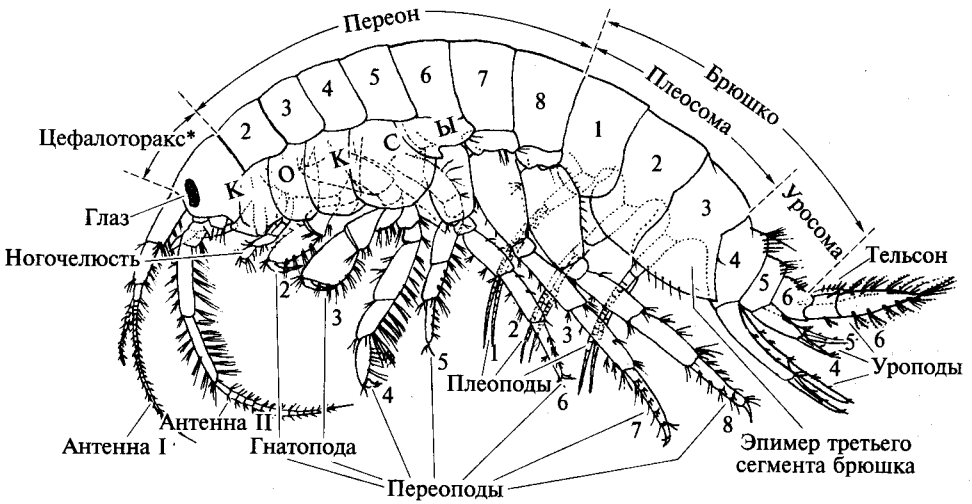


Рис. 19.54. Amphipoda. Внешнее строение гаммаруса (Amphipoda), вид сбоку (из *Bousfield E. L. 1973. Shallow-Water Gammaridean Amphipoda of New England. Cornell University Press, Ithaca, New York. 334 p.*). * См. примеч. 54. — *Примеч. ред.*

http://jurassic.ru/

второй пары, или гнатоподы, обычно увеличены и несут подклешни (рис. 19.54). Первые четыре пары переопод направлены вперед, дактилоподиты этих конечностей обращены назад. В отличие от них, задние три пары переопод направлены назад, а их дактилоподиты смотрят вперед. Жабры и оостегиты представляют собой выступающие в жаберную полость уплощенные эпиподиты, которые отходят от кокс переопод и направлены к средней линии тела (см. рис. 19.52).

Брюшко, состоящее из 6 сегментов, подразделяется на два отдела по три сегмента: переднюю **плеосому**[61] и заднюю **уросому** (см. рис. 19.54). Участки тергитов плеосомальных сегментов, вытянутые в вентральном направлении, называются **эпимерами**[62]; они ограничивают участок пространства непосредственно под вентральной поверхностью брюшка, который является продолжением жаберной камеры. Плеосома несет три пары двуветвистых конечностей — плеоподы. Они используются для плавания и создают токи, приносящие в жаберную камеру свежую воду. Уросома лишена эпимеров, три пары двуветвистых конечностей этого отдела — уроподы прочные и одеты жесткой кутикулой; с их помощью рачки отталкиваются от субстрата, прыгают, плавают, роются в грунте (см. рис. 19.54).

Длина тела большинства амфипод колеблется от 5 до 15 мм, однако у некоторых интерстициальных видов она не превышает 1 мм. В Тихом океане на глубине 5300 м был обнаружен один вид-гигант, достигающий 28 см в длину; этот вид не определен, он известен только по фотографиям. Большинство амфипод прозрачные, коричневатые или серые, однако некоторые виды имеют яркую окраску (красные, зеленые или зелено-голубые).

РАЗНООБРАЗИЕ AMPHIPODA

В состав таксона Amphipoda входят Gammaridea (бокоплавы; рис. 19.55), Hyperiidea (гипериды; рис. 19.56), Caprellidea (морские козочки; рис. 19.57) и Ingolfiellidea (рис. 19.58).

Gammaridea[SO]

Это самый крупный таксон разноногих раков, который включает 5000 из 6000 видов, относящихся к Amphipoda (рис. 19.55). Представителей этой группы можно рассматривать как «типичных» амфипод, в наибольшей степени сохранивших все характерные признаки рассматриваемой группы. Тело бокоплавов в большинстве случаев сжато с боков (см. рис. 19.54), хотя некоторые уплощены в дорсовентральном направлении (рис. 19.55, *Д*). Большинство бокоплавов — бентосные животные и обычно тесно связаны с дном, хотя и способны активно плавать. У типичных гаммарид имеются большие коксальные пластинки, крупный абдомен несет 6 пар конечностей, сложные глаза сравнительно небольшого размера. Первый грудной сегмент слит с головой и образует цефалоторакс (см. примеч. 54. — *Примеч. ред.*).

Гаммариды играют важную роль во многих морских бентосных сообществах, где их видовое разнообразие и численность популяций могут достигать высоких значений. Бокоплавы поселяются в норках в грунте (инфаунные виды), обитают на поверхности разных гетерогенных субстратов (эпифаунные виды), а некоторые ведут планктонный образ жизни. Многие виды гаммарид (и инфаунные, и эпифаунные) обитают в трубках, они строят их из разных материалов, например глины, песка, фрагментов ра-

http://jurassic.ru/

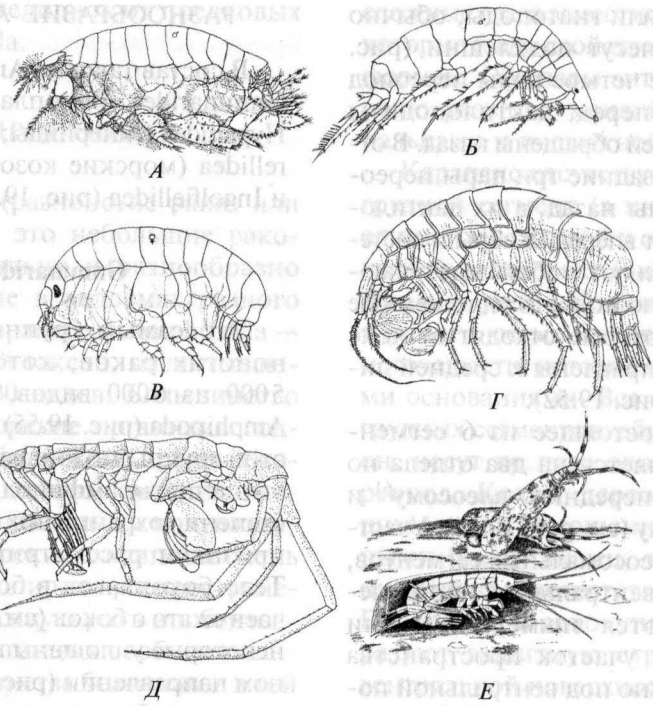


Рис. 19.55. Amphipoda: Gammaridea:

А — обитающий в грунте рачок *Haustorius canadensis* (Haustoriidae) обладает сильными копательными ногами и фильтрующим ротовым аппаратом; *Б* — обитатель грунта *Plathyischnopus herdmani* (Plathyischnopidae); *В* — некрофаг *Orchomenella minuta* (Lysianassidae), питающийся трупами животных; *Г* — *Eusirus cuspidatus* (Eusiridae); *Д* — комменсал морских ежей *Dulichia rhabdoplastis* (Podoceridae), распространенный на Тихоокеанском побережье США; эти рачки живут на тяжах детрита, построенных из их собственных фекальных пеллет и вытянутых между концами игл морского ежа; питаются диатомовыми водорослями, поселяющимися на этих тяжах, или же отфильтровывают детрит и планктон из окружающей воды с помощью выступающих наружу антенн; *Е* — *Cerapus* (Cerapidae); рачки этого вида живут в переносных трубках, которые сами секретируют (*Б* — из *Barnard J. L. 1969. The families and genera of marine gammaridean Amphipods. U. S. Nat. Mus. Bull. 27: 1—535*; *Г* — по *Sars* из *Bousfield E. L. 1973. Shallow-Water Gammaridean Amphipoda of New England. Cornell University Press, Ithaca, New York. 334 p.*; *Д* — из *McCloskey L. R. 1970. A new species of Dulichia commensal with a sea urchin. Pac. Sci. 24: 90—98. © 1970. By permission of the University of Hawaii Press*; *Е* — по *Schmitt*, с изменениями)

стений и раковин, которые они скрепляют вместе секретом желез, расположенных в переоподах четвертой и пятой пар. Трубка может быть стационарная или «переносная». Многие виды вступают в комменсальные отношения с другими беспозвоночными животными: губками, асцидиями или полихетами. Несколько видов являются паразитами. Как и другие Malacostraca, гаммариды преимущественно детритофаги, седиментаторы и хищники.

За исключением нескольких интерстициальных видов, бокоплавы — единственная группа амфипод, освоившая пресные водоемы, в которых они играют большую роль, особенно для растительности. Было показано, что плотность популяции таких видов

http://jurassic.ru/

может достигать 10 000 экз./м^2. В самом древнем и глубоком в мире озере Байкал обнаружено почти 300 эндемичных бентосных и планктонных видов, длина тела некоторых превышает 6 см. Гаммариды хорошо представлены и в подземных биотопах, более 600 видов обнаружены в пещерных водоемах и подземных источниках.

Плавают гаммариды с помощью плеопод. Обычно они плавают не все время: периоды активного движения в толще воды чередуются с более длительными периодами ползания или копания в грунте. Всплывают рачки, совершая направленный назад взмах брюшком и отталкиваясь от субстрата жесткими уроподами. Медленное ползание по субстрату осуществляется с помощью переопод, однако быстрое движение требует согласованной работы переопод и плеопод. Тело рачка при этом, как правило, сильно наклонено в одну сторону, откуда и произошло широко распространенное название *«бокоплав»*.

Амфиподы (в отличие от равноногих раков Isopoda) не преуспели в освоении суши. Несколько наземных и полуземных видов Amphipoda, относящихся к семейству Talitridae (Gammaridea), называются *морскими блохами*. Морские блохи, очень многочисленные на многих пляжах, обитают в береговых выбросах, чаще всего под вынесенными на берег водорослями или обломками древесины. За зоной выбросов они закапываются в песок, но далеко за уровень максимальных приливов не заходят, а в случае опасности прыгают, резко распрямляя назад брюшко с уроподами и тельсоном. Амфиподы, длина тела которых составляет около 2 см, могут прыгать на расстояние до 1 м. В Южном полушарии несколько видов этого семейства были обнаружены во влажном перегное и почве достаточно далеко от береговой линии[63]. В Северном полушарии их иногда можно обнаружить в оранжереях. Отсутствие у амфипод адаптаций к уменьшению потерь воды жестко ограничивает возможность использования ими наземных местообитаний. Распространение немногочисленных наземных видов строго приурочено к теплым и влажным биотопам.

Морские блохи *Talitrus*, выбирая оптимальный биотоп в супралиторали, используют для этого зрение и ориентируются по солнцу. Если рачков переместить выше или ниже уровня полной воды, они мигрируют обратно и безошибочно возвращаются в предпочитаемую ими зону. Эти ракообразные оценивают положение солнца над горизонтом, и, кроме того, они способны определять направление «восток-запад» на конкретном участке побережья. «Внутренние часы» позволяют интерполировать изменение угла падения солнечного света в течение дня. Для ориентации рачки используют не только астрономическую, но и другую разнообразную информацию (уровень горизонта, крутизна берегового склона, влажность песка и размер частиц), однако визуальные ориентиры являются наиболее важными. *Alicella*, *Ampelisca*, *Aora*, *Cerapus*, *Corophium*, *Cyrtophium*, *Gammarus*, *Haploops*, *Haustorius*, *Hyalella*, *Melphidippela*, *Orchomenella*, *Talorchestia*.

Hyperiidea[SO]

Таксон включает около 500 видов пелагических морских амфипод (рис. 19.56). Те немногие данные об их жизненных циклах, которыми мы располагаем, позволяют предположить, что хотя бы некоторую часть своей жизни все гипериидеи проводят в ка-

http://jurassic.ru/

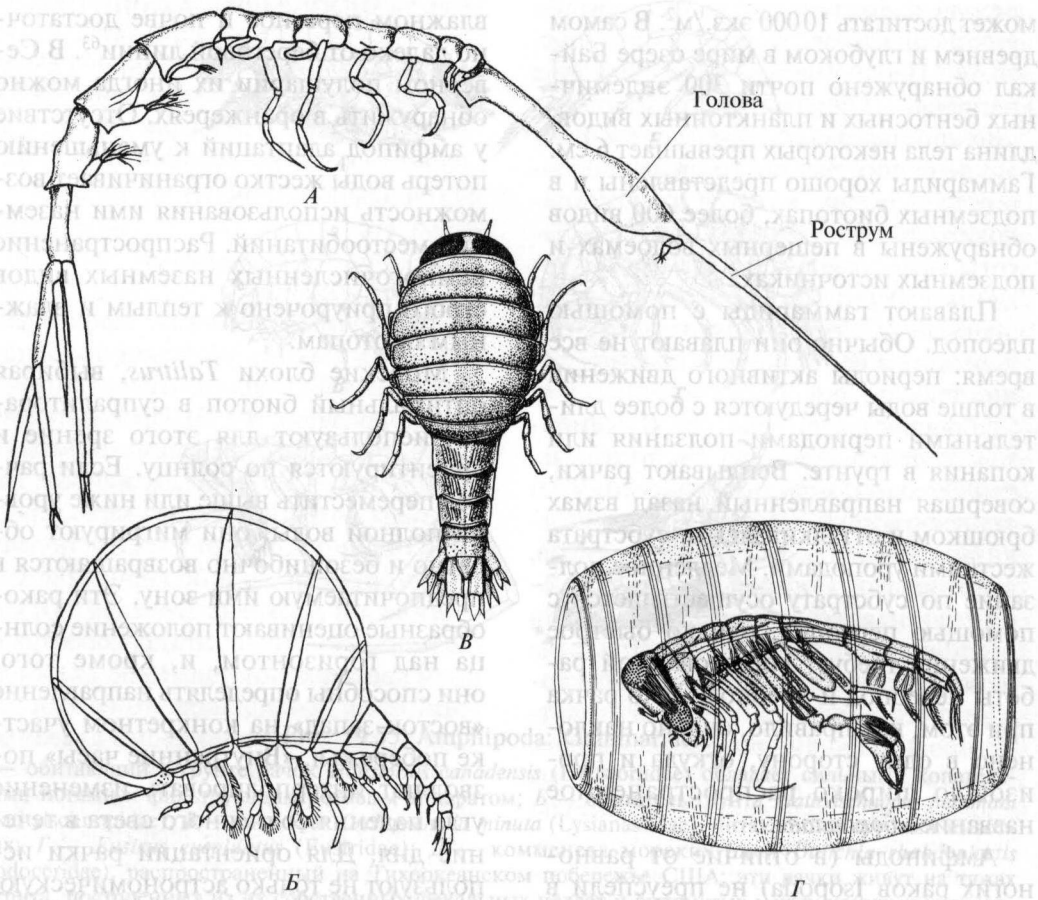


Рис. 19.56. Amphipoda: Hyperiidea:

А — *Rhabdosoma*, обладающая удлиненной головой и игловидным рострумом; *Б* — *Mimonectes*, длина тела 2,5 см; *В* — *Hyperia*, длина тела 2 см, представители этого рода обычно прикрепляются к планктонным кишечнополостным и гребневикам; *Г* — *Phronima sedentaria*, длина тела 3 см, обитает в сальпах (*А* — по *Stebbing* из *Calman*; *Б* — по *Schellenberg* из *Kaestner A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*; *В* — по *Sars*; *Г* — по *Claus*)

честве комменсалов или паразитов планктонных организмов, обладающих студенистым телом, например сальп, сифонофор, медуз, гребневиков. В частности, представители таксона Phronimidae обитают в бочонковидных туниках сальп (рис. 19.56, *Г*), в которых они активно плавают в толще воды.

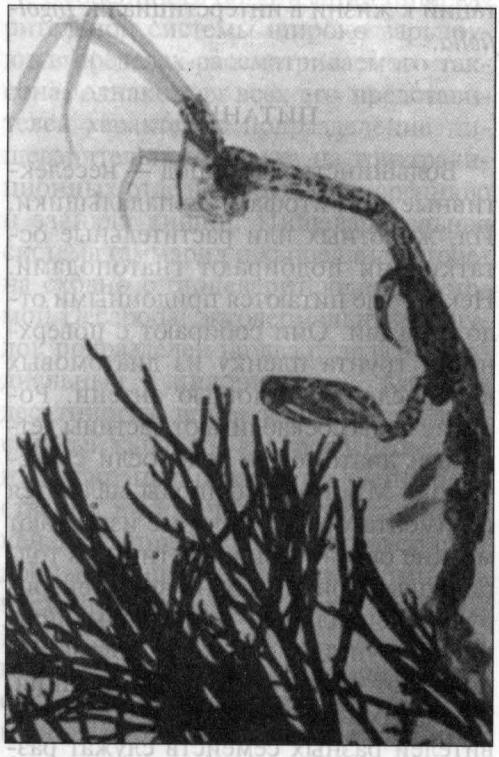
Гипериидны внешне напоминают бокоплавов, однако у них небольшие, слабо развитые коксальные пластинки (рис. 19.56, *Б*) и очень крупные сложные глаза, которые занимают большую часть поверхности головы (рис. 19.56, *В*, *Г*). Голова слита с первым грудным сегментом, конечности которого представляют собой редуцированные ногочелюсти, состоящие только из трех (вместо обычных семи) члеников. Антарктический вид *Hyperiella dilatata*, являющийся пищей для рыб, избегает поедания хищниками, вступая в комменсальные отношения с морским ангелом *Clione limacina*

http://jurassic.ru/

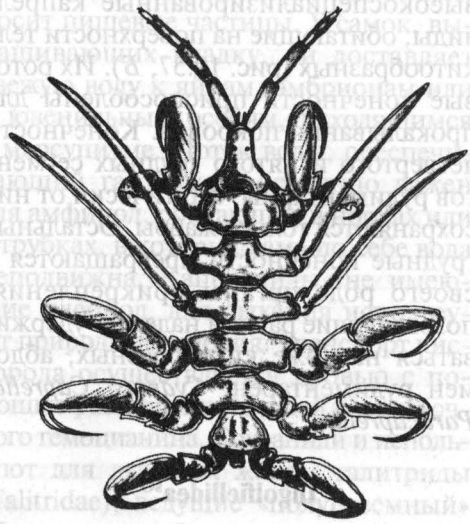
(Opisthobranchia). Этого очень неприятного на вкус моллюска рачок удерживает на своей спинной поверхности. *Hyperia*, *Mimonectes*, *Parathemisto*, *Phronima*, *Rhabdosoma*, *Scina*.

Caprellidea[sO]

Представители этого таксона, называемые *морскими козочками* (рис. 19.57), высокоспециализированные исключительно морские бентосные амфиподы, которые поселяются в зарослях водорослей, гидроидов, мшанок. Большинство из них — засадные хищники, охотящиеся на мелких беспозвоночных, однако некоторые питаются эпифитными диатомовыми водорослями. Современные капреллиды представлены примерно 350 видами. Морские козочки внешне отличаются от остальных амфипод. У них длинное, палочковидное, цилиндрическое, не сжатое с боков тело. Второй грудной сегмент частично слит с головой. Цефалоторакс, таким образом, состоит из головы и двух грудных сегментов. Первый грудной сегмент, как обычно, несет ногочелюсти, однако конечности второго грудного сегмента преобразованы в гнатоподы. Третий грудной сегмент несет вторую пару гнатопод. Конечности четвертого и пятого грудных сегментов редуцированы или рудиментарны, они невелики по размеру и преобразованы у самцов в жабры, а у самок — в крупные оостегиты. Марсупиум, таким образом, приурочен к четвертому и пятому торакальным сегментам и располагается в центре торакса. Конечности шестого—восьмого грудных сегментов хорошо



А



Б

Рис. 19.57.• Amphipoda: Caprellidea:

А — морская козочка *Caprella equilibra*, прикрепившаяся к водоросли; *Б* — китовая вошь *Cyamus boopis* — комменсал китов (*А* — фотография любезно предоставлена D. P. Wilson; *Б* — по Sars)

http://jurassic.ru/

развиты, несут подклешни и позволяют цепко хвататься за субстрат. Коксы редуцированы или рудиментарны. В состав брюшка входит 5 сегментов, несущих лишь рудименты конечностей.

Характер движения морских козочек напоминает движение гусениц бабочек-пядениц. Они удерживаются за субстрат гнатоподами, сильно изгибают вверх переон и подтягивают задний конец тела вперед. Прикрепившись к субстрату задними переоподами, они выпрямляют переон. При этом передний конец тела перемещается вперед.

Род *Caprogammarus* занимает промежуточное положение между капреллидами и гаммаридами. У представителей этого таксона брюшко несет функционирующие плеоподы и уроподы. Китовые вши из семейства Cyamidae — высокоспециализированные капреллиды, обитающие на поверхности тела китообразных (рис. 19.57, *Б*). Их ротовые конечности приспособлены для прокалывания покровов. Конечности четвертого и пятого грудных сегментов рудиментарны, фактически от них сохраняются только жабры. Остальные грудные конечности превращаются в своего рода органы прикрепления, позволяющие рачкам надежно удерживаться на коже китообразных; абдомен рудиментарен. *Cyamus*, *Caprella*, *Paracaprella*.

Ingolfiellidea[so]

Представители этой группы, длина которых часто не превышает 1 мм, адаптированы к обитанию в интерстициали в море и в пресных водах (рис. 19.58). Тело цилиндрическое, грудь и брюшко хорошо развиты. Плеоподы рудиментарны, однако первые две пары уропод хорошо выражены.

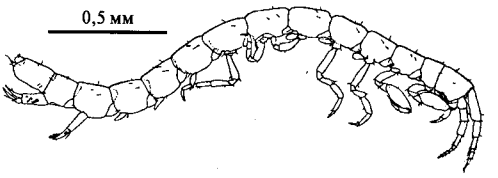


Рис. 19.58. Amphipoda: Ingolfiellidea. *Ingolfiella putealis*, слепой интерстициальный разноногий рачок, обладающий червеобразной формой тела (из *Stock J. H. 1976. A new member of the crustacean suborder Ingolfiellidea from Bonaire, with a review of the entire suborder. Vitg. Naturwet. Studiekring Suriname Ned. Antilen. 86*: 57—75)

Известно 30 видов, обитающих в подземных, интерстициальных и глубоководных местах обитания. Небольшие размеры этих рачков, отсутствие глаз и пигментации, червеобразная форма тела и редуцированные конечности — часто встречающийся комплекс адаптаций к жизни в интерстициали. *Ingolfiella*.

ПИТАНИЕ

Большинство амфипод — неселективные детритофаги и падальщики. Ил, животных или растительные остатки они подбирают гнатоподами. Некоторые питаются придонными отложениями. Они собирают с поверхности грунта пленку из диатомовых водорослей с помощью антенн. Роющие виды соскабливают частицы детрита и диатомовые водоросли с песчинок. Многие амфиподы являются седиментаторами, которые извлекают мелкие органические частицы из толщи воды. При этом одни виды генерируют специальный поток воды, приносящий пищу, тогда как другие используют один поток и для питания, и для дыхания. Фильтрами у представителей разных семейств служат разные конечности, несущие щетинки,

http://jurassic.ru/

в частности передние переоподы, максиллы и антенны. Гипериды, многие капреллиды и представители двух семейств гаммарид — хищники, однако и в других таксонах амфипод немало форм, которые пополняют свой рацион, отлавливая мелких животных.

Паразитизм у амфипод встречается гораздо реже, нежели у родственной группы Isopoda. Очень небольшое число видов является эктопаразитами рыб, их ротовые конечности преобразованы в ротовой аппарат сосущего типа. Возможно, китовые вши (Cyamidae) также являются эктопаразитами, однако они могут поглощать и диатомовые водоросли, и частицы детрита, накапливающиеся на коже кита. Вероятно, и некоторых гипериид, поглощающих кусочки тела своих хозяев, тоже следует рассматривать как паразитов.

Особенности организации пищеварительной системы широко варьируют в пределах рассматриваемого таксона, однако для всех его представителей характерно подразделение пищеварительного тракта на три традиционных отдела: переднюю, среднюю и заднюю кишки. Пищеварительная система гаммарид и капреллид устроена сходно с пищеварительной системой Decapoda: эктодермальный желудок подразделен на два отдела — кардиальный и пилорический. Как и у десятиногих, в нем формируется дорсальный канал, по которому несъедобные частицы поступают непосредственно в кишечник, и вентральный канал, который транспортирует съедобные пищевые частицы в многочисленные пищеварительные железы. В последних осуществляется абсорбция пищевых веществ. Пищеварительная система хищных гипериид устроена гораздо проще и лишена выстланного кутикулой желудка.

ДЫХАНИЕ, ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ И ЭКСКРЕЦИЯ

Главными органами дыхания, через которые осуществляется газообмен, являются пластинчатые или мешковидные жабры, расположенные на коксах либо нескольких, либо всех конечностей грудных сегментов, со второго по седьмой. Жабры прикрепляются к внутренней поверхности кокс и залегают в пределах жаберной камеры, дорсальная поверхность которой сформирована стернитами, а латеральные — коксами и переоподами (см. рис. 19.52). Сами коксы также принимают участие в газообмене. Поток воды через жаберную камеру, создаваемый работающими плеоподами и направленный от переднего конца тела к заднему, одновременно служит и для дыхания, и для плавания, а у некоторых седиментаторов еще и приносит пищевые частицы. У самок, вынашивающих кладку, он доставляет свежую воду к яйцам, эмбрионам или к ювенильным особям, находящимся в марсупиуме. Поток воды, обеспечивающий газообмен, особенно важен для амфипод, обитающих в норках или в трубках, в которых сама по себе вода неподвижна. Капреллиды, не имеющие плеопод, для дыхания используют природные течения. Транспорт кислорода осуществляется кровью с помощью растворенного в ней внеклеточного гемоцианина. Сохранили и используют для дыхания жабры талитриды (Talitridae), ведущие «полуназемный» образ жизни. Они очень зависят от влажности воздуха; их распространение ограничено влажным песчаным грунтом под штормовыми выбросами или сырой подстилкой влажных лиственных лесов. Эти животные вынуждены питаться ночью, поскольку потери влаги в это время суток уменьшаются.

http://jurassic.ru/

Сердце амфипод имеет вид трубки с одной или тремя парами остий, расположенной в тораксе дорсально над жабрами. Артериальная система не достигает такого уровня развития, как это имеет место у Decapoda. Кровь из сердца через переднюю и заднюю аорты поступает в перивисцеральный синус и омывает внутренние органы. Затем она собирается в вентральной части тела и направляется к жабрам, где обогащается кислородом (см. рис. 19.52). После этого по бранхиоперикардиальному сосуду кровь движется в дорсальном направлении в перикардиальный синус. Экскреторные органы представлены антеннальными железами, которые хорошо развиты у пресноводных видов и рудиментарны у наземных амфипод.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Субэзофагальный ганглий гаммарид и капреллид образован слившимися ганглиями сегментов, несущих ротовые конечности и ногочелюсти. У гаммарид вентральный нервный ствол парный, расположенные по его ходу ганглии всех сегментов переона и плеосомы сохраняют обособленность. Ганглии трех сегментов уросомы слиты и формируют задний **уросомальный ганглий**.

Подобно другим членистоногим, амфиподы обладают большим количеством разнообразных сенсорных щетинок (см. рис. 19.7, *А*). Кальцеолы — булавовидные щетинки, вероятно, выполняющие хеморецепторную функцию, располагаются на обеих парах антенн. Принято считать, что эстетаски и кальцеолы помогают самцам отыскивать готовых к размножению самок. Как и у всех остальных перакарид, за исключением мизид, сидячие глаза амфипод — сложные, аппозиционного типа, хотя покрывающий их участок кутикулы не разделен на фасетки. У гаммарид и гипериид в голове имеются напоминающие статоцисты органы Беллонци[64], которые, вероятно, воспринимают направление действия силы тяжести или определяют магнитные поля.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Амфиподы — раздельнополые животные, имеющие парные трубчатые гонады; им обычно присущ половой диморфизм: самцы крупнее самок. Гнатоподы самцов часто крупнее гнатопод самок и обычно демонстрируют признаки далеко заходящей специализации. Оплодотворение наружное. Семяпроводы, отходящие от семенников, открываются гонопорами на вершине мягких гибких пенисов, которые располагаются на стерните восьмого грудного сегмента. У большинства амфипод гоноподии отсутствуют.

Яйцеводы берут начало от яичников и открываются гонопорами непосредственно в марсупиум. Гонопоры расположены на коксах шестого грудного сегмента. Оостегиты вначале закладываются как маленькие выросты на ювенильных стадиях развития и постепенно увеличиваются в процессе последующих линек. Они достигают окончательных размеров, свойственных половозрелым особям, и приобретают характерное опушение из щетинок перед линькой, непосредственно предшествующей спариванию. Образование оостегитов находится под контролем гормона яичников.

Разнообразие форм брачного поведения амфипод очень велико. Описанный ниже вариант характерен для всех эпибентосных видов гаммарид. Перед спариванием самец при помощи эсте-

http://jurassic.ru/

тасков, расположенных на антеннах, определяет местонахождение готовой к спариванию самки по выделяемым ею феромонам. Затем самец буквально садится на самку верхом: он обхватывает самку, плотно прижимая к своей вентральной поверхности ее спинную поверхность. В таком положении он таскает самку в течение нескольких дней, остающихся до наступления партуриальной линьки, т.е. последней линьки, непосредственно предшествующей спариванию. В процессе **партуриальной линьки** завершается формирование оостегитов. Сама линька является сигналом к тому, что самка готова к спариванию, откладке яиц и вынашиванию молоди. Перед линькой самец удерживает самку своими гнатоподами за передний край первого тергита переона и за задний край пятого тергита. После линьки самец разворачивает самку вентральной поверхностью к себе. Сперма выделяется пенисами в виде шнуров, которые с участием плеопод переносятся в марсупиум. После копуляции рачки расходятся, несколько часов спустя самка откладывает яйца в марсупиум, где и происходит их оплодотворение.

Яйца вынашиваются в марсупиуме, ритмичная работа плеопод обеспечивает поступление к ним свежей воды. Перекрывающиеся щетинки, расположенные по краю оостегитов, предотвращают выпадение из марсупиума яиц и молоди. Самки не обеспечивают развивающихся эмбрионов никакими питательными веществами помимо желтка. Образования, напоминающие плаценту, или секреция питательных веществ отсутствуют. Развитие прямое, из яиц вылупляются ювенильные особи с полным набором сегментов и конечностей, отличающиеся от взрослых организмов только меньшими размерами. В марсупиуме они остаются в течение нескольких дней после вылупления. На протяжении жизни, продолжительность которой составляет примерно 1 год, амфиподы линяют около 20 раз. Самки могут размножаться несколько раз, и каждому эпизоду размножения предшествуют партуриальная линька и все этапы брачного поведения партнеров. Число яиц в кладке у разных видов варьирует от 2 до 750 и во многом зависит от размеров и физиологического состояния самок.

CUMACEA[O]

Кумовые раки — мелкие обитатели песчаных и илистых грунтов. Этот таксон морских перакарид невелик по объему и включает около 800 видов, легко узнаваемых по характерной форме тела. Внешне они напоминают головастиков (рис. 19.59). Большинство кумовых раков не превышают в длину 1 см, наиболее крупные достигают 4 см. В глубоководных биоценозах их видовое разнообразие оказывается наибольшим. Здесь же заметно возрастает и их роль.

Голова и грудь вздуты и значительно превышают по ширине длинное и узкое брюшко. В результате слияния головы с несколькими (от 3 до 6) грудными сегментами формируется цефалоторакс. Придатки первых трех грудных сегментов преобразуются в ногочелюсти. Остальные остающиеся свободными грудные сегменты составляют переон, подвижно сочлененный с цефалотораксом и не прикрытый карапаксом. Грудные конечности по большей части двуветвистые и снабжены плавательным экзоподитом. У самок антенны I и II невелики по размерам, а у самцов антенны II часто длиннее тела. Мандибулы лишены

http://jurassic.ru/

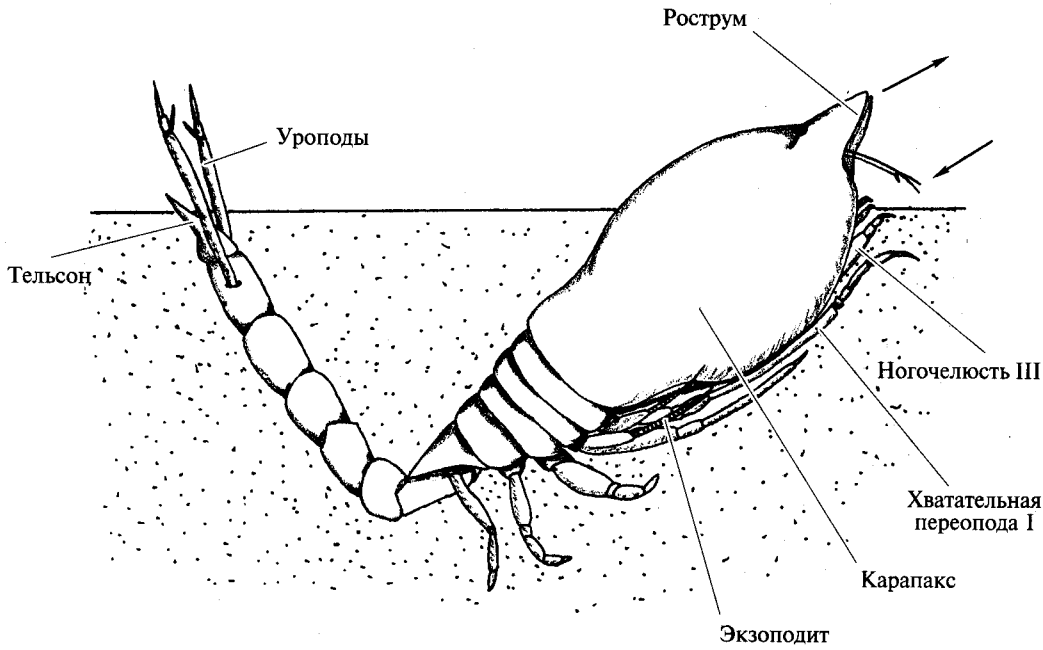


Рис. 19.59. Cumacea: самка кумового рака *Dyastilus*, закопавшаяся в песок.

Стрелками отмечено направление тока воды, приносящего пищу и обеспечивающего газообмен. У представителей этого семейства три первых грудных сегмента слиты с головой и формируют цефалоторакс, который покрыт карапаксом. Остальные пять грудных сегментов образуют переон; эти сегменты и их конечности хорошо видны на рисунке

пальп. Последние 4 пары грудных ножек самок несут оостегиты.

Крупный карапакс покрывает цефалоторакс и слит с образующими его сегментами. Ногочелюсти I снабжены эпиподитами, которые представляют собой единственные жабры кумовых. Карапакс по бокам достигает вентральной поверхности и формирует жаберную камеру, в ней и расположены жабры. На вентральной поверхности, по средней линии тела нижние края карапакса сближены друг с другом настолько, что между ними остается только узкая продольная медиальная щель, а жаберная камера практически полностью изолирована от окружающей среды. Открывается жаберная камера на переднем конце тела рядом с головой. Дорсальный участок переднего края карапакса оттянут в короткий рострум (или псевдорострум), расположенный по средней линии тела. Практически весь экзоскелет толстый, жесткий и непрозрачный.

Узкое, состоящее из 6 сегментов брюшко оканчивается вытянутыми в длину уроподами и тельсоном. Каждый сегмент представляет собой узкое полное склеротизованное кольцо. Несколько первых сегментов брюшка самцов обычно несут двуветвистые плеоподы, однако у самок они отсутствуют.

Одни кумовые раки питаются детритом и заглатывают богатые органикой осадки, тогда как другие являются хищниками. Некоторые, удерживая ногочелюстями песчинки, с помощью максилл и мандибул соскребают с их

http://jurassic.ru/

поверхности бактериальную или водорослевую пленку. Многие кумовые раки поглощают взвешенные в воде частицы. Они генерируют пищевой (и дыхательный) ток воды максиллами I и II и ногочелюстями. Поток поступает в камеру на переднем конце тела со стороны вентральной поверхности (рис. 19.59). Этот направленный к заднему концу тела входящий поток в замкнутой жаберной камере меняет направление движения на противоположное. Выходящий поток покидает жаберную камеру также на переднем конце тела, но только дорсально, непосредственно под рострумом. Во время прохождения через жаберную камеру ток воды омывает жабры, через поверхность которых осуществляется газообмен, и далее проходит через щетинки максилл I, на которых отфильтровываются пищевые частицы. Ногочелюсти перемещают пищу от максилл I к ротовому отверстию. Жевательный желудок имеет такое же строение, как и у Decapoda. Количество печеночных выростов варьирует от 1 до 4 пар.

Газообмен осуществляется филаментозными эпиподитами ногочелюстей I и внутренней поверхностью карапакса. Органы выделения представлены максиллярными железами. Короткое сердце снабжено одной парой остий и расположено в передней части торакса рядом с жабрами. Ток крови осуществляется так же, как и у других небольших Malacostraca. Нервная система примитивна и, за исключением мозга, не несет следов цефализации. По ходу вентрального нервного ствола располагаются обособленные сегментарные ганглии, в том числе и сегментов максилл I и II. Сидячие сложные глаза имеются не у всех видов. В тех случаях, когда сложные глаза присутствуют, они небольшие и состоят не более чем из 10 омматидиев каждый. Глаза сливаются и образуют один дорсальный медиальный глаз, расположенный в основании рострума. Глубоководные виды слепы.

Кумовые раки — преимущественно бентосные животные, которые больший период своей жизни проводят частично зарывшись в грунт. Показано, что плотность поселений этих рачков может достигать 1200 экз./м^2. Характер распределения видов и плотность популяций в основном определяются характером грунта, в частности размером частиц и содержанием органических веществ. В грунте рачок располагается таким образом, что голова направлена вверх, при этом рострум, вводное и выводное отверстия жаберной камеры приподняты над поверхностью грунта. В таком положении животное продолжает питаться и дышать (см. рис. 19.59). Кумовые раки могут плавать в толще воды с помощью экзоподитов переопод. Рачки разрыхляют грунт задними переоподами, зарываясь в него почти целиком, пока над поверхностью не остается только выступающий головной конец; тело рачка при этом располагается в грунте не вертикально, а под углом к поверхности. Палочковидные уроподы на конце длинного подвижного брюшка используются для очистки поверхности тела.

Кумовые раки раздельнополы и обладают выраженным половым диморфизмом. У самцов обычно имеются глаза, самки часто лишены их. Антенны II у самцов очень крупные, у самок же они рудиментарны. Самцы более активны по сравнению с самками. Ряд особенностей их организации облегчает плавание. Так, например, плавательные экзоподиты у них имеются на бóльшем количестве переопод, чем у самок, кроме того, у них

http://jurassic.ru/

присутствуют плеоподы, отсутствующие у самок. Гонады имеют вид парных трубок, залегающих в переоне. У самок конечности четырех грудных сегментов, с третьего по шестой, несут оостегиты. Яйцеводы заканчиваются гонопорами, расположенными в основании кокс шестой пары грудных конечностей. У самцов гонопоры находятся на вершинах двух пенисов, расположенных на стерните восьмого грудного сегмента.

Очень немного известно про спаривание и размножение кумовых раков, никому не удавалось наблюдать эти процессы в природе. Возможно, это объясняется их ночным образом жизни. Они образуют большие стаи и плавают в толще воды по ночам. Самки вынашивают яйца в марсупиуме, вылупление происходит на постларвальной стадии. Молодь остается в марсупиуме, пока не перелиняет три раза и не достигнет стадии, называемой «манка». Только после этого молодь покидает выводковую камеру.

MICTACEA[O]

Первый представитель этого отряда был описан в 1985 г. В настоящий момент в состав таксона включают два вида мелких рачков с почти цилиндрическим телом: *Hirsutia pacifica*, обитающую на глубине 1000 м в северной Атлантике и южной части Тихого океана, и *Mictocaris halope* из пещер Бермудского моря. Самые крупные экземпляры достигают в длину 3,5 мм. Первый грудной сегмент слит с головой, его придатки преобразованы в ногочелюсти. Карапакс покрывает только первый грудной сегмент. Семь пар двуветвистых переопод, экзоподиты которых густо опушены щетинками, и, вероятно, изначально использовались для плавания. Оостегиты, располагающиеся на большей части переопод самок, образуют марсупиум. Брюшко, состоящее из шести сегментов, несет пять пар плеопод и две хорошо развитые уроподы на последнем сегменте. Имеется тельсон. Представители отряда Mictacea, скорее всего, являются детритофагами, однако о биологии этих ракообразных почти ничего не известно.

SPELAEOGRIPHACEA[O]

Это небольшой таксон объединяет перакарид, ведущих подземный образ жизни. Он включает только три вида. *Spelaeogriphus lepidops* описан из пещеры Столовой горы в Южной Африке; *Potiicoara brasiliensis* обнаружен в Бразилии, а *Mangkurtu mityula* — в Западной Австралии. Тело этих рачков длинное, цилиндрическое, длина его может достигать 9 мм. Первый грудной сегмент слит с головой и несет ногочелюсти. Небольшой карапакс немного простирается назад и прикрывает второй торакальный сегмент и часть третьего. Имеется семь пар переопод, почти все они двуветвистые, их экзоподиты функционируют как жабры. Пятая пара перепод у самок снабжена оостегитами. Брюшко состоит из шести сегментов; двуветвистые, покрытые щетинками плеоподы используются для плавания, однако пятая пара плеопод рудиментарна. Уроподы двуветвистые. Данные о внутреннем строении и биологии группы практически отсутствуют.

TANAIDACEA[O]

Танаидовые, или клешненосные ослики, — мелкие морские бентосные ракообразные (рис. 19.60). Длина тела

http://jurassic.ru/

большинства из 700 известных видов составляет 2—5 мм, хотя есть и настоящие гиганты длиной 12 см. Тело удлиненное, цилиндрическое или слегка сплющенное. В результате слияния головы с двумя первыми грудными сегментами образуется прикрытый карапаксом цефалоторакс. Конечности первого грудного сегмента преобразовались в ногочелюсти, конечности второго несут клешни. Последние могут быть очень крупными. Наличие клешненосных конечностей на втором сегменте торакса — характерная особенность представителей отряда Tanaidacea. Остальные шесть свободных грудных сегментов формируют перон и несут по две переоподы. У многих клешненосных осликов в грудном отделе имеются паутинные железы, которые открываются порами на дистальных концах нескольких передних пар переопод. Шелковые нити, продуцируемые этими железами, используются для строительства трубок и в качестве заякоривающих нитей. У самок первые четыре пары переопод снабжены оостегитами, образующими марсупиум. У некоторых видов оостегиты присутствуют только на переоподах четвертой пары.

В состав короткого брюшка входят 6 сегментов, первые пять из них составляют плеон. Шестой сегмент сливается с тельсоном, формируя плеотельсон. Сегменты брюшка несут одно- или двуветвистые конечности, однако самки некоторых видов их лишены. Шестой сегмент брюшка несет уроподы, которые могут быть короткими или длинными, антенновидными.

За некоторыми исключениями клешненосные ослики — морские бентосные животные, распространенные от литорали до больших глубин. Большинство видов обитает на глубинах более 200 м, однако некоторые достигают большой численности и в прибрежных водах. Отдельные виды встречаются в солоноватых и пресных водоемах, а один вид иногда можно обнаружить и в планктоне. По большей части танаидовые поселяются в норках, трубках или расщелинах, которые они редко рискуют покидать. Половозрелым самцам для поисков самок приходится оставлять свои трубки. Такие особи подвергаются гораздо большей опасности нападения хищни-

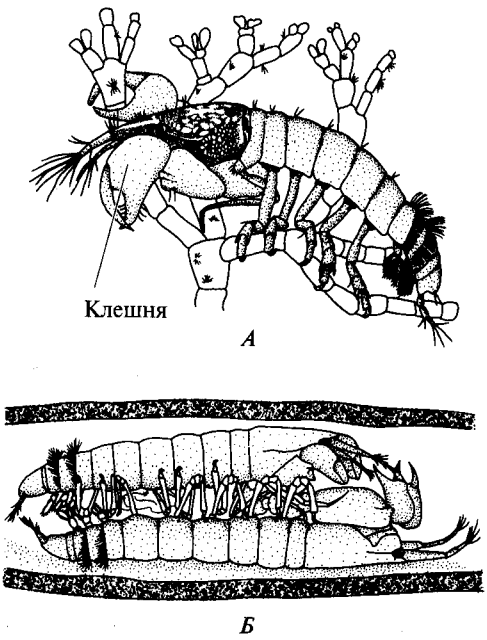


Рис. 19.60. Tanaidacea: клешненосный ослик *Tanais cavolinii*, обитающий на побережье Норвегии.

Рачки этого вида поселяются в трубках, построенных из известковых водорослей: *А* — самец, покинувший трубку, ползет по известковой водоросли в поисках самки; *Б* — копулирующая пара *T. cavolinii* внутри трубки, принадлежащей самке; сверху находится самка (*А* — из *Johnson S. B. and Attramadal Y. G. 1982 b. A functional morphological model of* Tanais cavolinii *adapted to a tubicolous life-strategy. Srasia. 67: 29—42*; *Б* — из *Johnson S. B. and Attramadal Y. L. 1982 a. Reproductive behaviour and larval development of* Tanais cavolinii. *Mar. Biol. 71: 11—16*)

http://jurassic.ru/

ков, чем находящиеся в трубках. Некоторые клешненосные ослики плавают за счет работы плеопод. Если условия конкретного биотопа оказываются подходящими, численность популяции танаидовых раков может быть достаточно высока. Показано, что на мягких грунтах у берегов Калифорнии плотность популяции *Leptochelia dubia*, широко распространенного вида-трубкостроителя, населяющего морские мелководья, может достигать 30000 экз./м^2.

По-видимому, основным типом питания этих ракообразных является комбинация детритофагии и хищничества. Клешнями они хватают мелких беспозвоночных или крупные кусочки детрита. Рачки *Leptochelia dubia* и *Tanais cavolinii* используют клешни для сбора водорослей, диатомовых и другого материала в непосредственной близости от входа в свою норку. Глубоководные клешненосные ослики, вероятно, питаются детритом. Указанные способы питания могут дополняться питанием взвешенными в воде частицами, для отфильтровывания которых используются покрытые щетинками максиллы II. При этом рачки, работая ногочелюстями и максиллами II, создают специальный ток воды, который дополняется дыхательным потоком, генерируемым эпиподитами ногочелюстей. Имеются одна или две пары печеночных выростов, а у представителей некоторых таксонов — жевательный желудок.

По бокам тела карапакс прикрывает жаберные камеры. Васкуляризованная внутренняя поверхность карапакса представляет собой специализированную дыхательную поверхность, через которую осуществляется газообмен. Функционально ее могут дополнять крупные эпиподиты ногочелюстей, однако у большинства клешненосных осликов сами эпиподиты непосредственно не участвуют в газообмене. Они лишь создают токи воды через жаберную полость за счет ритмичных движений.

Органы выделения представлены двумя максиллярными железами и нефроцитами, располагающимися в гемоцеле. Длина сердца обычно соответствует длине переона, однако в некоторых случаях оно короче. Обогащенная кислородом кровь из мощно развитой сети капилляроподобных синусов в стенке карапакса поступает непосредственно в перикардиальный синус.

Подглоточный ганглий нервной системы возникает в результате слияния ганглиев, иннервирующих ротовые конечности и ногочелюсти, а у некоторых видов к ним еще добавляется и ганглий сегмента клешненосных конечностей. Остальные сегментарные ганглии обособленно располагаются по ходу вентрального нервного ствола. Сложные глаза, если имеются, не очень велики и образованы всего несколькими омматидиями. У представителей ряда таксонов сложный глаз располагается на членистом стебельке. Эстетаски приурочены к антеннам I.

Большинство клешненосных осликов раздельнополы, для них характерен половой диморфизм, проявляющийся в размерах клешней, степени развития глаз, количестве эстетасков и степени развития плеопод подобно тому, как это имеет место у кумовых раков. Самцы часто обладают хорошо развитыми сенсорными органами и сильно редуцированными или даже зачаточными частями ротового аппарата. У представителей некоторых таксонов половозрелые самцы не питаются, а используют запасы энергии, накопленной до наступления половозрелости. Строение гонад такое же, как и

http://jurassic.ru/

у остальных Malacostraca. На стерните восьмого грудного сегмента у самцов располагается один или два пениса.

Оплодотворение наружное и осуществляется непосредственно после линьки самки. Спаривание обычно протекает в трубке самки, которую отыскивает самец. Во время копуляции особи располагаются вентральными поверхностями друг к другу (см. рис. 19.60), самец вводит пенис в марсупиум и выпускает сперму. Сразу же после этого самка откладывает яйца в марсупиум, где и происходит оплодотворение. Яйца вынашиваются в марсупиуме; из яиц выходят ювенильные особи на стадии манки. Молодые рачки могут оставаться в материнской трубке еще в течение 2—3 дней. Для танаидовых характерен протогинический последовательный гермафродитизм, который встречается и у некоторых равноногих раков (например, у *Cyathura*). Обычно молодые особи, покидающие яйца на стадии манки, сначала развиваются в половозрелых самок, формирующих одну или несколько кладок. После этого, перелиняв, они же становятся половозрелыми самцами[65].

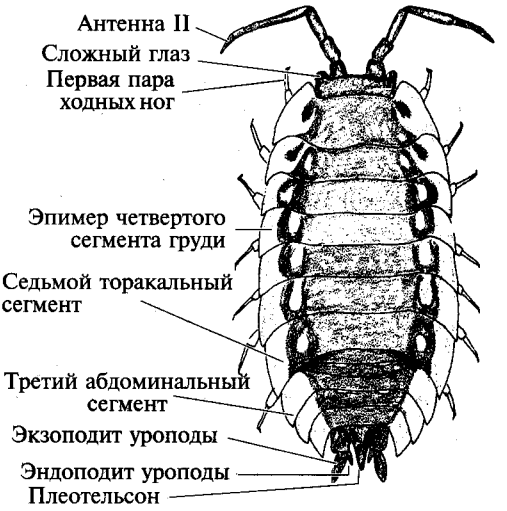


Рис. 19.61. Isopoda: Oniscoidea. Наземный равноногий рак *Oniscous asellus*.

Этот европейский вид был интродуцирован в Северную Америку и в настоящий момент часто встречается в садах, оранжереях и человеческом жилье. На рисунке хорошо заметны первые пять брюшных сегментов, шестой сегмент слит с тельсоном и формирует небольшой по размеру плеотельсон (по *Paulmier from Van Name, 1936*)

ISOPODA[O]

Большая часть из 4000 известных видов равноногих раков (рис. 19.61) обитает в море, где они широко распространены, демонстрируют значительное видовое разнообразие и высокую численность и играют важную экологическую роль в бентосных сообществах. Достаточно обычны они и в пресных водоемах, где обитают на поверхности грунта или в его толще, в том числе в интерстициали. Мокрицы наиболее успешно, по сравнению с другими ракообразными, освоили наземные места обитания. В состав отряда входит много паразитических видов, в том числе и два таксона высокого ранга, представленные исключительно паразитическими формами. В то же время пелагические виды, которые бы экологически соответствовали гипериидам (Amphipoda), среди равноногих раков отсутствуют. Среди ракообразных только Copepoda, Decapoda и Amphipoda превосходят равноногих раков по количеству видов. Длина тела большинства Isopoda варьирует от 5 до 15 мм, однако в составе этого таксона есть и гиганты (например, глубоководный *Bathynomus giganteus* достигает 42 см в длину), и карлики (длина тела интерстициального рачка *Microcerberus* не превышает 1 мм). По некоторым признакам Isopoda весьма напоминают Amphipoda, поэтому две эти группы

http://jurassic.ru/

часто сравнивают, а в некоторых случаях и путают между собой, однако наблюдаемое сходство, вероятно, является конвергентным. Для амфипод характерна тенденция к уплощению тела в латеральном направлении, а для равноногих раков — в дорсовентральном.

СТРОЕНИЕ

Цефалоторакс изопод образован головой и первым грудным сегментом. Антенны I короткие и одноветвистые, у наземных изопод они рудиментарны. Сложные глаза сидячего типа. Имеется одна пара ногочелюстей, мандибулы снабжены пальпами и подвижной пластинкой.

Семь свободных грудных сегментов, каждый из которых несет по паре одноветвистых конечностей, формируют переон. У большинства изопод конечности этого отдела тела не специализированы и сходны между собой (рис. 19.62, *Б*). Название Isopoda (*равноногие* раки) отражает сходство в строении и расположении этих конечностей. В отличие от амфипод у равноногих раков переоподы не образуют

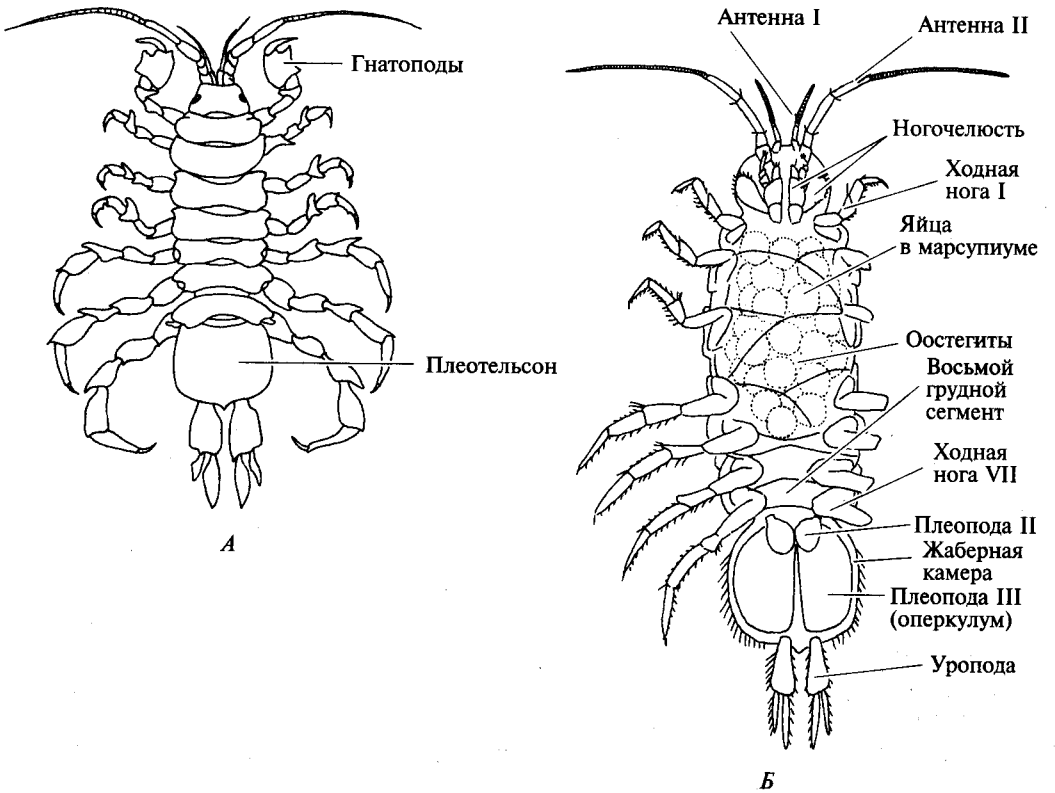


Рис. 19.62. Isopoda: Asellota:

А — *Caecidotea* (= *Asellus*), вид с дорсальной стороны; *Б* — самка *Caecidotea*, вид с вентральной стороны. Для упрощения схемы конечности слева удалены. Обратите внимание на перекрывающиеся друг с другом оостегиты, формирующие марсупиум, в котором находятся яйца (*А* — из *Pennak R. W. 1989. Fresh-Water Invertebtrates from the Unated States, Protozoa to Mollusca. 3rd edition. Wiley-Interscience, New York. 628 pp.*; *Б* — по *Van Name W. G. 1936. The American land and freshwater isopod Crustacea. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 71*: 7)

http://jurassic.ru/

двух групп, различающихся по своей ориентации — направленных вперед или назад. У некоторых Isopoda первая пара переопод видоизменена и преобразована в гнатоподы (рис. 19.62, *А*), напоминающие гнатоподы амфипод. Коксы переопод слиты с тергитами и образуют эпимеры, или боковые пластинки (см. рис. 19.61), которые оттянуты вниз и прикрывают небольшой участок пространства ниже вентральной поверхности торакса. В отличие от амфипод переоподы равноногих раков не несут жаберных придатков, в связи с этим образованная эпимерами камера не может рассматриваться как жаберная. У половозрелых самок все переоподы (или только некоторые из них) несут направленные к средней линии тела оостегиты. Последние образуют марсупиум для вынашивания яиц (рис. 19.62, *Б*).

Брюшко состоит из 6 сегментов, из которых как минимум один, а часто и несколько, сливаются с тельсоном и образуют жесткий склеротизованный плеотельсон (рис. 19.63, *Г*). Например, у представителей таксона Asellota свободными остаются только один или два первых сегмента брюшка, а у представителей Oniscoidea в состав плеотельсона входит только шестой брюшной сегмент (см. рис. 19.61).

Как и у Decapoda, конечности брюшка представлены пятью парами двуветвистых плеопод. Обе ветви плеопод покрыты тонкой проницаемой кутикулой и функционируют как жабры (см. рис. 19.66, *А*). Наличие жаберных придатков в этом отделе тела в целом не характерно для ракообразных; кроме Isopoda абдоминальными жабрами обладают только Stomatopoda. Плеоподы используются также для плавания. У самцов большинства равноногих раков эндоподиты второй пары плеопод, а иногда и двух первых пар, выполняют функции копулятивного органа.

Окраска тела обычно коричневатая, с оттенками серого, однако некоторые равноногие раки могут иметь яркую окраску (зеленую или оранжевую). Имеющиеся хроматофоры позволяют многим видам изменять свою окраску и приспосабливать ее к цвету окружающего грунта. У представителей рассматриваемого таксона кутикула, как правило, более толстая, чем у Amphipoda.

РАЗНООБРАЗИЕ ISOPODA

Разнообразие равноногих раков нашло отражение в системе этого таксона — в его состав включают девять подотрядов (по сравнению с четырьмя в отряде Amphipoda).

Flabellifera[sO]**.** Обширный таксон, объединяющий разнообразных, преимущественно морских бентосных равноногих раков (рис. 19.63, *А*, *Б*; 19.64, *А*; 19.65, *В*). К этому подотряду относится большая часть морских бентосных изопод, населяющих мелководья. Тело уплощено, часто в поперечном сечении имеет вид широкой арки. Многие представители внешне напоминают наземных мокриц. Несколько видов обитают на суше. Многие являются хищниками или паразитируют на рыбах. *Bathynomus*, *Cirolana*, *Cymothoa*, *Limnoria*, *Paracerceis*, *Sphaeroma*, *Rocinella* (рис. 19.65, *В*).

Valvifera[sO]**.** Еще один таксон морских бентосных равноногих раков (рис. 19.63, *Г*). Уроподы располагаются вентрально по отношению к плеотельсону и образуют крышечку (створки), прикрывающую и защищающую жаберную камеру и плеоподы. Плеотельсон часто удлиненный. *Erichsonella*, *Idotea*.

http://jurassic.ru/

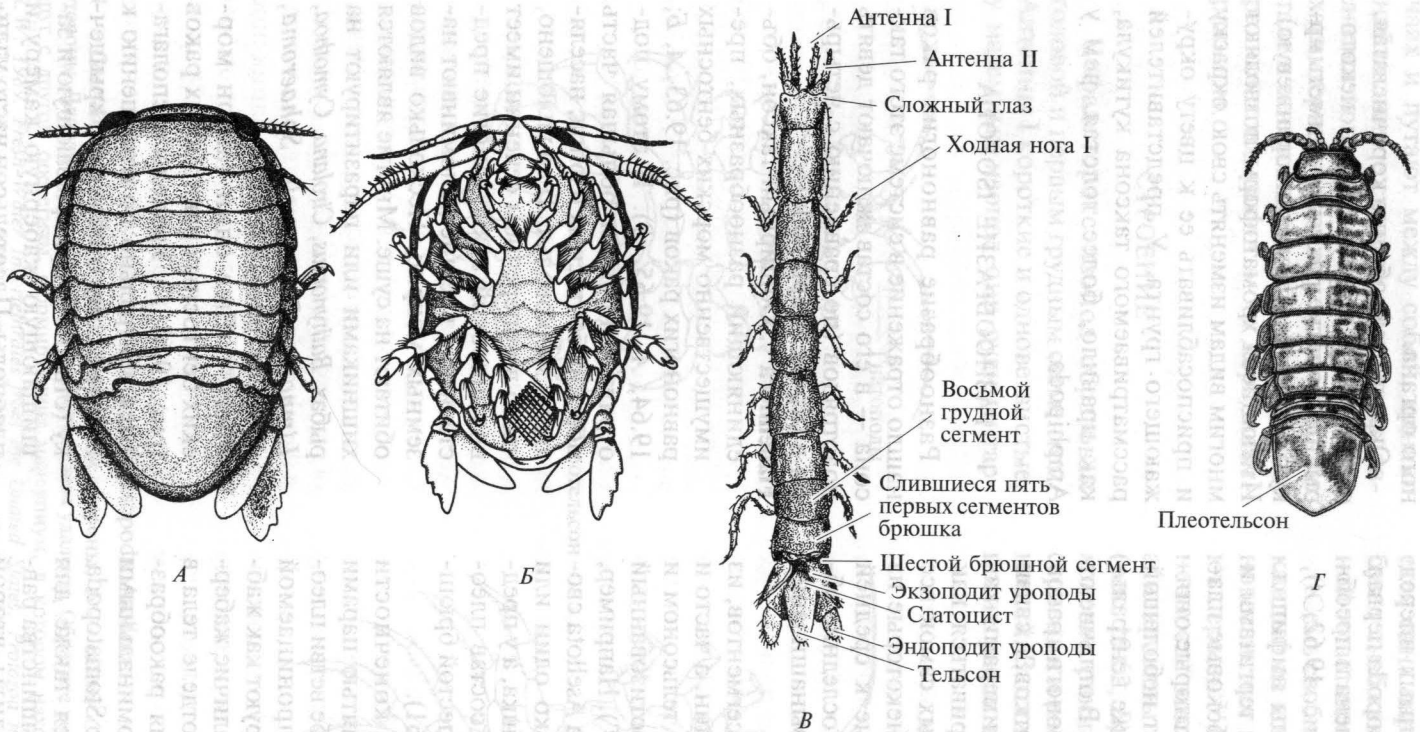


Рис. 19.63. Isopoda: представители некоторых таксонов высокого ранга:

А — широко распространенный морской вид *Sphaeroma quadridentatum* (Flabellifera), поселяющийся на мелководьях на водорослях и на сваях портовых сооружений; все тергиты брюшка, кроме одного, слиты с тельсоном; представители этого рода, как и многие наземные изоподы, способны сворачиваться в шар; *Б* — внешний вид *Sphaeroma* с вентральной поверхности; *В* — морской равноногий рак *Cyathura* (Anthuridea); виды этого рода роют норки в илистых или песчаных грунтах; очень многие представители этого многочисленного семейства ведут сходный образ жизни; *Г* — *Idotea pelagica* (Valvifera), вид с дорсальной стороны. Как и другие представители многочисленного семейства морских равноногих раков Idoteidae, обитает на макрофитах в прибрежной зоне (*В* — по *Gruner from Kaestner A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*; *Г* — по *Sars*)

http://jurassic.ru/

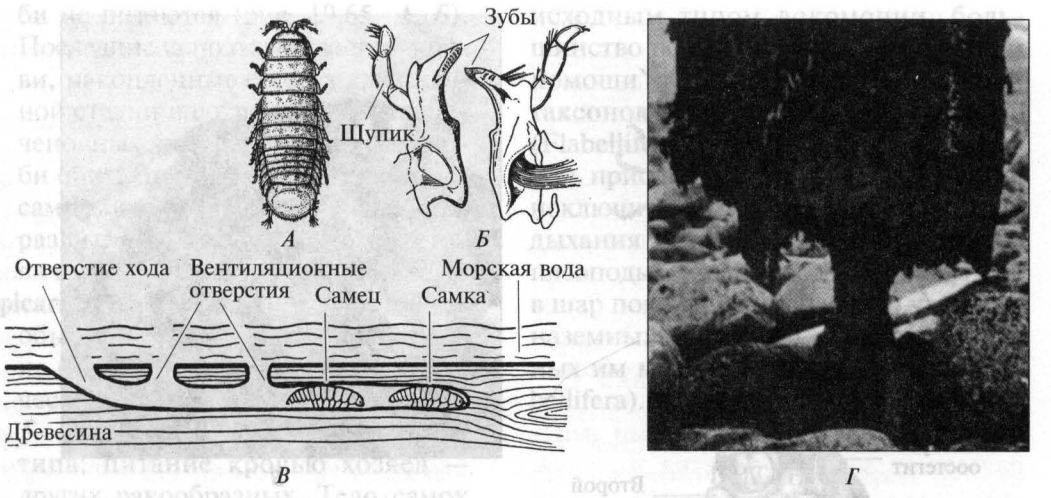


Рис. 19.64. Isopoda: Flabellifera:

А — равноногий рачок *Limnoria lignorum*, прогрызающий ходы в древесине; *Б* — мандибулы *L. lignorum*; *В* — схема расположения хода *L. lignorum*; *Г* — сваи на пристани, практически полностью перегрызенные в основании рачком *L. lignorum* (*А* — по *Sars* из *Younge*; *Б* — по *Hoek* из *Younge*; *В* — из *Younge C. M. 1949. The Seashore. Collins, London*)

Asellota[sO]**.** Преимущественно пресноводные формы (см. рис. 19.62), однако есть и морские виды, обитающие на больших глубинах. Большая часть пресноводных изопод относится к этой группе; среди них есть формы, заселяющие водоемы, расположенные на поверхности земли, и обитатели подземных вод. *Caecidotea*, *Lirceus*, *Munna*.

Anthuridea[sO]**.** Преимущественно морские бентосные формы, заселяющие мелководья. В основном встречаются в Южном полушарии. Тело удлиненное, почти цилиндрическое (рис. 19.63, *В*). Большинство представителей роет норки в мягких грунтах или заселяет расщелины в твердых субстратах. Некоторые обитают в подземных пресных водоемах. *Apanthura*, *Cyathura*.

Phreatoicidea[sO]**.** Небольшой таксон, объединяющий пресноводные формы, сходные по внешнему виду с бокоплавами. Встречаются только в Южной Африке, Индии, Новой Зеландии и Австралии. Питаются растительным детритом. *Nichollsia*, *Phreatoicus*.

Oniscoidea[sO]**.** Включает полуназемные и наземные формы (см. рис. 19.61). Некоторые настолько хорошо адаптировались к жизни на суше, что проникли в пустыни. К этому же таксону относятся морские супралиторальные и полностью наземные формы. Питаются растительной пищей. *Armadillidium*, *Ligia*, *Oniscus*, *Porcellio*, *Tylos*.

Microcerberidea[sO]**.** Очень мелкие интерстициальные изоподы, обитающие на мелководье пресных и морских водоемов. Тело, как и у других представителей интерстициальной фауны, червеобразное, цилиндрическое. *Microcereberus*.

Gnathiidea[sO]**.** Небольшой по объему таксон, объединяющий паразитических морских изопод. Молодь паразитирует на рыбах, взрослые осо-

http://jurassic.ru/

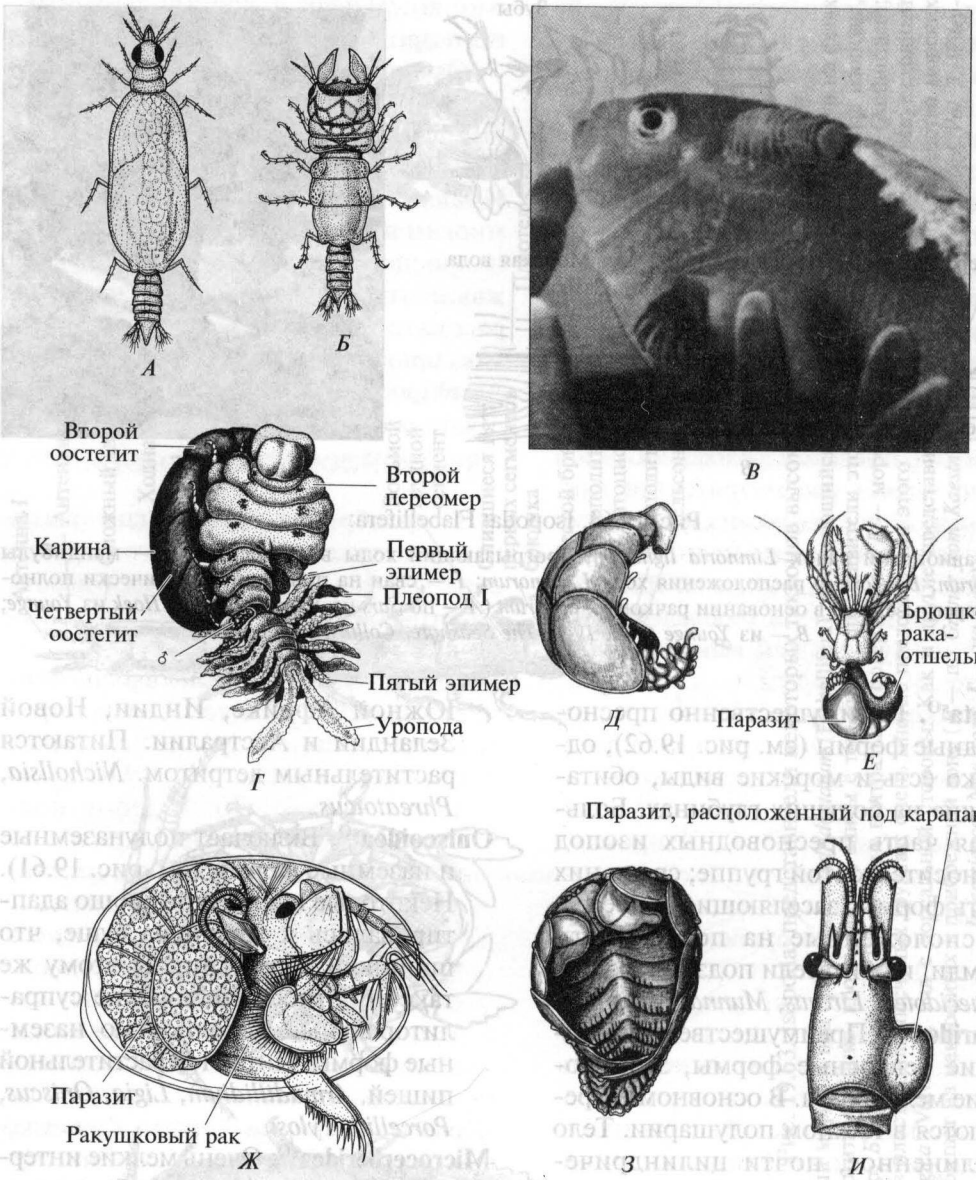


Рис. 19.65. Паразитические Isopoda:

А, *Б* — аберрантный равноногий рачок *Gnathia maxillaris* (Gnathiidea), внешне напоминающий насекомое; личиночная стадия (*Б*) паразитирует на рыбах, ротовой аппарат личинки сосущего типа; длина тела личинок и взрослых особей не превышает 3 мм; *В* — карповая вошь *Rocinela* (Flabellifera), поселяется на рыбах вместе с актиниями; *Г*—*И* — Epicaridea: *Г* — паразитический рачок *Cancricepon elegans* (Bopyrida), обитающий в жаберных камерах некоторых крабов, *Д* — рачок *Athelges tenuicaudis* без хозяина, *Е* — *A. tenuicaudis* на теле хозяина, рака-отшельника, *Ж* — равноногий рачок *Cyproniscus*, паразитирующий в ракушковом раке *Cypridina*, *З* — внешний вид с вентральной стороны *Bopyrus squillarum*, *И* — *B. squillarum* в жаберной камере хозяина, креветки (*А*, *Б* — на основании рисунков *Sars* и собственных наблюдений за живыми животными; *В* — фотография любезно предоставлена *Mariscal R. N. 1969. Crustacea 14: 7—104*; *Г*—*И* — по *Sars*)

http://jurassic.ru/

би не питаются (рис. 19.65, *А*, *Б*). Последние используют запасы крови, накопленные еще на ювенильной стадии и сохраняющиеся в печеночных выростах. Взрослые особи обитают в норках, построенных самцами. Есть живородящие виды; развитие эмбрионов протекает в яичнике самок. *Gnathia*, *Paragnathia*.

Epicaridea[sO]**.** Достаточно большой по объему таксон, включающий крайне специализированных паразитических морских изопод (рис. 19.65, *Г—И*). Ротовой аппарат сосущего типа; питание кровью хозяев — других ракообразных. Тело самок асимметричное, оно изменено настолько, что в них трудно бывает признать равноногих раков. В отличие от них, карликовые самцы изменены мало и сохраняют многие присущие изоподам признаки; тело их обычно симметрично. Некоторые виды — гермафродиты. *Asymmetrione*, *Athelges*, *Bopyrus*, *Cancricepon*, *Cyproniscus*, *Probopyrus*.

ЛОКОМОЦИЯ И ЗАРЫВАНИЕ В ГРУНТ

Большинство изопод — бентосные животные, использующие для ползания по субстрату переоподы. Крупных, ведущих полуназемный образ жизни рачков *Ligia* можно легко обнаружить на морском побережье; они быстро бегают по доскам и сваям причалов и скалам. Многие водные и наземные изоподы роют норки. Некоторые виды раков-древоточцев *Limnoria* прогрызают ходы в древесине и могут сильно повреждать причалы и сваи (см. рис. 19.64), тогда как другие вгрызаются в ризоиды бурых водорослей. *Sphaeroma tenebrans* повреждает воздушные корни мангровых деревьев. Хотя ползание по субстрату является исходным типом локомоции, большинство водных Isopoda плавают при помощи плеопод. У представителей таксонов Sphaeromatidae и Serolidae (Flabellifera) первые три пары плеопод приспособлены для выполнения исключительно этой функции, а для дыхания используются лишь задние плеоподы. Способность сворачиваться в шар появилась независимо у многих наземных Oniscoidea и у неродственных им морских Sphaeromatidae (Flabellifera).

ПИТАНИЕ

Большая часть равноногих раков питается падалью или всеядны, хотя многие представители этой группы — хищники и паразиты. Наземные и некоторые морские изоподы поглощают растительную пищу. Распространенным типом питания является и детритофагия. Мокрицы питаются водорослями, грибами, мхами, корой деревьев и разлагающимися остатками растений и животных. Некоторые мокрицы — хищники, как и ряд морских видов, например интерстициальная *Cirolana* или глубоководный *Bathynomus*.

Морские изоподы, прогрызающие ходы в древесине, питаются ею; для переваривания древесины они используют целлюлазы, секретируемые пищеварительными железами[66]. Древоточцев *Limnoria* привлекают поселяющиеся в древесине грибы, поскольку они являются источником азота, обычно отсутствующего в целлюлозе. У наземных мокриц переваривание целлюлозы обеспечивают симбиотические бактерии, задняя кишка играет важную роль в процессе пищеварения.

Многие Isopoda ведут паразитический образ жизни. Эктопаразитами рыб являются личинки представителей Gnathiidae (рис. 19.65, *А*, *Б*) и взрослые

http://jurassic.ru/

особи представителей сем. Cymothoidae (Flabellifera) (рис. 19.65, *В*) — их мандибулы приспособлены для прокалывания покровов. Сходный ротовой аппарат имеют виды, относящиеся к Epicaridea, которые питаются кровью животных-хозяев (рис. 19.65, *Г—И*).

Собственно пищеварительный тракт равноногих раков включает только переднюю и заднюю кишки. Средняя кишка не участвует в формировании стенок центральной трубки и представлена лишь слепыми печеночными выростами, отходящими вентрально от заднего участка желудка. Это, пожалуй, единственный общий признак, характерный для пищеварительной системы изопод. В остальном ее строение характеризуется высокой степенью вариабельности, причем конкретные детали определяются характером потребляемой пищи и не связаны с таксономическим положением того или иного вида.

Эктодермальный по происхождению пищевод обычно имеет мускулистые стенки и принимает участие в засасывании пищи в кишечник. Эта способность особенно развита у паразитических изопод, питающихся кровью. Задний участок передней кишки представляет собой желудок, в нем происходит перетирание, переваривание и сортировка пищи. Строение желудка отличается у разных видов, но в общих чертах напоминает строение желудка Decapoda и некоторых Amphipoda. Это сходство определяется наличием вентрального и дорсального каналов, предназначенных для отделения несъедобных частиц, транспортируемых по дорсальному каналу, от собственно пищи, поступающей в вентральный канал. Многие равноногие раки имеют две или три пары печеночных выростов, в которых осуществляются внутриклеточное пищеварение и всасывание. Задняя кишка берет начало от желудка и заканчивается анусом, расположенным на плеотельсоне.

ДЫХАНИЕ

Газообмен у изопод происходит на уровне брюшного отдела и осуществляется через тонкую кутикулу всех или только некоторых двуветвистых плеопод. У примитивных равноногих раков имеется пять пар таких придатков. Эндоподиты и экзоподиты имеют вид крупных, уплощенных перекрывающихся пластинок, которые обеспечивают и газообмен и локомоцию (плавание). Сводчатое пространство под брюшком, в котором располагаются плеоподы, представляет собой жаберную камеру. Плеоподы обычно залегают параллельно нижней поверхности брюшка. Большинство изопод демонстрируют разные варианты расположения этих конечностей.

Плеоподы одной из первых четырех пар или уроподы могут превращаться в крышечку (оперкулум), прикрывающую жаберную камеру и защищающую жабры. У морских представителей Valvifera оперкулум образован удлиненными уроподами, соприкасающимися по средней линии тела, а у пресноводных Asellota в его формировании принимают участие плеоподы III (см. рис. 19.62, *Б*). У большинства видов для дыхания используются только эндоподиты (рис. 19.66, *А*), а экзоподиты служат для плавания. Кутикула, покрывающая эндоподиты, тоньше, нежели на экзоподитах.

У некоторых равноногих раков передние плеоподы выполняют локомоторную функцию (плавание), а задние — дыхательную. У ряда наземных видов эндоподиты продолжают функционировать в качестве жабр, однако они располагаются в углублении вме-

http://jurassic.ru/

сте с экзоподитами, что предохраняет их от высыхания (см. рис. 19.66, *А*). У других наземных изопод в экзоподите имеются псевдотрахеи — система впячиваний эпителия, напоминающая трахеи насекомых (см. рис. 19.66, *Б*). У некоторых изопод газообмен осуществляется всей поверхностью тела.

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ И ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

Кровеносная система равноногих раков в целом устроена так же, как и у других Malacostraca. Различие заключается лишь в том, что и сердце, и жабры располагаются в брюшке, а не в груди. Такое расположение пропульсаторного органа скоррелировано с расположением органов дыхания. Кровь содержит гемоцианин.

Выделительная система представлена максиллярными железами. Вероятно, эти образования в основном функционируют в качестве органов осморегуляции; у пресноводных видов они значительно крупнее, нежели у морских и наземных форм. Полагают, что жабры также принимают участие в осморегуляции. Значительную роль в ионном и водном обмене с окружающей средой играет и кишечник. Продукты азотистого обмена выводятся из организма в виде аммиака через поверхность жабр. Поскольку у мокриц максиллярные железы развиты слабо, аммиак они выделяют в газообразном состоянии. Наземные представители Oniscoidea поглощают воду через эпителий задней кишки. Имеются нефроциты.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Нервная система имеет типичный для членистоногих план строения. Подглоточный ганглий представляет собой результат слияния ганглиев, иннервирующих ротовые конечности и ногочелюсти. Часть абдоминальных ганглиев может сливаться с образованием одного ганглия, расположенного в передней части брюшка. Сложные глаза аппозиционного типа; кристаллические конусы непосредственно контактируют с рабдомами, омматидии экранированы пигментными клетками.

У многих изопод имеются и медиальные простые глазки. Антенны I несут эстетаски. Особенно много их у самцов, которые используют их для поиска половозрелых самок. У наземных изопод (в частности, у представителей Oniscoidea) антенны I рудиментарны, эстетаски расположены на антеннах II и, вероятно, функционируют как гигрорецепторы для определения влажности. Некоторые Isopoda обладают статоцистами, локализующимися в плеотельсоне.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Большинство представителей Isopoda раздельнополы, хотя имеются и виды-гермафродиты. У многих равноногих раков половой диморфизм практически не выражен, однако у паразитических форм он проявляется очень отчетливо. Оплодотворение внутреннее, сперма передается посредством специализированных плеопод (гоноподий). Две гонады обособлены друг от друга. У самок два половых отверстия располагаются медиально на стернite шестого грудного сегмента. Каждый яйцевод расширен в дистальной части. Это вздутие функционирует как семяприемник. Однако семяприемник и яйцевод объединяются друг с другом лишь после партуриальной линьки.

http://jurassic.ru/

У самцов также имеются два гонопора, каждый из которых располагается на обособленном пенисе. Оба пениса приурочены к стерниту восьмого грудного сегмента. Иногда пенисы сливаются в единый расположенный медиально совокупительный орган. У большинства наземных равноногих раков две первые пары плеопод преобразованы в гоноподии. Передача спермы от пениса к плеоподам II осуществляется с участием первой пары брюшных конечностей. Плеоподы II вводятся в гонопоры самки, сперма впрыскивается в семяприемник и сохраняется там до оплодотворения.

Спаривание обычно происходит перед партуриальной линькой, а не после нее, как это характерно для амфипод. Правда, рачки некоторых видов спариваются непосредственно в процессе линьки. Во время линьки возникает связь между семяприемниками и яйцеводами, что делает возможными оплодотворение и нерест. До партуриальной линьки семяприемник изолирован от яичника и яйцеклетки не оплодотворяются, даже если спаривание и осеменение имели место. Развитие яиц протекает в марсупиуме (см. рис. 19.62, *Б*). Марсупиум наземных изопод заполнен водой, так что молодь в отличие от взрослых особей фактически ведет водный образ жизни. Количество яиц, вынашиваемых самками, варьирует от единиц до нескольких сотен; вылупление происходит на стадии манки.

АДАПТАЦИИ К НАЗЕМНОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ

Представители таксона Oniscoidea освоили наземные места обитания, при этом степень их приспособленности к жизни на суше может заметно различаться. Можно предполагать, что к наземному образу жизни перешли непосредственно морские, а не пресноводные формы. Их потомки освоили широкий спектр наземных биотопов — от влажных участков морского побережья до пустынь. Основное направление эволюции Oniscoidea — приобретение и постоянное совершенствование адаптаций, позволяющих сохранять влагу и противостоять обезвоживанию. Хотя некоторые Oniscoidea поселяются около уреза воды, а ряд видов встречается в заболоченных прибрежных низинах (маршах), большинство представителей этого таксона заселяет территории, удаленные от моря и часто лишенные постоянных водоемов. Тем не менее большинству видов, встречающихся как в умеренных широтах, так и в тропиках, необходим влажный микроклимат, и они осваивают микробиотопы с высокой влажностью: узкие пространства под камнями и корой деревьев, листовой опад. Пустынные виды зарываются в грунт и ведут ночной образ жизни; днем они скрываются в более прохладных и влажных норках и выходят на поверхность только ночью.

К прибрежным формам относится широко распространенная *Ligia*, которая обитает на сваях, молах, пристанях и скалах возле уреза воды, и *Tylon*, поселяющийся под штормовыми выбросами или в песке у верхней границы литорали. Среди всех наземных изопод эти прибрежные виды наименее адаптированы к жизни вне воды. Представители таких родов, как *Oniscus*, *Porcellio* и *Armadillidium*, значительно лучше приспособлены к существованию на суше и широко распространены в пригородных садах и парках.

Многие наземные Isopoda обладают целым комплексом морфологиче-

http://jurassic.ru/

ских и поведенческих адаптаций, позволяющих им минимизировать потери влаги. И хотя в этом отношении равноногие раки заметно превосходят остальных ракообразных, тем не менее хелицеровым и трахейнодышащим они сильно проигрывают. У мокриц, в отличие от насекомых и паукообразных, экзоскелет, покрывающий вентральную поверхность, очень тонкий. Кроме того, он лишен восковой эпикутикулы, которая снижает потери воды в результате испарения. Способность этих ракообразных сворачиваться на вентральную сторону в шар, вероятно, можно рассматривать как адаптацию к уменьшению испарения.

Подобно водным изоподам, мокрицы используют для газообмена жабры, однако у более специализированных видов для предотвращения высыхания жабры в значительной мере изолированы от окружающей среды (рис. 19.66, *А*). В ряде случаев в качестве органов дыхания выступают псевдотрахеи, залегающие в экзоподитах (рис. 19.66, *Б*). Псевдотрахеи, представляющие собой надежно защищенные глубокие впячивания стенки тела, гораздо лучше обеспечивают сохранение влаги, нежели выросты эндоподита — жабры. Мокрицы, обладающие псевдотрахеями, способны существовать в условиях гораздо более низкой влажности, чем имеющие жабры.

Наземные изоподы, у которых отсутствует восковая эпикутикула, предотвращающая испарение воды через поверхность тела, могут уменьшать потери влаги, приобретая соответствующие поведенческие и морфологические адаптации. Для попадания кислорода в жабры их поверхность должна быть покрыта тонким слоем воды. Так как вода постоянно испаряется, ее

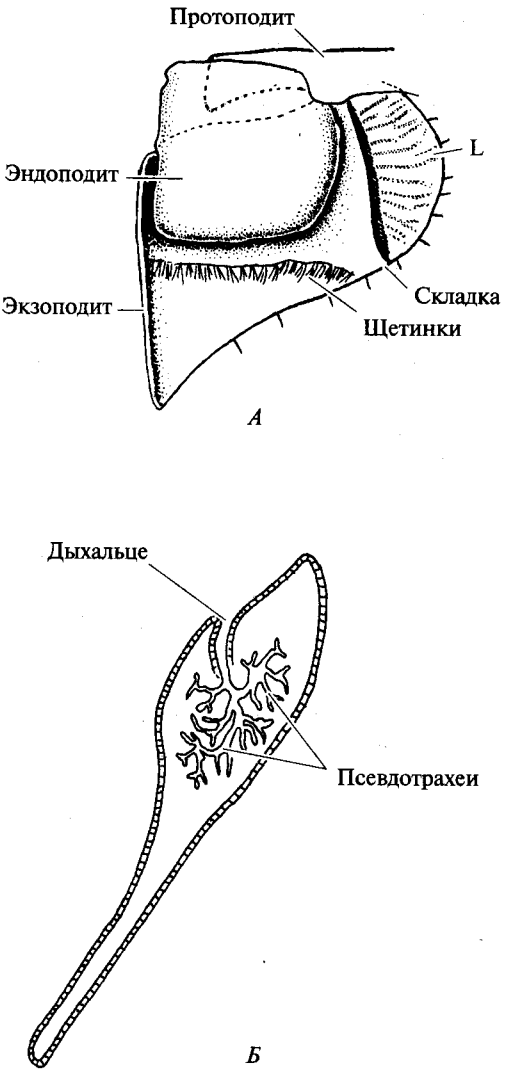


Рис. 19.66. Isopoda:

А — плеопода V мокрицы *Oniscus asellus*; используемый для дыхания эндоподит располагается в специальном углублении на поверхности экзоподита; щетинки предотвращают загрязнение посторонними частицами; участок экзоподита, также участвующий в газообмене, отмечен буквой L (латеральная дыхательная поверхность экзоподита); *Б* — разрез через экзоподит плеоподы мокрицы *Porcellio scaber*, хорошо заметны дыхальце и псевдотрахеи (*А*, *Б* — по *Unwin* из *Kaestner A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*)

http://jurassic.ru/

потери должны постоянно возмещаться. У многих видов вода поступает вместе с пищей или при питье. У некоторых мокриц эндоподиты уропод сведены вместе и образуют трубочку, которая погружается в капельку росы или дождя. В результате действия сил капиллярности вода засасывается в трубку и используется для увлажнения поверхности жабр.

У ряда мокриц имеется система каналов на поверхности тела, по ним вода доставляется со спинной стороны на брюшную.

Большинство мокриц обладают отрицательным фототаксисом и отчетливо выраженным положительным тигмотаксисом. Кроме того, они способны реагировать даже на самые незначительные изменения влажности.

Данные особенности поведения мокриц хорошо согласуются с тем, что они активны ночью, а не днем. Глаза у мокриц развиты слабо. По-видимому, это связано с ночным образом жизни, скрытным поведением и пищевым рационом, состоящим из разлагающихся растений и не требующим зрения для поиска пищи. Отпугивающие железы используются для защиты от хищников — пауков и муравьев. Способность сворачиваться в шарик также, вероятно, способствует защите от хищников.

ФИЛОГЕНИЯ PERACARIDA

Наиболее примитивными перакаридами являются представители таксона Lophogastrida (Mysidacea). Особенности организации позволяют считать, что они ближе всего стоят к исходным формам перакарид. Все остальные таксоны перакарид произошли от мизидоподобных предков.

Наиболее продвинутых перакарид принято объединять в таксон Mancoidea в связи с тем, что выход молоди из марсупиума осуществляется у них на стадии манки, которая отличается от взрослых особей только отсутствием восьмой пары торакопод. Эта группа включает Cumacea, Mictacea, Spelaeogriphacea, Thanaidacea и Isopoda. В ее состав не входят только Mysidacea и Amphipoda. Amphipoda рассматриваются как сестринский таксон по отношению к Mancoidea.

Хорошо развитый карапакс кумовых раков практически целиком прикрывает жаберную камеру, однако у других представителей Mancoidea карапакс редуцирован или отсутствует. Формы, относящиеся к Mictacea (таксон включает всего три рода, обитающих в морских пещерах и на абиссальных илах) и Spelaeogriphacea (объединяет три пресноводных вида — обитателей пещер), имеют короткий карапакс, прикрывающий один или два грудных сегмента.

Отряды Tanaidacea и Isopoda принято считать сестринскими таксонами. В состав цефалоторакса танаидовых (клешненосных осликов) входят голова и два первых грудных сегмента, а у равноногих раков к голове добавляется только один торакальный сегмент. В отличие от равноногих раков и бокоплавов клешненосные ослики имеют карапакс, хотя отсутствие карапакса у Isopoda и Amphipoda обычно рассматривается как результат конвергенции.

И у танаидовых, и у равноногих раков некоторые абдоминальные сегменты сливаются с тельсоном и формируют плеотельсон, однако и этот признак тоже мог возникнуть в результате конвергенции, поскольку некоторые ископаемые формы клешненосных осликов лишены плеотельсона.

http://jurassic.ru/

Филогенетическая система Peracarida

В литературе отсутствуют сведения о филогенетических отношениях в пределах перакарид. Приводимый ниже неполный вариант системы основан на комментариях Акса (Ax, 2000).

Peracarida
- Misidacea
- N.N.
  - Amphipoda
  - Mancoidea
    - Cumacea
    - N.N.
      - N.N.
        - Mictacea
        - Spelaeogriphacea
      - N.N.
        - Tanaidacea
        - Isopoda

ФИЛОГЕНИЯ MALACOSTRACA

Leptostraca представляют собой сестринский таксон Eumalacostraca, к которым принято относить всех остальных высших раков (рис. 19.67). У наиболее древних Eumalacostraca экзоподит антенн II превратился в скафоцерит (антеннальную чешую), отсутствующий у тонкопанцирных раков. Унаследованные от предковой формы ракообразных торакальные филлоподии в результате модификации эндоподита трансформировались в стеноподии. Шестая пара плеопод преобразована в уроподы, которые совместно с увеличенным тельсоном образуют хвостовой плавник. Каудальная фурка утрачена.

Eumalacostraca разделяют на Stomatopoda и Caridoida. Последний таксон включает всех остальных настоящих высших раков. Стоматоподы обладают трехветвистыми антеннами I, передние торакоподы хватательного типа, плеоподы используются для дыхания. Рострум у представителей Caridoida слит с головой и неподвижен. Антенны II несут по статоцисту, однако многие виды его вторично утратили. Согласованная работа мускулатуры брюшка и хвостового плавника лежит в основе особого способа локомоции, позволяющего ракам быстро плыть задним концом вперед. На левой мандибуле имеется подвижная пластинка в виде массивного подвижного шипа.

Включение первых трех грудных сегментов в состав цефалоторакса и преобразование их придатков в три пары ногочелюстей — основные признаки, позволяющие отделять крупных и имеющих важное для человека экономическое значение Decapoda от Xenommacarida. Собственно грудной отдел (переон) десятиногих несет лишь 5 пар переопод. Цефалоторакс и переон со спины и с боков покрыты карапаксом, который ограничивает жаберную камеру. Экзоподит максилл II превратился в крупную «лодочку» (скафогнатит), создающую респираторный ток воды (см. примеч. 43 и с. 275, 335. — *Примеч. ред.*).

Омматидии сложных глаз примитивных Xenommacarida подверглись модификации: они содержат уменьшенное число клеток, образующих кристаллический конус: 2, а не 4, как это было свойственно предковым формам. Представители одной из групп Xenommacarida утратили карапакс, из жизненного цикла у них исчезла стадия науплиуса. Вместо этого они приобрели прямой тип развития и дали начало пресноводным Syncarida.

Становление таксона Euphausiacea было связано с приобретением карапакса, который не только покрывал весь торакс, но и сросся со всеми его сегментами. Однако боковые края карапакса не разрастаются в вентральном направлении, и все восемь пар неспециализированных двуветвистых грудных конечностей остаются неприкрытыми. Ногочелюсти отсутствуют.

http://jurassic.ru/

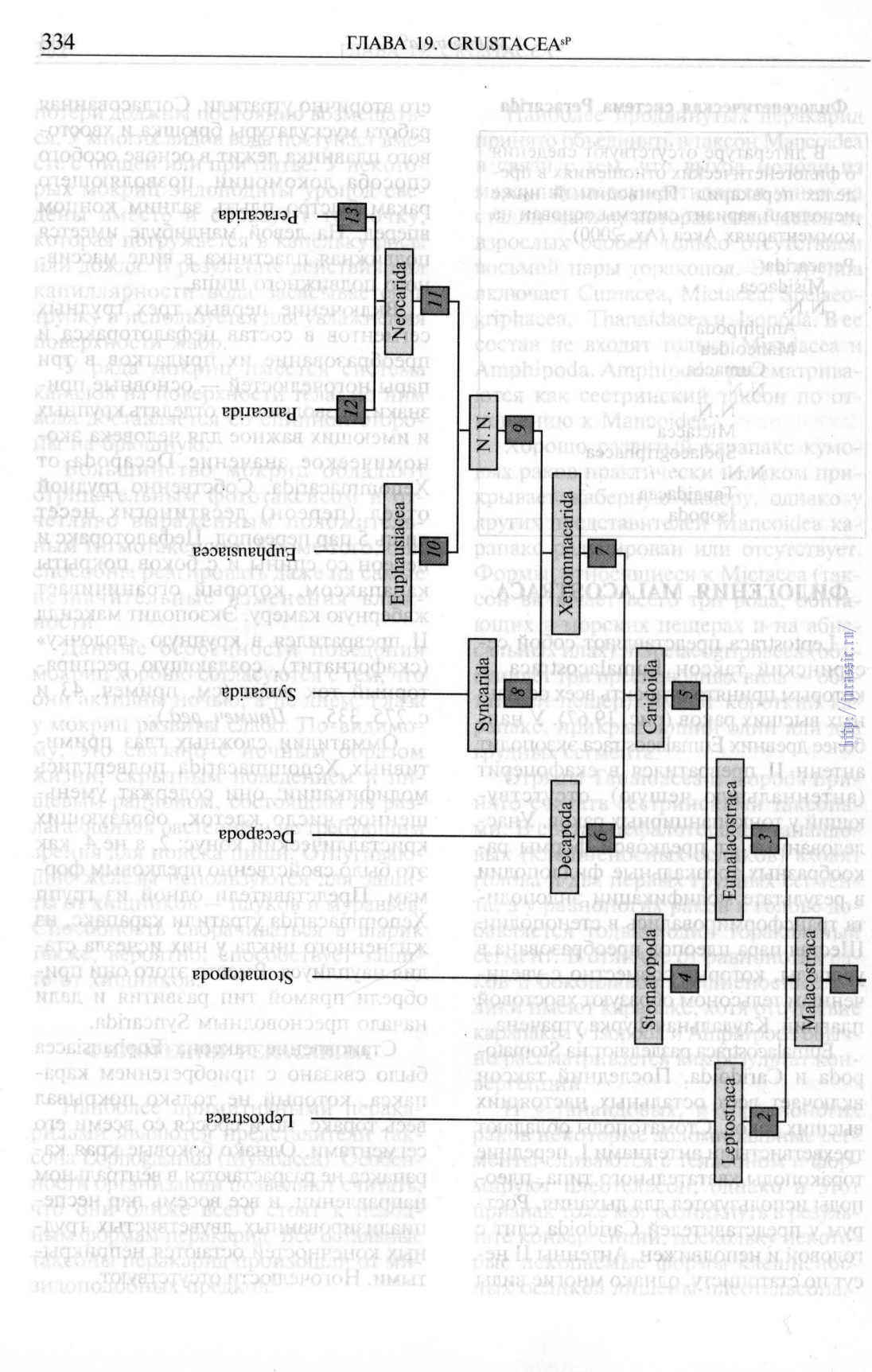

Peracarida
13
Neocarida
11
Pancarida
12
N.N.
9
Euphausiacea
10
Euphausiacea
Xenommacarida
7
Syncarida
8
Syncarida
Caridoida
5
Decapoda
6
Decapoda
Eumalacostraca
3
Stomatopoda
4
Stomatopoda
Malacostraca
1
Leptostraca
2
Leptostraca

Рис. 19.67. Филогения Malacostraca:

1 — **Malacostraca**: в состав туловища входит 15 сегментов; торакс и абдомен несут конечности; торакс включает 8 сегментов, брюшко — 7; гонопор самок располагается на шестом грудном сегменте; гонопор самцов — на восьмом сегменте груди; *2* — **Leptostraca**: антенны I несут чешуевидный придаток; антенны II двуветвистые; масиллы II несут длинные щупики (пальпы) для очистки; самки вынашивают яйца, развитие прямое; *3* — **Eumalacostraca**: экзоподит антенн II имеет вид крупной уплощенной чешуйки; торакоподы стеноподного типа; уроподы и тельсон формируют хвостовой плавник; *4* — **Stomatopoda**: антенны II трехветвистые, короткий карапакс покрывает четыре передних грудных сегмента; торакоподы I—V хватательного хищного типа; плеоподы участвуют в газообмене; органы выделения — максиллярные железы; *5* — **Caridoida**: рострум слит с головой, антенны несут статоцисты; мускулатура брюшка и хвостовой плавник позволяют животному быстро ретироваться; подвижная пластинка имеется только на левой мандибуле; *6* — **Decapoda**: карапакс покрывает все восемь грудных сегментов и срастается с ними, он закрывает и жаберные камеры; цефалоторакс включает три грудных сегмента; торакоподы I—III становятся ногочелюстями; скафогнатит (эпиподит максилл II)* генерирует ток воды, обеспечивающий газообмен; *7* — **Xenommacarida**: кристаллический конус омматидия сформирован двумя клетками; стебелек кристаллического конуса отсутствует; клетки ретины вытянуты в дистальном направлении; *8* — **Syncarida**: карапакс утрачен; развитие прямое; пресноводные формы; *9* — **N.N.**: грудные двуветвистые эпиподиальные жабры, медиовентральная ветвь которых располагается в жаберной камере под тораксом; *10* — **Euphausiacea**: карапакс крупный, прикреплен ко всем восьми торакомерам; тельсон несет пару субапикальных шипов; *11* — **Neocarida**: обе мандибулы имеют подвижную пластинку; цефалоторакс образован одним слитым с головой торакомером; первая пара грудных конечностей представлена ногочелюстями; развитие прямое; *12* — **Pancarida**: имеется дорсальная выводковая камера; карапакс короткий; мешковидные нефридии отсутствуют; глаза отсутствуют; плеоподы III—V отсутствуют; *13* — **Peracarida**: образованный оостегитами марсупиум располагается на вентральной поверхности (из *Ax, P. 2000. Multicellular Animals, II. Springer Verlag, Berlin*, с изменениями). *См. примеч. 43 и с. 275, 333. — *Примеч. ред.*

http://jurassic.ru/

Остальные, не упомянутые выше таксоны Malacostraca относятся к группе Neocarida. Для них характерно наличие подвижной пластинки на обеих мандибулах. По крайней мере, один сегмент груди сливается с головой, в результате образуется короткий цефалоторакс, а первая пара торакопод превращается в ногочелюсти. Эти ракообразные утратили стадию науплиса; развитие прямое.

Pancarida — небольшой по объему таксон неокарид. Его представители вынашивают молодь в дорсальной выводковой камере под карапаксом. Необычность организации Pancarida заключается в отсутствии у них и антеннальных, и максиллярных желез. Peracarida отделились от общих предков неокарид. Их отличает наличие вентрально расположенного марсупиума. Стенки марсупиума образованы оостегитами, которые отходят от внутренней поверхности части торакопод и покрыты многочисленными щетинками.

Филогенетическая система Malacostraca

Malacostraca
- Leptostraca
- Eumalacostraca
  - Stomatopoda
  - Caridoida
    - Decapoda
    - Xenommacarida
      - Syncarida
      - N.N.
        - Euphausiacea
        - Neocarida
          - Pancarida
          - Peracarida

MAXILLOPODA[SC]

В самых современных вариантах системы в эту группу объединяют несколько таксонов, однако разные исследователи по-разному трактуют ее состав. В самом широком варианте в нее включают Copepoda, Mystacocarida, Tantulocarida, Ascothoracida, Cirripedia, Ostracoda, Branchiura и Pentastomida. У представителей Maxillopoda тело обычно очень короткое.

Для всех максиллопод характерно несколько общих признаков, однако наиболее важный из них — короткое тело, состоящее из 10 или меньшего количества сегментов. Науплиальный глаз образован тремя простыми глазка́ми в отличие от предковых форм ракообразных, у которых он состоял из четырех глазков. У некоторых форм имеются сложные глаза, однако у Copepoda, Mystacocarida и Tantulocarida они полностью отсутствуют. Иногда имеется карапакс. Торакс образован семью или даже меньшим числом сегментов, а брюшко состоит из 3 сегментов, но их может быть и еще меньше. Некоторые грудные сегменты слиты с головой и формируют цефалоторакс. Сегменты торакса несут двуветвистые (иногда одноветвистые) придатки, абдомен лишен конечностей. Многие черты, характерные для взрослых максиллопод (короткое тело, присутствие науплиального глаза, небольшие размеры, небольшое число грудных конечностей), напоминают организацию личинок, что позволяет предположить, что Maxillopoda как группа могли сформироваться в результате педоморфоза — достижения постларвальными стадиями половой зрелости без формирования всего комплекса признаков, характерного для взрослых особей.

COPEPODA[C]

В настоящее время описано около 12000 видов современных Copepoda (рис. 19.68). Этот крупный таксон за-

http://jurassic.ru/

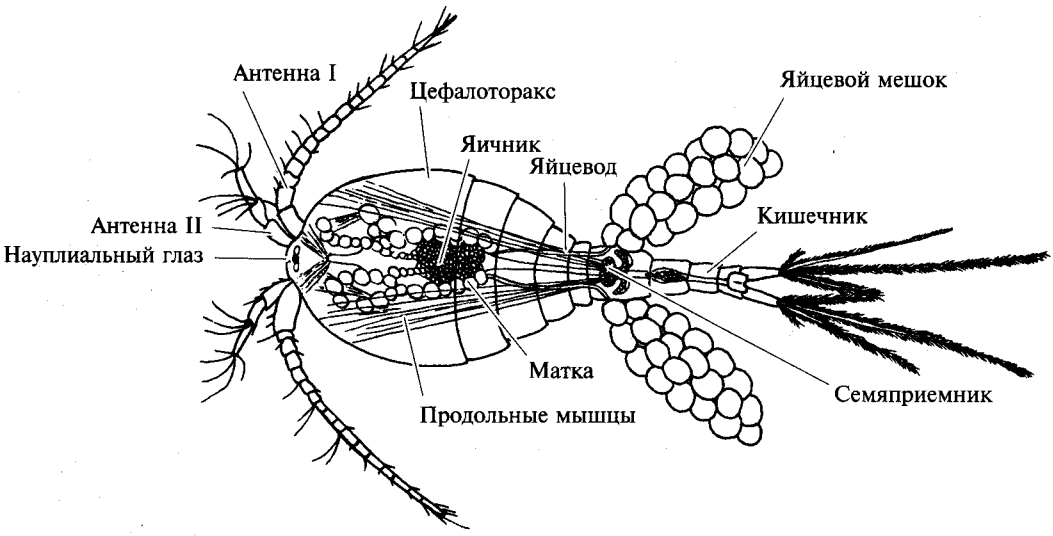


Рис. 19.68. Copepoda: Cyclopoidea. *Macrocyclops albidus*, вид с дорсальной стороны (по *Matthes* из *Kaestner*)

нимает второе место по числу видов после Malacostraca. Большинство копепод, или веслоногих раков, — обитатели моря, однако есть ряд пресноводных и несколько наземных представителей, поселяющихся во мхах, во влажной почве и в опавших листьях. Паразитические копеподы заражают разных морских и пресноводных животных, особенно рыб. В сборах морского планктона в подавляющем большинстве случаев главная доля принадлежит именно веслоногим рачкам. Копеподы являются одним из трех таксонов, доминирующих и в пресноводном зоопланктоне. Было высказано предположение, что копеподы — самый многочисленный (по количеству особей, а не по количеству видов) таксон многоклеточных животных на Земле, даже по сравнению с насекомыми. В связи с тем что многие планктонные виды питаются фитопланктоном, копеподы являются важнейшим и непременным звеном между наиболее важными продуцентами (морским фитопланктоном) и консументами, образующими последующие трофические уровни пищевых цепей морской пелагиали. Копеподы составляют основную часть пищевого рациона многих морских животных.

Длина тела большинства копепод варьирует от долей миллиметра до 5 мм, хотя некоторые свободноживущие виды могут превышать и 17 мм. Паразитические копеподы могут быть крупными: с учетом яйцевого мешка некоторые виды достигают в длину 32, а без него 25 мм (см. рис. 19.73). Хотя большинство копепод почти не окрашены или вообще прозрачны, среди них встречаются ярко-красные, оранжевые, пурпурные, голубые или черные рачки. Некоторые формы способны к биолюминесценции.

Тело практически всех свободноживущих копепод округлое в поперечном сечении и равномерно сужено по направлению к заднему концу (рис. 19.69), однако существует и множество других вариантов. Тело состоит

http://jurassic.ru/

из грудного и брюшного отделов. Передний конец тела округлый или конический. Сложные глаза отсутствуют. Наличие же медиально расположенного науплиального глаза является типичной и характерной особенностью большинства копепод. Столь же характерным признаком копепод является и строение антенн: они одноветвистые, обычно очень длинные и располагаются почти под прямым углом по отношению к продольной оси тела.

Большое разнообразие копепод находит отражение в системе этого класса, включающего десять отрядов, пять из которых объединяют свободноживущих представителей, а еще пять — комменсалов и паразитов. Свободноживущие виды относятся к Cyclopoida (см. рис. 19.68; 19.70, *В*, *Г*), Calanoida (рис. 19.69), Harpacticoida (рис. 19.70,

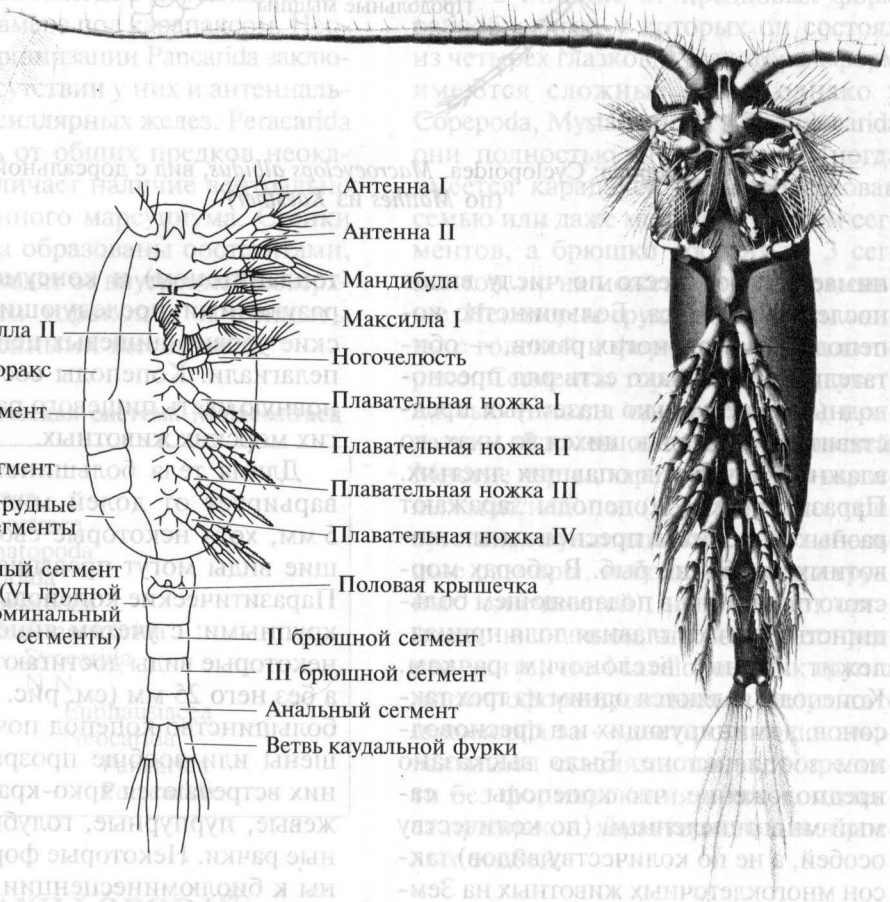


Рис. 19.69. Copepoda: Calanoida:

А — схема строения *Pseudocalanus*, вид с вентральной стороны; *Б* — типичный представитель калянид *Calanus*, вид с вентральной стороны (*А* — из *Corkett J. and McLaren I. A. 1978. The biology of* Pseudocalanus. *Adv. Mar. Biol. 15*: *2—231*; *Б* — по *Giesbrecht W. 1892. Fauna and Flora Golfes Neapel. Monogr. 19*: *1—831*)

http://jurassic.ru/

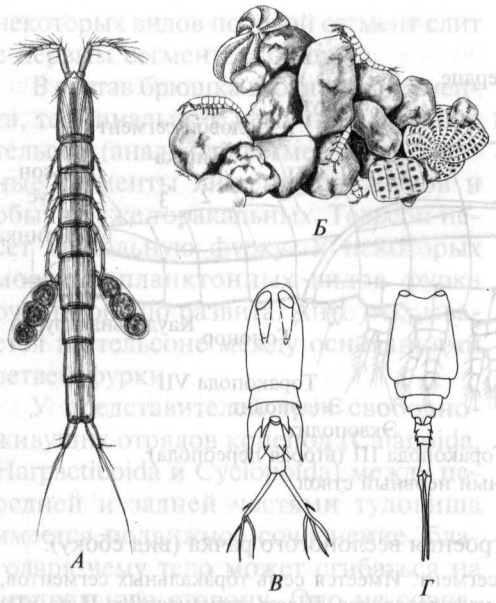


Рис. 19.70. Copepoda:

А — гарпактицида из группы Cylindropsyllidae, вид со спинной стороны; *Б* — интерстициальные гарпактициды, обитающие между песчинками, среди песчинок видны две раковинки фораминифер; *В*, *Г* — морские циклопоиды: *Corycaeus* (*В*) и *Copilia* (*Г*), у которых науплиальный глазок очень крупный и разделен на две части, рачки из этих родов, а также родственные им формы обычно ярко окрашены (*А* — по *Sars*; *В*, *Г* — из *Smith D.L. 1977. A Guide to Marine Coastal Plankton and Marine Invertebrate Larvae. Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque, IA*)

А, *Б*; 19.72), Gelyelloida и Platycopioida. Симбионтами являются представители Monstrilloida, Mormonilloida, Misophrioida, Syphonostomatoida (см. рис. 19.73; 19.74, *Б—Д*) и Poecilostomatoida (рис. 19.74, *А*). Calanoida, Harpacticoida и Cyclopoida, не будучи близкородственными таксонами, объединяют свободноживущих представителей, играющих исключительно важную роль в сообществах. Им в основном и будет посвящен настоящий раздел. Из числа ныне живущих копепод к предковой, общей для всех форме наиболее близки Calanoida.

Среди пяти таксонов свободноживущих копепод Calanoida являются преимущественно планктонными организмами; Harpacticoida, включающие более 50 % видов копепод, — бентосные организмы; к группе Cyclopoida относятся как планктонные, так и бентосные рачки. Форма тела рачков во многом определяется образом жизни, который ведут те или иные конкретные виды. В целом для планктонных форм характерны тело цилиндрической формы и суживающееся к заднему концу брюшко. У видов, обитающих в толще воды, тело более узкое и веретенообразное по сравнению с живущими в придонных слоях воды. Эпибентосные виды, которые ползают по поверхности и плавают непосредственно над поверхностью грунта, имеют несколько расширенное брюшко. Тело бентосных видов, поселяющихся на водной растительности, широкое и уплощенное; для интерстициальных форм характерно узкое и червеобразное тело (рис. 19.70, *А*, *Б*).

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Короткое тело, состоящее из головы, 10 сегментов туловища и тельсона, — характерная особенность копепод (рис. 19.71). Голова несет пять пар придатков. Антенны I одноветвистые и могут быть очень длинными. У самцов они имеют Г-образную форму (изогнуты практически под прямым углом) и используются для удержания самки во время копуляции. Небольшие по размеру антенны II двуветвистые. Мандибулы также двуветвистые. Кокса каждой мандибулы снабжена крупной зазубренной гнатобазой и несет двуветвистый щупик[67]. Максиллы I двуветвистые, однако у паразитических видов они часто редуцированы

http://jurassic.ru/

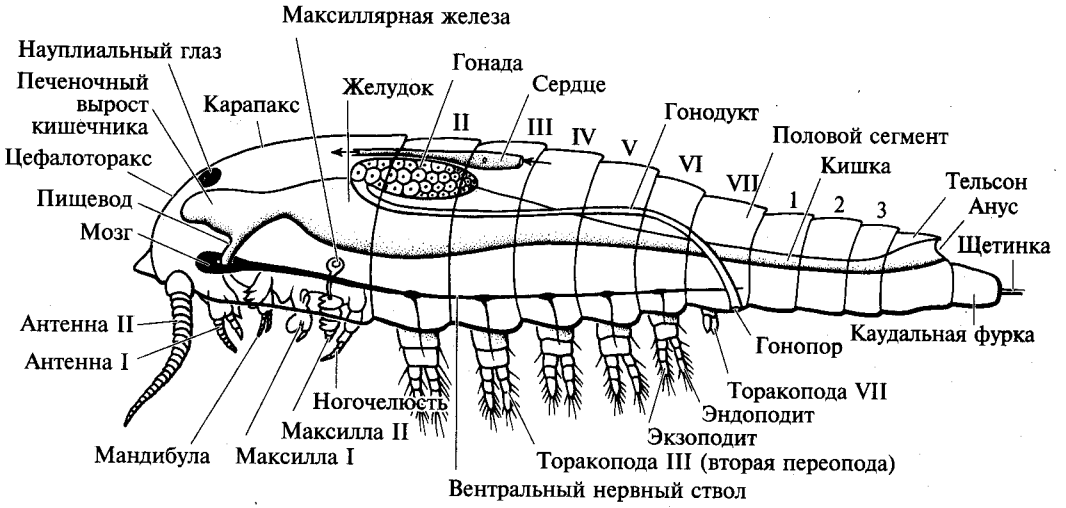


Рис. 19.71. Copepoda: обобщенная схема строения веслоногого рачка (вид сбоку).

Цефалоторакс включает голову и первый грудной сегмент. Имеется семь торакальных сегментов, из которых один принимает участие в образовании цефалоторакса. Шесть сегментов (со II по VII) образуют переон. Абдомен начинается непосредственно за генитальным сегментом, в его состав входят три сегмента и тельсон с каудальной фуркой. Римскими цифрами пронумерованы грудные сегменты, арабскими — брюшные (из *Boxshall G.A., Ferrari F.D. and Tiemann H. 1984. The ancestral copepod: Towards a consensus of opinion at the First International Conference on Copepoda. 1981. Crustaceana Suppl. 7: 68—84*)

или отсутствуют. Максиллы II одноветвистые. У взрослых особей сохраняется науплиальный глаз, образованный тремя простыми инвертированными глазками; сложные глаза отсутствуют.

Туловище подразделяется на грудь, состоящую из семи сегментов[68], и трехсегментное брюшко. Обычно первый туловищный сегмент сливается с головой, в результате чего образуется цефалоторакс, однако у некоторых более специализированных форм в состав последнего инкорпорируются не один, а два первых грудных сегмента. У всех остальных максиллопод подобный цефалоторакс отсутствует. Каждый из семи сегментов груди несет по две торакоподы, причем исходно все они были двуветвистыми. Брюшные сегменты, напротив, лишены конечностей. Первая пара грудных конечностей, принадлежащих сегменту, который вошел в состав цефалоторакса, преобразована в ногочелюсти. В отличие от остальных грудных конечностей ногочелюсти одноветвисты. У некоторых видов они могут быть редуцированы или отсутствовать. Шесть грудных сегментов (II—VII) не сливаются с цефалотораксом и образуют переон. Пять грудных сегментов (II—VI) несут сходно устроенные двуветвистые переоподы (рис. 19.71), состоящие из коксы, базиподита, эндоподита и экзоподита. Коксы соединены непарными, расположенными вдоль средней линии тела **интеркоксальными пластинками**. И у самок, и у самцов гонопоры располагаются на седьмом грудном сегменте. Этот половой сегмент снабжен двумя придатками, которые образуют крышечку, прикрывающую половое отверстие. У самок

http://jurassic.ru/

некоторых видов половой сегмент слит с первым сегментом брюшка.

В состав брюшка входят три сегмента, терминально к нему причленяется тельсон (анальный сегмент[69]). Брюшные сегменты лишены придатков и обычно уже торакальных. Тельсон несет каудальную фурку. У некоторых морских планктонных видов фурка очень хорошо развита. Анус открывается на тельсоне между основаниями ветвей фурки.

У представителей трех свободноживущих отрядов копепод (Calanoida, Harpacticoida и Cyclopoida) между передней и задней частями туловища имеется подвижное сочленение, благодаря чему тело может сгибаться на вентральную сторону. Оно не совпадает с границей между тораксом и абдоменом, кроме того, его положение варьирует у представителей разных таксонов. У предковых форм копепод, а также у современных Calanoida и Platycopoida это сочленение приурочено к границе между VI и VII грудными сегментами. У представителей других групп оно смещено и совпадает с границей между V и VI грудными сегментами.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Пищеварительная система (см. рис. 19.71) имеет типичное для ракообразных строение. Для представителей Copepoda характерен широкий спектр стратегий питания, которые отчасти определяются их образом жизни, в частности местом обитания. Планктонные копеподы преимущественно седиментаторы. Их максиллы II специализированы и используются для фильтрации. Основу пищевого рациона большинства седиментаторов составляет фитопланктон, однако некоторые виды питаются преимущественно частицами детрита. В ходе экспериментов по изучению питания *Calanus finmarchicus* (длина тела 5 мм) с использованием меченных радиоактивными изотопами культур диатомовых водорослей было показано, что за сутки (24 ч) каждый рачок поглощает от 11000 до 373000 диатомовых в зависимости от размера последних. Когда рачкам предлагали смесь частиц разного размера, они отдавали предпочтение более крупным, поскольку ими удобнее манипулировать. Однако в естественных условиях планктонные копеподы, вероятно, поглощают любые доступные им пищевые частицы независимо от их размера.

Не все планктонные копеподы-седиментаторы питаются фитопланктоном. Некоторые виды используют зоопланктон, тогда как другие являются облигатными хищниками. Представители родов *Anomalocera* и *Pareuchaeta* могут отлавливать даже молодь рыб. Планктонные и эпибентосные формы из рода *Tisbe* (Harpacticoida) скапливаются вокруг мелких рыбок и объедают им плавники, лишая их, таким образом, возможности двигаться. Пока тело обездвиженной рыбки опускается на дно, рачки ее пожирают. Среди пресноводных Cyclopoida встречаются как растительноядные фильтраторы, питающиеся фитопланктоном, так и виды, собирающие зоопланктон. Многие представители этой группы, в том числе и широко распространенный пресноводный род *Cyclops*, являются хищниками. Большинство обитающих на дне Harpaticoida питаются микроорганизмами и детритом, осевшим на поверхность песчинок и водной растительности.

Планктонные каляноиды и некоторые гарпактициды накапливают жир

http://jurassic.ru/

в крупном жировом мешке, который занимает большую часть гемоцеля груди. Накопленный жир — это энергетический резерв, создаваемый в течение лета и расходуемый зимой. Липиды часто окрашены в красный или голубой цвет, вероятно, именно это обстоятельство определяет цвет тела рачка. У планктонных видов липиды играют важную роль, так как увеличивают плавучесть тела рачков. Не исключено, что липиды и воск, содержащиеся в теле веслоногих раков, принимают участие в образовании залежей нефти.

У свободноживущих копепод жабры отсутствуют, газообмен осуществляется через всю поверхность тела и поверхность задней кишки. Некоторые паразиты имеют жабры. Предковые формы, строение которых отвечало исходному плану строения копепод, обладали коротким, расположенным дорсально сердцем. Среди современных форм оно сохраняется только у калянид (см. рис. 19.71). Сердце залегает в длинном перикардиальном синусе, отделенном от перивисцерального синуса горизонтальной диафрагмой. У видов, утративших сердце, движение крови по телу осуществляется за счет перистальтики кишечника. У личинок выделительная система представлена антеннальными железами, у взрослых особей — максиллярными железами (см. рис. 19.71). Кроме того, в цефалотораксе имеются нефроциты.

Строение нервной системы у разных представителей неодинаковое. У форм, сохранивших исходный вариант ее строения, имеется вентральный нервный ствол, по ходу которого располагаются обособленные сегментарные ганглии. Субэзофагальный ганглий и какие-то другие признаки цефализации отсутствуют. Альтернативный вариант, характеризующийся высокой степенью цефализации, встречается у эволюционно продвинутых копепод. Все ганглии, иннервирующие ротовые конечности, и ганглии всех туловищных сегментов сливаются и образуют один очень крупный субэзофагальный ганглий, который тесно связан толстыми коннективами с мозгом, в свою очередь состоящим из трех частей.

ЛОКОМОЦИЯ

Грудные конечности и антенны II используются для быстрого плавания. У калянид, по-видимому, роль основного движителя выполняют двуветвистые антенны II, которые совершают вращательные движения. У представителей Cyclopoida, напротив, локомоцию обеспечивает работа грудных конечностей. У парящих планктонных форм длинные, покрытые щетинками антенны I функционируют в качестве парашюта, уменьшающего скорость опускания рачка. Для быстрого плавания рачок прижимает антенны I к телу, уменьшая таким образом общую площадь поверхности.

Хищные копеподы постоянно перемещаются в поисках добычи. Растительноядные виды, напротив, чередуют периоды активного движения с периодами питания. Во время акта питания, который длится 10—30 с у *Eucalanus crassus*, антенны I выполняют две функции — парашюта и органа чувств, определяющего наличие пищи. Остальные передние конечности создают поток воды, приносящий пищу к фильтрационному аппарату. Благодаря тому, что рачки погружаются в воду едва заметно, они могут сохранять определенное положение тела по отношению к водному потоку, приносящему пищу. После завершения акта

http://jurassic.ru/

питания они некоторое время плавают или парят в толще воды. Положение тела во время плавания варьирует у представителей разных видов (вниз головой, вверх головой и т.д.), ветви каудальной фурки могут занимать разное положение, иногда они используются как руль. Например, представители *E. crassus* плавают в вертикальном положении спиной вперед.

Большинство морских планктонных копепод заселяют верхние 50 м толщи воды, однако многие встречаются и на гораздо больших глубинах. Подобно другим представителям пресноводного и морского зоопланктона копеподы совершают вертикальные миграции. Обычно характер суточных миграций таков: ночью, когда они относительно незаметны для хорошо видящих хищников, рачки поднимаются к поверхности и питаются фитопланктоном. В течение светлого времени суток они мигрируют в более глубокие и соответственно менее освещенные слои воды, что, вероятно, опять позволяет им избежать встречи с хищниками. Протяженность вертикальных суточных миграций *Gaetanus minor* (Calanoida) составляет около 300 м. Однако *Calanus tenuiciornis* (Calanoida) и *Conaea gracilis* (Cyclopoida) не совершают подобных миграций и в течение суток остаются примерно на одной и той же глубине. Лимнолог Г. Эвелин Хатчинсон (G. Evelyn Hutchinson) показала, что суточные миграции зоопланктона являются самыми значительными перемещениями на нашей планете. В ходе этого процесса происходит перемещение существенно бóльшей биомассы на бóльшее расстояние, нежели во время миграций любых других животных.

Гарпактициды, ведущие донный образ жизни, как и некоторые циклопоиды, ползают по поверхности грунта или зарываются в него. Гарпактициды доминируют среди остальных представителей интерстициальной фауны песчаных грунтов (см. рис. 19.70). Для ползания по грунту эти рачки используют грудные конечности. Кроме того, во время движения червеобразное тело гарпактицид постоянно ундулирует.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

В целом копеподы обычно раздельнополы, для них характерно внутреннее оплодотворение, передача спермы непрямая и осуществляется с использованием сперматофоров. Половая система исходного типа включает парные гонады, которые соединяются с окружающей средой двумя гонодуктами, однако у ныне живущих копепод все органы половой системы (или хотя бы их часть) непарные. У самцов конечности шестого грудного сегмента могут быть преобразованы в гоноподии, обеспечивающие передачу спермы самке. Для копепод, особенно для паразитических представителей этой группы, характерно явление полового диморфизма. Самцы обычно мельче самок, а у некоторых видов имеются так называемые карликовые самцы — их строение сильно изменено по сравнению с самками (рис. 19.74, *Г, Д*). У самцов непаразитических видов антенны I обычно более крупные, они используются для удержания самки во время копуляции. У самок за счет дистальных участков яйцеводов образуются два семяприемника, в которых хранится сперма после копуляции. Во время копуляции самец с помощью гоноподий прикрепляет сперматофоры к вентральной поверхности тела самки. Лишенные жгутика сперматозоиды миг-

http://jurassic.ru/

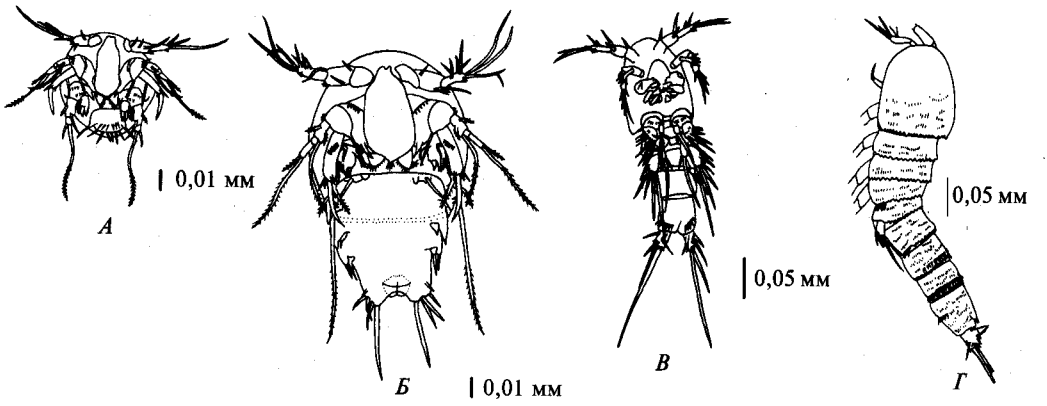


Рис. 19.72. Copepoda: стадии развития гарпактициды *Elaphoidella bidens coronata*:
А — первая науплиальная стадия (вид с вентральной стороны); *Б* — шестая науплиальная стадия (вид с вентральной стороны); *В* — первая копеподитная стадия (вид с вентральной стороны); *Г* — пятая копеподитная стадия (вид сбоку) (по *Carter M.E. and Bradford J.M. 1972. Postembryonic development of three species of harpacticoid Copepoda. Smithson. Contrib. Zool. 119: 1—26*)

рируют из сперматофоров в семяприемники. Оплодотворение происходит позже.

У калянид оплодотворенные яйца по одному откладываются непосредственно в воду, однако у большинства других копепод яйца помещаются самкой в один или два яйцевых мешка, секретируемых эпителием яйцевода (см. рис. 19.68; 19.70, *А*; 19.74). Каждый яйцевод формирует один яйцевой мешок. Яйца вынашиваются в яйцевых мешках до вылупления науплиусов. Один мешок содержит от нескольких до 50 и более яиц. Откладка яиц может повторяться через небольшие промежутки времени. Например, среди пресноводных Calanoida диаптомусы и родственные им формы откладывают яйца раз в 4 дня, причем перед откладкой очередной порции яиц необходимо спаривание.

Развитие включает шесть науплиальных и пять копеподитных личиночных стадий, предшествующих появлению взрослых особей (рис. 19.72). После достижения зрелости рачки уже не линяют. Копеподитные личинки первого возраста в целом сходны с взрослыми особями, однако брюшко у них еще не сегментировано и имеется только 3 пары грудных конечностей. В ходе нескольких последующих линек формируются недостающие сегменты и конечности. На эту серию линек у разных видов уходит от недели до года. Максимальная продолжительность жизни большинства свободноживущих видов колеблется от 6 месяцев до года, а иногда и чуть более. В ходе изучения 20 видов планктонных копепод, обитающих в Адриатическом море, было показано, что за год у них сменяется от трех до шести генераций.

Многие пресноводные каляниды и гарпактициды, а также отдельные морские виды калянид формируют как тонкостенные летние яйца, так и толстостенные покоящиеся, или зимующие, яйца. У пресноводных копепод, обитающих во временных водоемах, копеподитные стадии (а иногда и взрослые особи) при наступлении неблагоприятных условий секретируют органическую цистоподобную обо-

http://jurassic.ru/

лочку и впадают в диапаузу, переходя в неактивное состояние. Такие находящиеся в грунте цисты хорошо переносят отсутствие воды и дают возможность пережить полное пересыхание лужи или пруда. Они обеспечивают также расселение, попадая вместе с илом на конечности птиц и других животных.

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ КОПЕПОДЫ

Большое количество веслоногих раков, относящихся к пяти отрядам, перешло к паразитическому образу жизни. Некоторые стали эктопаразитами рыб и поселяются на жаберных лепестках или на покровах (рис. 19.73). Другие являются комменсалами или эндопаразитами полихет, живут в кишечнике иглокожих (в частности, в морских лилиях), а также в туникатах и двустворчатых моллюсках. Много видов паразитических копепод можно встретить и в книдариях, в первую очередь в коралловых полипах (Anthozoa). Паразитические копеподы демонстрируют все последовательные стадии специализации, обусловленной переходом к паразитическому образу жизни. Примитивные представители обычно являются эктопаразитами, как, например, *Ergasilus*, строение которого еще очень напоминает строение свободноживущих рачков (рис. 19.74, *А*). Эндопаразиты более видоизменены и меньше похожи на анцестральные формы. Многие высокоспециализированные эндопаразиты, как, впрочем, и некоторые эктопаразиты, очень сильно отличаются от свободноживущих

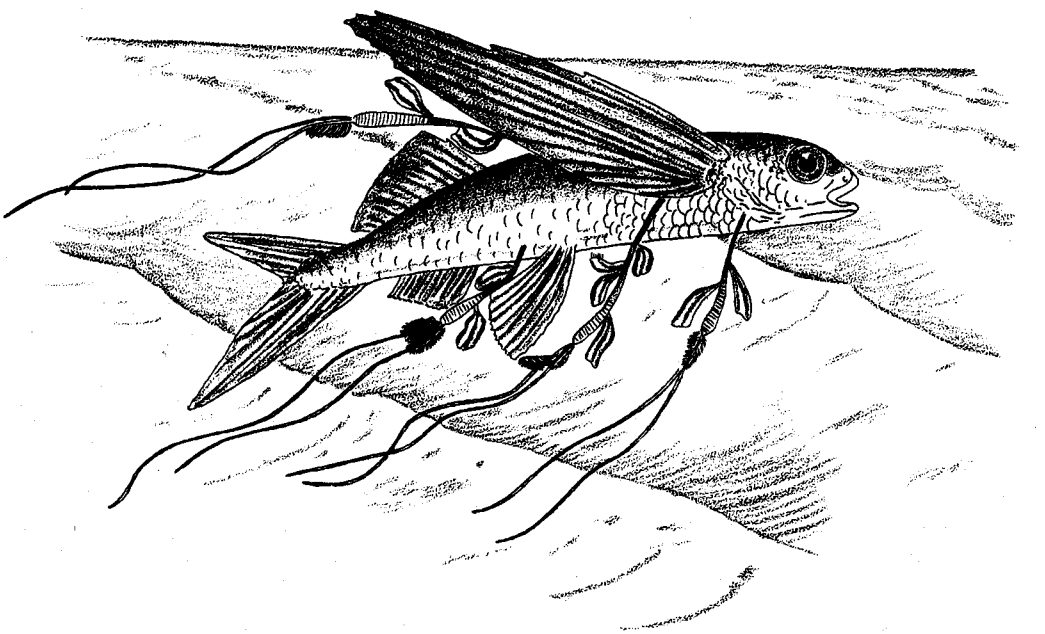


Рис. 19.73. Copepoda: паразитический рачок *Penella exocoeti* (Siphonostomatoida), поселяющийся на летучей рыбе.

На паразитической копеподе, в свою очередь, поселяются усоногие рачки *Cohchoderma virgatum*. Тела пенелл поперечно исчерчены, а тела усоногих рачков имеют вид расширяющихся лент. У одного из них видны выступающие из апертуры усоножки (по *Schmitt*, с изменениями)

http://jurassic.ru/

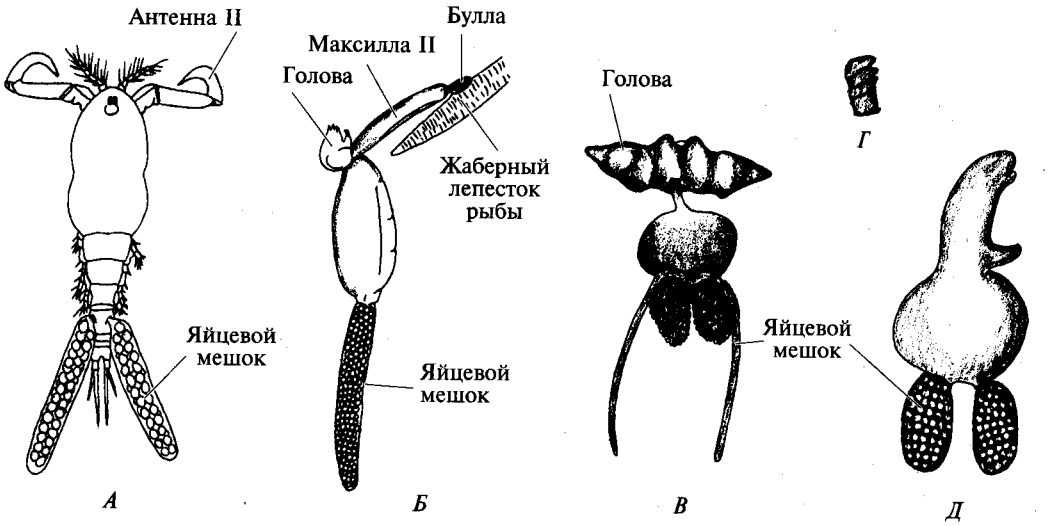


Рис. 19.74. Паразитические Copepoda:

А — самка *Ergasilus versicolor* (Poecilostomatoida), паразитирующая на жабрах пресноводных рыб; у этого вида паразитами являются только самки, которые прикрепляются хватательными конечностями к телу рыбы; *Б* — половозрелая самка *Salmincola salmonea* (Siphonostomatoida), паразитирующая на жабрах европейского лосося; *В* — *Sphyrion* (Siphonostomatoida): голова погружена в покровы рыбы, остальная часть тела рачка свободно располагается снаружи; *Г, Д* — самец (*Г*) и самка (*Д*) *Brachiella obesa* (Siphonostomatoida), паразитирующие на жабрах *красного морского петуха* (*А* — по *Wilson* из *Pennak*; *Б* — по *Friend*; *В* — из *Parker and Haswell*; *Г, Д* — по *Green J. 1961. A Biology of Crustacea. Quadrangle Books, Chicago. P. 113*)

представителей Calanoida и Cyclopoida (рис. 19.74). У эктопаразитических копепод некоторые конечности обычно преобразованы в **органы прикрепления**, а ротовой аппарат приспособлен для прокалывания покровов и высасывания жидкости.

У большинства паразитических копепод с хозяином связаны только взрослые особи, личинки, напротив, плавают и по строению сходны с личинками свободноживущих видов. Разные виды заражают хозяина на разных стадиях жизненного цикла, и все морфологические изменения протекают в процессе последующих линек. Паразитирующая на жабрах атлантического лосося (*Salmo salar*) *Salmincola salmonea* (рис. 19.74, *Б*) имеет типичный жизненный цикл. Когда лосось заходит в эстуарии, направляясь на нерест в пресные воды, паразит на стадии копеподитной личинки первого возраста прикрепляется к жаберным лепесткам с помощью нитевидного выроста головы[70]. После линьки личинка в качестве органов прикрепления использует ногочелюсти. На этой стадии самцы уже достигают половой зрелости, а самки еще нет. Вне зависимости от половой принадлежности рачки прикрепляются к покровам хозяина при помощи ногочелюстей и способны перемещаться по жабрам. Спаривание происходит до достижения самками половой зрелости, самцы вскоре после спаривания погибают. Фронтальные железы самки выделяют секрет в виде небольшой напоминающей пуговицу круглой пластинки, которая плотно прикрепляется к жаберному лепестку. Затем самка линяет по-

http://jurassic.ru/

следний раз и уже окончательно прикрепляется к этой пластинке максиллами II. С достижением половой зрелости самка приобретает все морфологические признаки, свойственные взрослым рачкам этого вида, и полностью теряет подвижность. Формируемые самками яйцевые мешки могут достигать 11 мм при длине тела самки 8 мм. Лососи нерестятся и возвращаются в море. Вылупление молоди происходит только после того, как лосось еще один раз зайдет в эстуарий; именно в этот момент вылупляющиеся личинки заражают новых хозяев. Одна самка откладывает несколько кладок, хотя спаривается при этом только один раз.

Филогенетическая система Copepoda

Copepoda
- Platycopioida
- Neocopepoda
  - Calanoida
  - Podoplea
    - N. N.
      - Harpacticoida
      - Mormonilloida
      - Poecillostomatoida
      - Siphonostomatoida
      - Monstrilloida
    - N. N.
      - Cyclopoida
      - Gellyelloida
      - Misophrioida

MYSTACOCARIDA[C]

Это небольшая группа морских интерстициальных ракообразных, которые, несомненно, филогенетически тесно связаны с копеподами (рис. 19.75). Общими признаками у представителей этих двух таксонов являются отсутствие сложных глаз и карапакса, наличие в составе туловища 10 сегментов. Мистакокариды были впервые описаны в 1943 г. из проб, собранных в Массачусетсе. Кроме того, были обнаружены еще 10 видов, обитающих на побережье Атлантики. Большинство представителей не превышает в длину 0,5—1 мм и хорошо приспособлено к жизни в узких промежутках между песчинками на литорали. Как и у других интерстициальных животных, тело мистакокарид длинное, цилиндрическое, червеобразное.

Голова подразделена поперечным желобком на короткий передний уча-

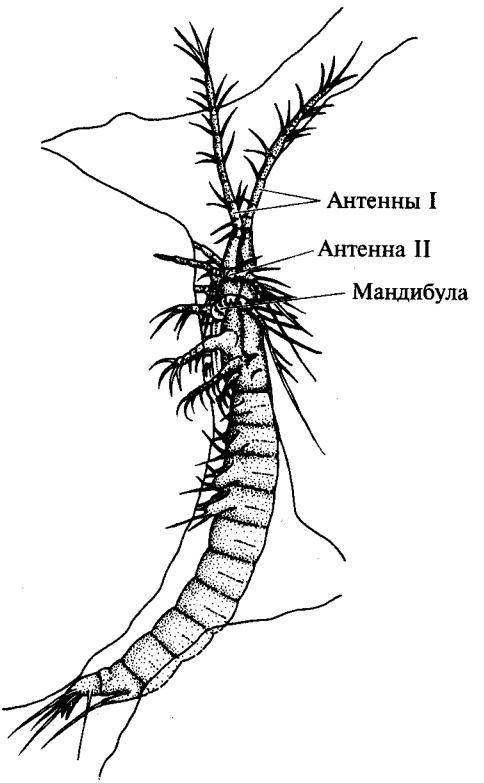


Рис. 19.75. Mystacocarida: интерстициальный рачок *Derocheilocaris typical*, ползающий между песчинками на пляже.

При движении рачок отталкивается от субстрата антеннами II и мандибулами, при этом ветви каждой конечности упираются в песчинки как над, так и под головой животного (из *Lombardi J. and Ruppert E. E. 1982. Functional morphology of locomotion in Denrocheilocaris typical. Zoomorphology. 100: 1—10*)

http://jurassic.ru/

сток и длинный задний. Передний участок несет антенны I и четыре обособленных пигментных бокала, а задний участок — антенны II, мандибулы, обе пары максилл, лябрум (верхнюю губу) и первую пару торакопод. Крупные антенны I одноветвистые, антенны II и мандибулы — двуветвистые. Обе пары антенн и мандибулы похожи на соответствующие придатки науплиусов и служат для плавания. Хорошо выраженная верхняя губа вытянута в длину и имеет вид язычка, длина которого почти соответствует длине заднего участка головы.

Туловище включает 10 сегментов, из которых семь образуют торакс[71], а три вместе с тельсоном — абдомен. Первая пара торакопод функционирует как ротовые конечности, однако несущий их первый сегмент не слит с головой. Иногда их рассматривают как ногочелюсти, иногда — нет. Цефалоторакс и карапакс отсутствуют. Следующие четыре сегмента (II—V) несут небольшие рудиментарные конечности, последние два сегмента торакса лишены конечностей. Брюшко также лишено конечностей. На тельсоне располагается каудальная фурка.

Строение кровеносной и выделительной систем не изучено. Печеночные выросты средней кишки отсутствуют. Нервная система представлена головным мозгом и брюшной нервной цепочкой, образованной крупными сегментарными ганглиями. Мистакокариды раздельнополы, из яйца вылупляется науплиус.

TANTULOCARIDA[C]

Впервые описанная в 1983 г. эта группа в настоящее время включает 12 видов, однако число последних постоянно увеличивается. Это морские крайне специализированные эктопаразиты глубоководных копепод, изопод и остракод. По размеру они небольшие, как и паразитические копеподы. В длину рачки не превышают 1 мм, а большинство не достигает и 0,5 мм. Тантулокариды раздельнополы и обладают четко выраженным половым диморфизмом. Самцы имеют гоноподии — видоизмененные грудные конечности. Считается, что для них характерно внутреннее оплодотворение. В жизненном цикле чередуются половое и партеногенетическое поколения, каждое из которых развивается с участием расселительной личиночной стадии.

Тело и самцов, и самок подразделяется на головогрудь и туловище (рис. 19.76, *А*, *Б*). Цефалоторакс состоит из головы и первых двух грудных сегментов; в состав туловища входят четыре (у самок) или пять (у самцов) свободных грудных сегментов и тельсон с каудальной фуркой. За исключением палочковидных антенн I у самок все придатки головной тагмы отсутствуют. У половозрелых самцов (рис. 19.76, *Б*) первые шесть пар торакопод покрыты щетинками и функционируют как плавательные конечности, придатки седьмой пары сливаются и формируют пенис, несущий гонопор. Достигшие зрелости самки полового поколения имеют лишь две первые пары торакопод, которые, скорее всего, если судить по их строению, не используются для плавания (рис. 19.76, *А*). Половое отверстие у самок располагается на первом сегменте груди. Создается впечатление, что самцы лучше приспособлены к плаванию, поскольку им необходимо искать самок, тогда как последние достаточно отчетливо демонстрируют признаки адаптации к прикрепленному образу жизни. Возможно, с помощью тора-

http://jurassic.ru/

копод половозрелые самки удерживают самцов во время копуляции. Партеногенетические самки (рис. 19.76, *Д*) имеют вид заполненных яйцами мешков, которые очень мало похожи на настоящих ракообразных.

Взрослые особи полового поколения (и самцы, и самки) активно плавают, но не питаются. Питаются только прикрепившиеся к хозяину личинки. Самки полового поколения (рис. 19.76, *А*) содержат многочисленные крупные яйца, из которых после оплодотворения развиваются свободноплавающие личинки — **тантулюсы** (рис. 19.76, *В*). Несегментированный цефалоторакс тантулюса лишен конечностей, но с дорсальной стороны покрыт крупным карапаксом. На вентральной поверхности головогруди располагаются ротовое отверстие, окруженное оральным прикрепительным диском, стилет и выступающая наружу трубка для прикрепления к тканям хозяина. Тантулюс прикрепляется к хозяину (рис. 19.76, *В*, $Г_S$) оральным диском и прокалывает его кутикулу стилетом. Это открывает паразиту доступ к питательным веществам хозяина.

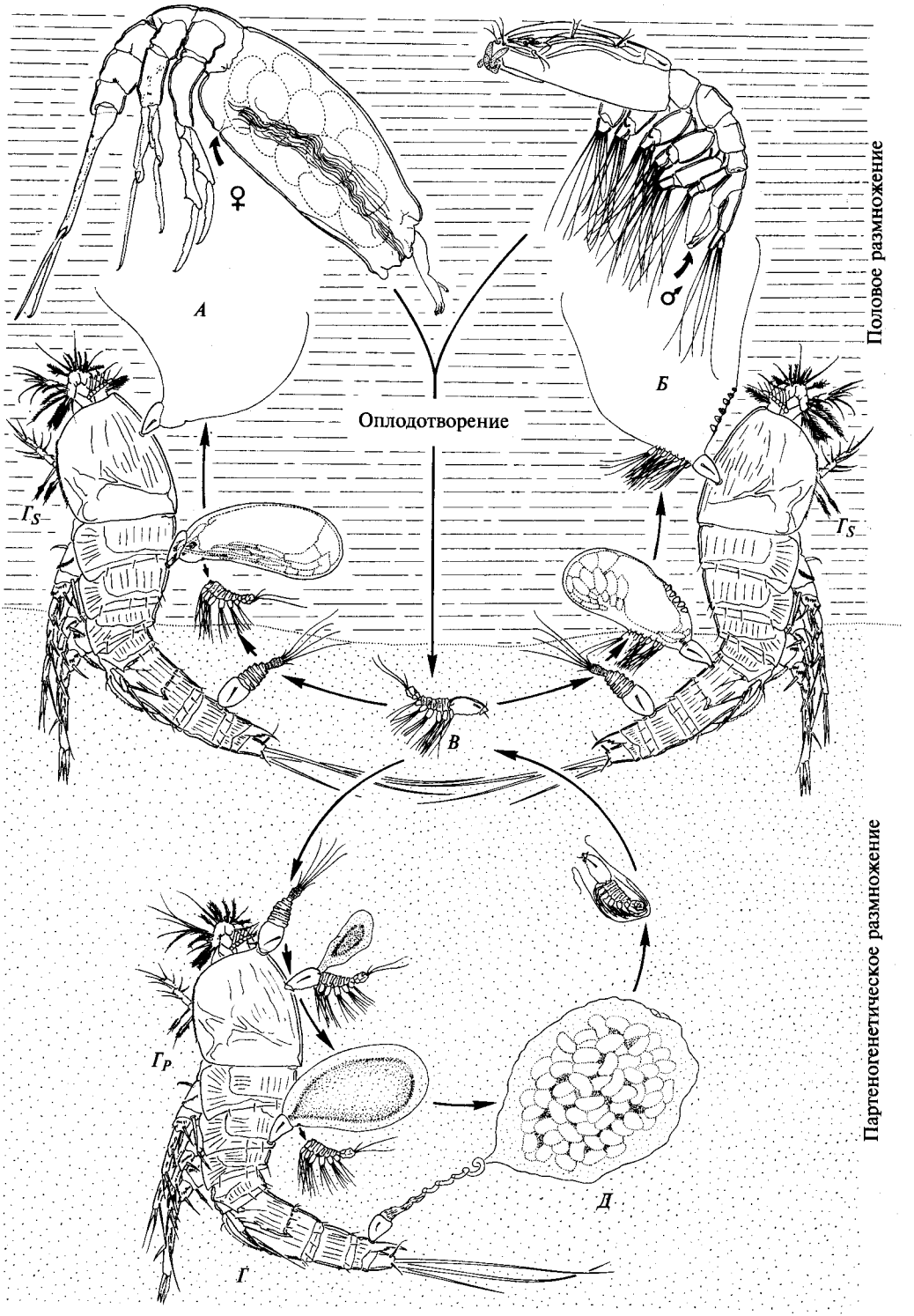
Развитие полового поколения начинается с того, что тантулюс прикрепляется к хозяину и постепенно развивается в половозрелую особь. Непосредственно за головой растущего паразита образуется крупный **туловищный мешок**, внутри которого и формируются половозрелые особи полового поколения (самцы или самки). Если развивается самка, все туловищные сегменты тантулюса отбрасываются, если самец — придатки туловищных сегментов остаются на большом туловищном мешке. Необходимый для развития пищевой материал поступает через прикрепительный диск. В конце концов половозрелые особи освобождаются, разрывая экзоскелет тантулюса, спариваются и откладывают оплодотворенные яйца. По-видимому, типичная, свойственная членистоногим линька у тантулокарид отсутствует.

Развитие партеногенетических особей протекает сходным образом: тантулюс прикрепляется к хозяину (рис. 19.76, *Г*, $Г_P$), отбрасывает сегментированное туловище и превращается в крупную мешковидную партеногенетическую самку (рис. 19.76, *Д*), постоянно прикрепленную к хозяину. Эта самка продуцирует яйца, из которых вылупляются новые тантулюсы.

ASCOTHORACIDA[C]

Ascothoracida, Acrothoracica, Thoracica и Rhizocephala в совокупности несомненно образуют монофилетический таксон Thecostraca. Thoracica, Rhizocephala и Acrothoracica, представленные крайне специализированными формами, мало похожи на остальных ракообразных и легко объединяются в самостоятельный таксон Cirripedia, или усоногие раки. Ascothoracida, самцы которых еще сохраняют черты сходства с другими раками, тогда как самки видоизменены очень сильно, представляют собой сестринский таксон по отношению к Cirripedia. Сложный глаз личинок Thecostraca включает состоящий из трех частей кристаллический конус, в формировании которого принимают участие три специализированные клетки. У взрослых рачков сложные глаза, а также антенны II отсутствуют (в зачаточном виде последние могут сохраняться). Антенны I превратились в прикрепительный орган, а карапакс, если только он не исчезает вторично, демонстрирует тенденцию к разрастанию и становит-

http://jurassic.ru/



http://jurassic.ru/

ся двустворчатым. Зрелые особи обычно ведут прикрепленный образ жизни. Представители рассматриваемого таксона неоднократно становились комменсалами и паразитами. Брюшко сохраняется только у самых архаичных форм. Развитие включает две личиночные стадии: науплиуса сменяет циприсовидная личинка. Мешкогрудые раки (Ascothoracida) — наиболее примитивный таксон Thecostraca. Корнеголовые раки (Rhizocephala), напротив, самая специализированная группа. Взрослые корнеголовые полностью утратили сходство с ракообразными. В состав Thecostraca входит еще и пятый таксон — загадочная группа Facetotecta, известная, однако, еще с 1899 г. Повсеместно распространены их планктонные, так называемые Y-личинки, совмещающие признаки науплиусов и циприсов, однако взрослые особи до сих пор обнаружены не были. Циприсовидные личинки представителей всех крупных таксонов Thecostraca несут на карапаксе пять пар хемосенсорных ситовидных органов. Они имеют вид овальных кутикулярных пластинок, пронизанных одной крупной терминальной порой, которую иногда сопровождает поровое поле (группа мелких пор). Считается, что ситовидные органы — это крайне специализированные щетинки, используемые для распознавания подходящего для оседания субстрата.

Мешкогрудые раки (Ascothoracida) — облигатные эктопаразиты иглокожих (морских лилий и офиур) или эндопаразиты мягких кораллов из отряда Alcyonaria, а также морских звезд и морских ежей, у которых они поселяются в целомической полости. За исключением нескольких активно плавающих форм (*Synagoga*), которые способны перемещаться с одного хозяина на другого, все мешкогрудые раки прикрепляются к животным-хозяевам необратимо. Группа Ascothoracida включает 60 видов; самые крупные представители достигают 4 см в длину, хотя большинство значительно мельче.

Самцы аскоторацид, обладающие тораксом и абдоменом, внешне могут напоминать креветок (рис. 19.77), самки же, наоборот, часто вообще не похожи на типичных раков. Крупный двустворчатый карапакс (мантия[72]) прикрывает торакс, а иногда и абдомен. Карапакс мягкий и необызвествленный. У некоторых видов он принимает форму мешка, который целиком укрывает тело рачка, так что лишь на вентральной стороне остается небольшое отвер-

Рис. 19.76. Tantulocarida: морфология и жизненный цикл.

При реализации половой части жизненного цикла (вверху) самцы (*Б*) и самки (*А*) копулируют. Из оплодотворенных яиц развивается личинка — тантулюс (*В*). Личинка прикрепляется к хозяину и приобретает вид неправильного мешка. Взрослая особь формируется внутри личинки, под защитой ее покровов. Питается она в этот период за счет хозяина. Покидающая личиночные покровы взрослая особь уже готова к копуляции, и цикл повторяется заново. При реализации партеногенетической части жизненного цикла (нижняя половина схемы) тантулюс, прикрепившись к хозяину, трансформируется в самку, которая представляет собой крупный, заполненный яйцами мешок (*Д*). На остальных ракообразных этот организм похож мало. Яйца развиваются без оплодотворения, из них снова развивается тантулюс. Стрелки с символами самца и самки указывают на положение полового отверстия. *А* — самка полового поколения с яйцами; *Б* — самец полового поколения; *В* — тантулюс; $Г_S$ — хозяин, на котором осуществляется половая часть жизненного цикла; $Г_P$ — хозяин, на котором осуществляется партеногенетическая часть жизненного цикла; *Д* — партеногенетическая самка с яйцами (из *Huys R., Boxshall G. A., Linkoln R. J. 1993. The tantulocaridan life cycle: The circle closed? J. Crust. Biol. 13: 432—442. Reprinted with permission*)

http://jurassic.ru/

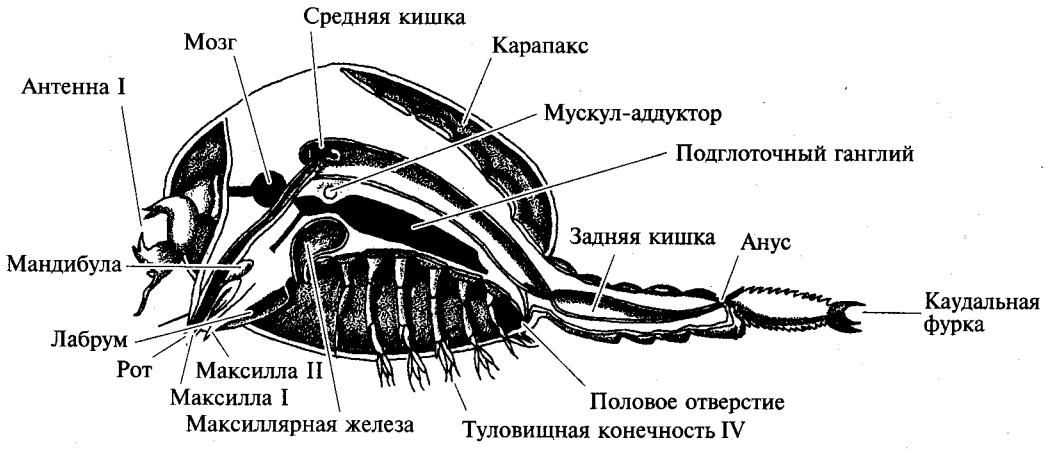


Рис. 19.77. Ascothoracida: самец *Ascothorax ophioctenis*.

Этот вид паразитирует в половых бурсах офиур (по *Vagin V. L. 1946.* Ascothorax ophioctenis *and the position of Ascothoracida in the system of the Entomostraca. Acta Zool. 27: 155—267*)

стие. Антенны I хватательные и используются для прикрепления к хозяину. Антенны II у взрослых особей отсутствуют. Оральный конус, окружающий ротовое отверстие, образован верхней губой (лабрумом), мандибулами и двумя парами максилл. Верхняя губа имеет коническую форму и окружает остальные части ротового аппарата, которые приспособлены для прокалывания покровов и высасывания. Глаза у взрослых особей отсутствуют, однако личинки могут иметь науплиальные глазки и даже сложные глаза.

Грудь несет шесть, а иногда и меньше, веслообразных двуветвистых конечностей. Последние, однако, вторично могут становиться трехветвистыми. Торакоподы не похожи на усики (цирры), как, например, это имеет место у усоногих раков Cirripedia. Внешне они напоминают плавательные конечности циприсовидной личинки. Брюшко, образованное 4 или 5 сегментами, лишено придатков. На тельсоне располагается каудальная фурка.

Пищеварительная система приспособлена к поглощению жидкой пищи. Большая средняя кишка несет несколько пар ветвящихся выростов, которые заходят в карапакс. Рачок погружает ротовой аппарат в ткани хозяина и высасывает жидкость из тела последнего. Сердце отсутствует. Для газообмена используется вся поверхность тела и в первую очередь поверхность карапакса. Органы выделения представлены максиллярными железами. ЦНС включает мозг и длинный подглоточный ганглий, от которого отходят нервы; брюшной нервный ствол с расположенными по его ходу ганглиями отсутствует. Ориентированный поперек тела мускул-аддуктор карапакса сводит створки вместе. Хватательные первые антенны снабжены хорошо развитыми мышцами.

Подавляющее большинство мешкогрудых раков раздельнополы, хотя имеется и несколько гермафродитных видов. Половой диморфизм ярко выражен, оплодотворение — внутреннее. Гонады обычно парные, их выросты заходят в карапакс. Сперматозоиды безжгутиковые, примитивные. Гонопор самцов располагается на вершине

http://jurassic.ru/

пениса, приуроченного к первому брюшному сегменту. У самок парные гонопоры открываются на коксах первой пары грудных конечностей. Как и у остальных Thecosctraca, в жизненном цикле мешкогрудых раков присутствуют науплиус и циприсовидная личинка[73]. Последняя имеет двустворчатый карапакс (см. рис. 19.79, *Б*) и внешне напоминает ракушковых раков (Ostracoda) (см. рис. 19.85, *А*). У науплиуса аскоторацид отсутствуют фронтальные «рога», а в остальном он сходен с науплиусом усоногих раков (см. рис. 19.79, *А*). Самки вынашивают под карапаксом яйца и формирующихся личинок до стадии циприсовидной личинки.

У мешкогрудых раков, как и у Cirripedia, антенны I хватательного типа, большой и мягкий карапакс, гонопоры самки расположены на первом грудном сегменте, отсутствуют антенны II, а в жизненном цикле имеется циприсовидная личинка (см. примеч. 73. — *Примеч. ред.*). Различаются эти группы тем, что у Ascothoracida хорошо развито брюшко, а у науплиуса отсутствуют фронтальные «рога». Различаются они и образом жизни: усоногие раки — свободноживущие эпибионты-фильтраторы.

CIRRIPEDIA[C]

Cirripedia, или усоногие раки, включают как хорошо известных и широко распространенных морских бентосных животных — морских желудей и морских уточек, так и незнакомых большинству людей крайне специализированных паразитов[74]. Эти странные и очень специализированные организмы обладают многими признаками, которые отличают их от остальных ракообразных. Они ведут прикрепленный образ жизни, обладают жесткой известковой раковиной (карапаксом или мантией), а их рост не сопровождается линьками (рис. 19.78). Многие из них гермафродиты. Морские желуди и морские уточки обладают рядом общих признаков с Ostracoda (ракушковыми раками). Особенно отчетливо это сходство видно при рассмотрении ракушкового рака, перевернутого вверх ногами и прочно прикрепленного к субстрату головой и дорсальной поверхностью. Собственно усоногие раки (морские желуди и морские уточки) включают только непаразитических, прочно прикрепляющихся к субстрату ракообразных.

Подобный образ жизни наложил глубокий отпечаток на особенности строения и биологии усоногих раков. При первом поверхностном знакомстве не всегда можно сразу догадаться, что это ракообразные. Хотя внешний вид взрослых особей сильно видоизменился, свою жизнь эти животные начинают с обычной для ракообразных личинки — науплиуса (рис. 19.79, *А*). После линьки науплиус становится (рис. 19.79, *Б*) похож на ракушковых рачков *Cypris*, что и отражает название этой личиночной стадии — **циприсовидная личинка**. Циприсовидные личинки не питаются, а их главная функция — оседание на субстрат. Как и остракоды, циприсовидная личинка обладает большим двустворчатым карапаксом, прикрывающим все тело. Наличие мягкого тела, известковой раковины и сидячий образ жизни послужили причиной того, что собственно усоногих раков (морских желудей и морских уточек) долгое время относили к моллюскам. В 1830 г. Воган Томпсон (Vaughan Thompson) показал существование связи между похожими на моллюсков взрослыми особями и обыч-

http://jurassic.ru/

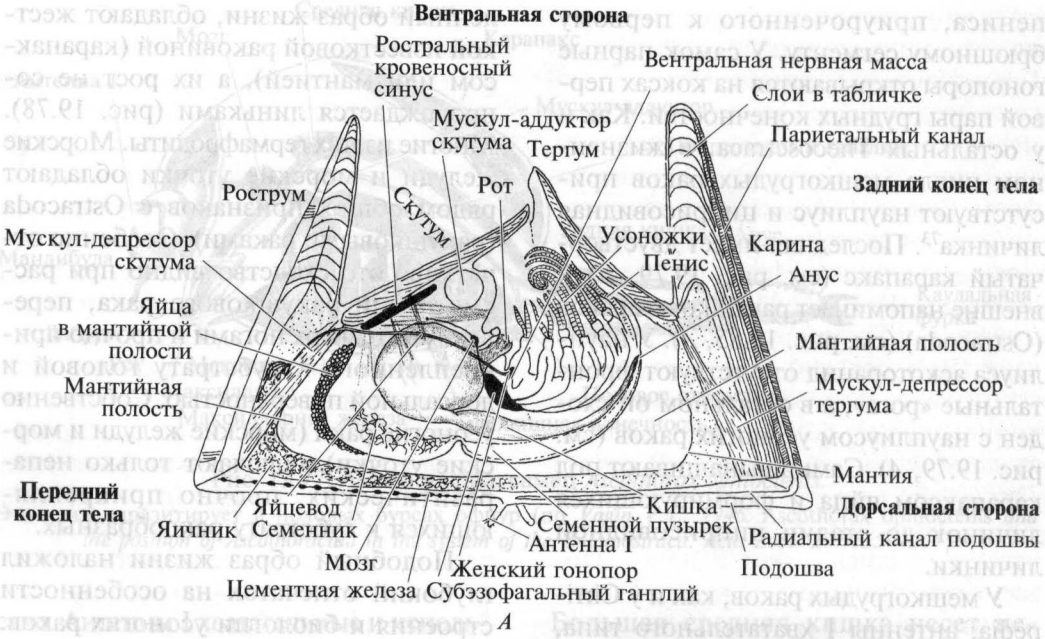


Рис. 19.78. Cirripedia: Balanomorpha (морские желуди):

А — сагиттальный разрез через тело *Balanus* (вид справа); *Б* — схема расположения табличек в домике *Balanus* (вид слева); *В* — крупный сидячий усоногий рачок *Tetraclita*, обладающий кольцевым обызвествленным домиком и подвижными оперкулярными пластинками (*А* — по *Gruvel* из *Calman*; *Б* — по *Broch* из *Kaestner A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*; *В* — фотография любезно предоставлена *Betty M. Barnes*)

ными для ракообразных личинками — науплиусами и циприсовидными личинками. Подробное исследование балянусов, осуществленное Чарлзом Дарвином в 1851 г., до сих пор служит основой для многих проводимых ныне работ.

Согласно современным взглядам, таксон Cirripedia включает две свободноживущие группы Thecostraca: Thoracica и Acrothoracica, а также таксон Rhizocephala, к которому относятся исключительно паразитические формы. Небольшой по объему таксон Acrothoracica представлен рачками, которые сверлят известковые субстраты. Группа Thoracica объединяет бентосных усоногих раков, необратимо

http://jurassic.ru/

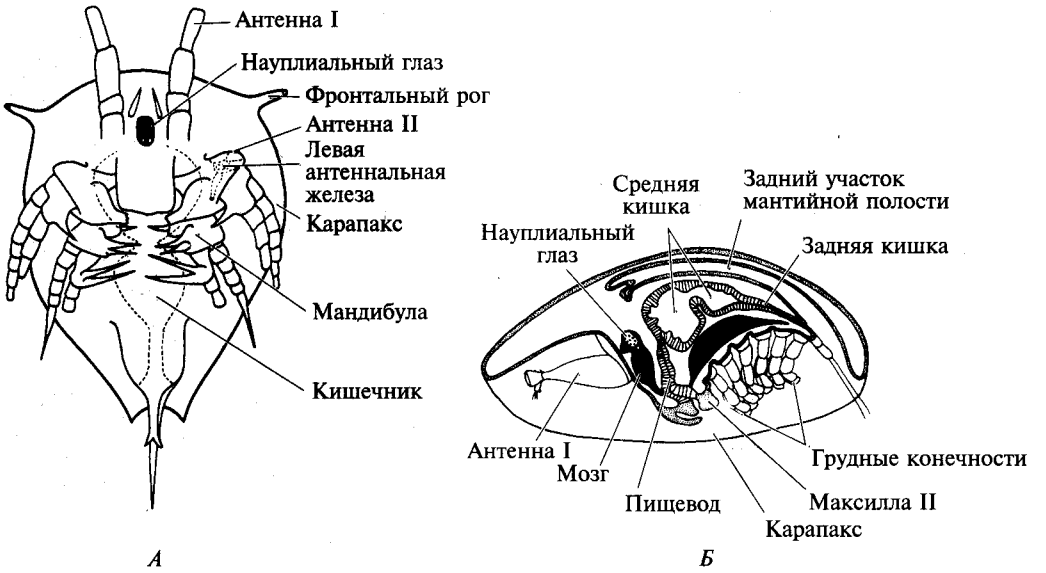


Рис. 19.79. Cirripedia: личинки усоногих раков:

А — науплиус *Balanus* (щетинки удалены); *Б* — активно плавающая циприсовидная личинка *Balanus* (*А, Б* — из *Walley L. J. 1969. Studies on the larval structure and metamorphosis of the cypris larva of Balanus balanoides. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 256: 237—280*)

прикрепленных к твердым субстратам (скалам, раковинам, кораллам, деревянным сваям, к коже китов, панцирям крабов и черепах, днищам кораблей, бутылкам и к другим объектам). К этому таксону относится большинство настоящих усоногих раков, в том числе обладающие «стебельком» морские уточки (рис. 19.80) и лишенные стебелька морские желуди (см. рис. 19.78). Rhizocephala, или корнеголовые раки, представлены крайне специализированными паразитами, имеющими мешковидное тело (см. рис. 19.83).

THORACICA[O]

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Характерная для представителей рассматриваемого таксона циприсовидная личинка оседает на субстрат и прикрепляется с помощью секрета цементных желез, расположенных в основании антенн I. Личиночный карапакс, прикрывающий, как и у остракод, все тело личинки, сохраняется и преобразуется в мантию (карапакс), одевающую взрослую особь. Мантия секретирует толстые известковые пластинки. Последние в совокупности образуют защитный «домик», куда и заключено тело рачка. Поскольку циприсовидная личинка прикрепляется к субстрату головой, апертура (вентральное отверстие) карапакса оказывается обращенной наверх. Туда же обращена и вентральная поверхность туловища, тогда как головной конец оказывается внизу на субстрате (см. рис. 19.78, *А*).

Тело типичного усоногого рака из группы Thoracica состоит из большой головы и торакса. Абдомен отсутствует (см. рис. 19.78, *А*). Голова несет обычные придатки, за исключением отсут-

http://jurassic.ru/

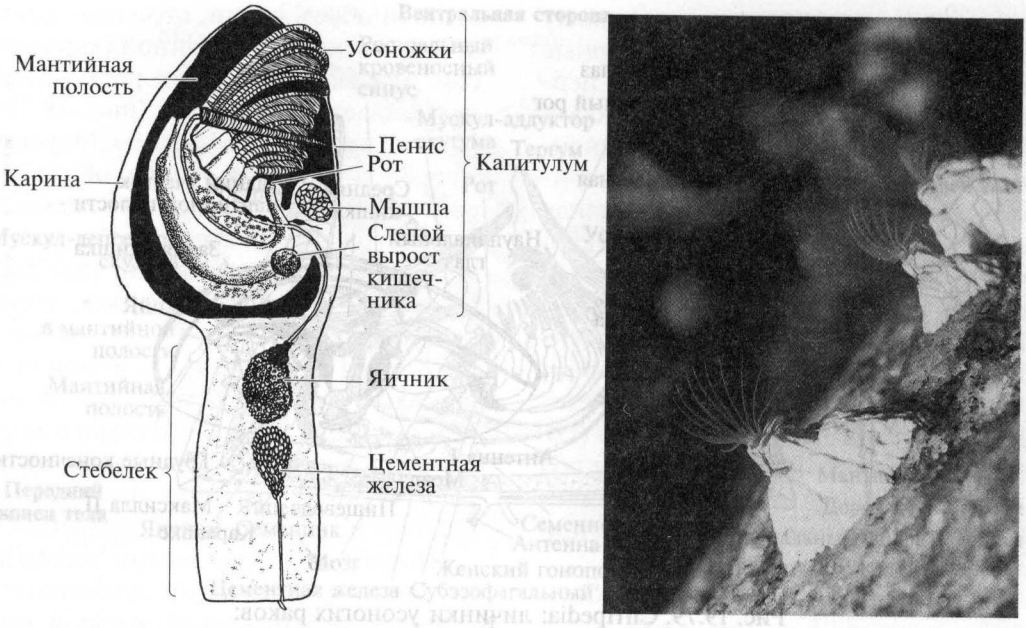


Рис. 19.80. Cirripedia:

А — строение морской уточки *Lepas* (Lepadomorpha), обладающей стебельком (сагиттальный разрез, вид слева); *Б* — морские желуди *Balanus* (Balanomorpha) во время питания. У особи, расположенной в нижней части фотографии, видны таблички домика. К зрителю рачок обращен кариной, далее следуют две боковые пластинки (карина-латералиа и латералиа). На удаленном от зрителя переднем конце домика можно рассмотреть боковой край рострума. Хорошо заметны пластинки открытого оперкулума (тергум и скутум); расправленные усоножки находятся в самом начале рабочего удара (*А* — по *Broch* из *Kaestner A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*; *Б — фотография любезно предоставлена М.Л. Федюком. Из коллекции кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ*)

ствующих антенн II. Преоральный отдел головы чаще всего маленький у большинства остальных ракообразных, у Thoracica, напротив, крупный. Он играет важную роль, поскольку именно с его участием рачок прикрепляется к субстрату. В этом отделе залегают цементные железы, и он несет антенны I — единственные преоральные конечности, поскольку антенны II отсутствуют, к тому же у взрослых рачков они сохраняются лишь в виде рудиментов. Ротовые конечности представлены мандибулами и двумя парами максилл. Торакс несет шесть пар двуветвистых грудных придатков, получивших название **усоножки**. Эти конечности включают две длинные, покрытые щетинками многочлениковые ветви и используются для фильтрации (см. рис. 19.78, *А*).

Складки большого, мягкого двулопастного карапакса берут начало от боковых участков головы и тянутся вдоль тела. На вентральной стороне они примыкают друг к другу и полностью закрывают все туловище. Такой карапакс часто называют мантией, поскольку он напоминает аналогичную структуру у моллюсков. Как и у моллюсков, мантия Thoracica ограничивает заполненный водой участок простран-

http://jurassic.ru/

ства вокруг тела — мантийную полость. Ротовое и анальное отверстия, усоножки, а также гонопор самок располагаются в мантийной полости, которая открывается в окружающую среду специальным отверстием — апертурой (см. рис. 19.78, *Б*).

Эпидермис мантийной складки секретирует известковые пластинки[75] экзоскелета, которые образуют вокруг тела рачка очень прочный домик. Количество и форма табличек могут варьировать, однако у большинства собственно усоногих раков на переднем конце тела располагается **рострум**, а на заднем — **карина** (см. рис. 19.78, *Б*). Апертура закрывается крышечкой (оперкулум), состоящей из двух пар подвижных табличек: передние носят название **скутум**, а задние — **тергум**. Крупный **мускул-аддуктор скутума**, ориентированный перпендикулярно продольной оси тела и соединяющий пластинки скутума, обеспечивает плотное закрывание апертуры. Несколько мускулов-депрессоров и абдукторов скутума и тергума разводят пластинки оперкулума в стороны и открывают апертуру (см. рис. 19.78, *А*). Когда апертура открыта, рачок может выставлять усоножки наружу и питаться.

Если поверхность домиков усоногих рачков не обросла другими прикрепленными организмами, хорошо видно, что они окрашены в белый, розовый или пурпурный цвет. Высота тела морских уточек, включая стебелек, может варьировать от нескольких миллиметров до 75 см. Диаметр домика большинства морских желудей обычно не превышает сантиметра, однако есть и более крупные виды. Так, например, домик *Balanus psittacus*, обитающего на западном побережье Южной Америки, где этот вид широко используется в качестве пищевого объекта, достигает 23 см в высоту и 8 см в диаметре. Обызвествленные пластинки домиков балянусов очень хорошо сохраняются в отложениях и известны с силура.

Положение тела морских уточек и морских желудей в пространстве очень необычно. Поскольку рачок прикрепляется к субстрату головой, передний конец тела оказывается внизу, непосредственно около субстрата, а задний конец остается свободным и выдается в окружающую воду. Внутри мантийной полости тело сильно изогнуто на дорсальную сторону, в результате чего отверстие мантийной полости и усоножки, которые в действительности в онтогенезе закладываются вентрально, оказываются смещенными на свободный задний конец тела, и располагаются фактически точно над местом прикрепления рачка к субстрату (см. рис. 19.78, *А*; 19.80, *А*). Наружная сегментация не выражена. За исключением обызвествленных табличек остальной экзоскелет рачков мягкий и гибкий.

РАЗНООБРАЗИЕ THORACICA

Предковая форма усоногих раков, вероятно, напоминала циприсовидную личинку. Она обладала двустворчатым карапаксом и прикреплялась к субстрату антеннами I. Эти древние раки дали начало трем независимым линиям Thoracica и одной ветви Ascothoracida. Thoracica, имеющие стебелек, относятся к Lepadomorpha. Этот таксон принято подразделять на Lepadidae и Scalpellidae. Thoracida, лишенные стебелька, представлены двумя группами — Balanomorpha и Verruccomorpha.

Большинство представителей Thoracica — свободноживущие организмы, однако среди Thecostraca отчетливо выражена тенденция к установлению

http://jurassic.ru/

симбиотических отношений (как комменсальных, так и паразитических) с другими организмами. Соответственно комменсалы часто встречаются в каждой из трех основных групп Thoracica. Переход к комменсализму в этой группе часто сопровождается редукцией табличек, поскольку безопасность рачкам обеспечивает хозяин.

Lepadomorpha[sO]

Среди всех представителей Thoracica обладающие стебельком морские уточки наиболее примитивны. Самые ранние ископаемые находки морских уточек относятся к роду *Cyprilepis*. Они были комменсалами и поселялись на конечностях Eurypterida. Их тело состояло из «головки» (капитулума), включающей бóльшую часть головных и все туловищные сегменты, и стебелька (см. рис. 19.80, *А*). Капитулум был покрыт большим двустворчатым карапаксом, причем в кутикуле отсутствовали обызвествленные пластинки. Ее производные — хитиновые скутум и тергум, поддерживаемые сзади дорсальной пластинкой — кариной, прикрывали апертуру и таким образом защищали животное.

Считается, что именно от такого предка берут начало две группы современных стебельчатых Thoracica — Lepadidae и Scalpellidae. Торациковые раки, лишенные стебелька, возникли позднее от скальпеллидообразного предка.

Современные стебельчатые усоногие раки, или морские уточки, также имеют мускулистую ножку, которая одним концом прикрепляется к субстрату, а на другом несет капитулум (см. рис. 19.80, *А*). Последний заключен в группу известковых табличек. Табличка на дорсальной стороне называется кариной. Подвижный оперкулум, прикрывающий апертуру, образован двумя скутумами и двумя тергумами. У некоторых морских уточек эти пластинки могут подвергаться сильной редукции или совсем отсутствуют. У ряда видов, напротив, могут появляться дополнительные таблички, в том числе расположенный спереди рострум.

Стебелек, представляющий собой преоральный участок головы, несет рудименты личиночных антенн I и цементные железы. Капитулум включает практически все тело, за исключением преорального участка. Он несет ротовые и грудные конечности и карапакс (мантию).

Lepadidae[F]. Стебелек голый (без известковых пластинок); на поверхности капитулума только пять первичных, исходных табличек (одна карина, два скутума, два тергума) (см. рис. 19.80). Прикрепляются к различным плавающим предметам: деревянным обломкам, кокосовым орехам, бутылкам, днищам судов или поселяются в качестве комменсалов на поверхности других животных. Включает широко распространенный и весьма обычный род *Lepas*. Комменсалы относятся к родам *Conchoderma*, представители которого поселяются на китах или на черепахах, и *Alepas*, включающему комменсалов медуз. К близкородственному семейству Poecilasmatidae относятся маленькие морские уточки, среди которых много комменсалов (рис. 19.81, *А*), например *Octolasmis muelleri*, обитающий на жабрах омаров и крабов. Хозяин обеспечивает этим рачкам надежную защиту, кроме того, они используют постоянный ток воды через его жаберную камеру.

Scalpellidae[F]. Бентосные, преимущественно глубоководные ракообраз-

http://jurassic.ru/

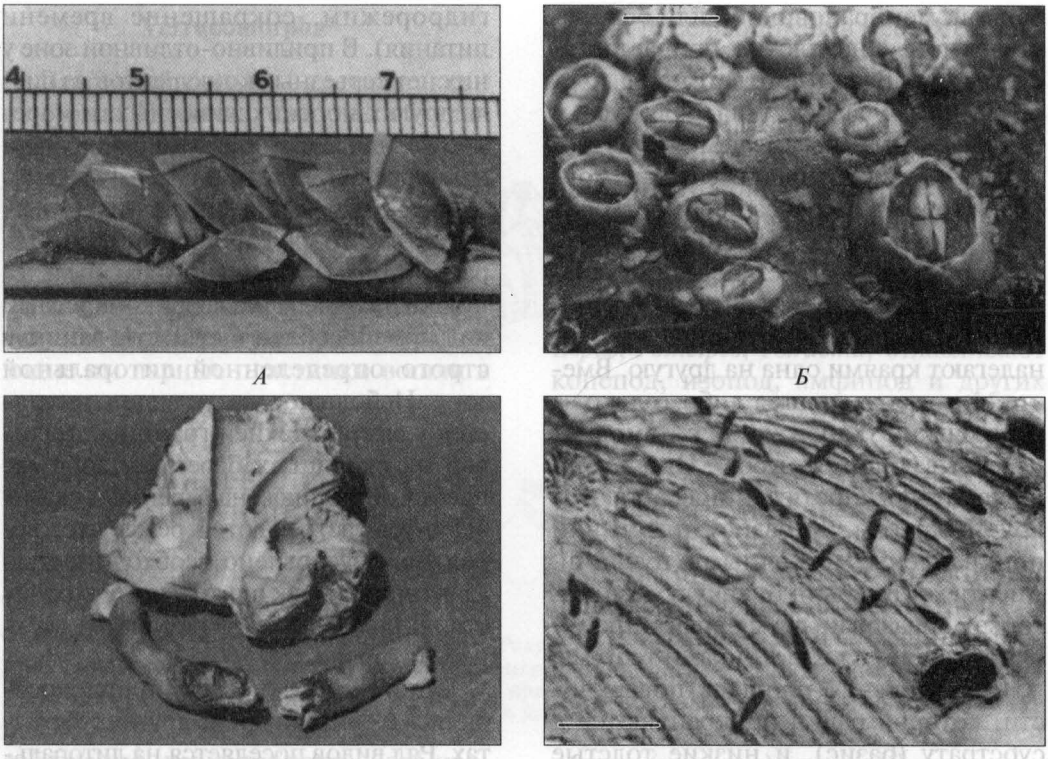


Рис. 19.81. Cirripedia:

А — рачок *Poecilasma* на иголке морского ежа; представители этого семейства (Poecilasmatidae) родственны морским уточкам, однако прикрепляются к донным объектам, в том числе к морским ежам и ракообразным; *Octolasmis*, поселяющийся на жабрах краба, также относится к этому семейству; *Б* — рачок *Chelonibia* на карапаксе голубого краба; *В* — усоногий рачок *Lithotrya* (Scalpellidae) высверливает ходы в коралловом известняке; *Г* — щелевидные отверстия ходов рачка *Kochlorine* (Acrothoracica) в старой раковине пластинчатожаберного моллюска. Гантелевидное отверстие проделано сверлящим моллюском (*Г* — фотография любезно предоставлена *Betty M. Barnes*)

ные. Некоторые обитают на скалистой литорали, как, например, образующий плотные поселения, весьма обычный на восточном побережье Тихого океана вид *Pollicipes polymerus*. Стебелек покрыт известковыми пластинками, которые при приближении к капитулуму обычно увеличиваются в размерах. Представители одного таксона превратились в сверлильщиков, поселяющихся на коралловых рифах (рис. 19.81, *В*).

Balanomorpha[sO]

Лишенные стебелька усоногие раки (балянусы и верруки), как полагают, появились в юре. Их предками были скальпеллидоподобные формы, у которых стебелек сначала укоротился, а позднее исчез полностью.

Морские желуди (Balanomorpha — см. рис. 19.78) прикрепляются непосредственно к субстрату без участия стебелька. Нижняя поверхность морского желудя, или **базис**, может быть

http://jurassic.ru/

тонкой, мембрановидной или обызвествленной. Она плотно прирастает к субстрату. Базис соответствует преоральному участку тела балянуса и включает антенны I и цементные железы. Он гомологичен стебельку морских уточек. От базиса наверх отходит стенка, окружающая тело животного. Она образована известковыми **муральными пластинками** (см. рис. 19.78, *Б*, *В*). Пластинки, формирующие стенку, налегают краями одна на другую. Вместе они удерживаются либо только за счет мягких тканей, либо с помощью перекрывающихся «зубов». Иногда они на некотором протяжении срастаются друг с другом. К базису пластинки прикреплены мышечными пучками. Апертура прикрыта оперкулумом, который образован двумя пластинками скутума и двумя пластинками тергума.

Значительная площадь поверхности, которой рачки прикрепляются к субстрату (базис), и низкие толстые стенки домика, окружающие тело рачка, позволили морским желудям освоить в качестве среды обитания прибойную скалистую литораль. Предполагают, что столь характерные для морских желудей муральные пластинки, из которых построен их домик (см. рис. 19.78, *Б*), возникли из крупных пластинок, покрывающих основание капитулума предковой формы, относившейся к скальпеллидам.

Хотя имеется ряд глубоководных видов балянусов, большинство представителей этого таксона обитает на литорали и в верхней сублиторали. Более того, существуют виды, распространение которых ограничено только приливно-отливной зоной. Балянусы принадлежат к тому ограниченному кругу морских животных, которые хорошо переносят стрессовые условия скалистой литорали (обсыхание, перепады температуры, интенсивный гидрорежим, сокращение времени питания). В приливно-отливной зоне у них нет серьезных конкурентов из числа других морских животных, и морские желуди часто образуют очень плотные поселения. Однако между разными видами такая конкуренция существует, и это служит причиной их характерного вертикального распределения на литорали. Каждый конкретный вид приспособлен к существованию в строго определенной литоральной зоне. Небольшое число видов поселяется у самой верхней границы приливов на скалистых берегах в зоне заплеска. В тропиках на береговых скалах балянусы встречаются реже, что, вероятно, обусловлено необходимостью адаптироваться к длительному воздействию высокой температуры на верхней литорали.

Многие морские желуди приспособились к обитанию и на других субстратах. Ряд видов поселяется на литоральных растениях и в мангровых зарослях. Многие вступают в комменсальные отношения с широким кругом беспозвоночных животных, в частности с губками, гидроидными полипами, альционариями и мадрепоровыми кораллами, крабами (см. рис. 19.81, *Б*), мечехвостами, морскими змеями, морскими черепахами, ламантинами, дельфинами и китами.

Балянусы относятся к животным, приносящим значительный экономический ущерб, так как они часто поселяются на днищах судов, буях и сваях. Скорость кораблей, обросших балянусами, и эффективность использования топлива могут снижаться на 30 %. Много усилий и средств было потрачено на создание специальных красок и разработку других способов борьбы с обрастаниями. С развитием мореплавания многие виды морских желудей распространились по всему земному шару.

http://jurassic.ru/

Verrucomorpha[sO]

Веррукообразные — третий таксон из отряда Thoracica, который объединяет около 30 видов, обитающих преимущественно на значительных глубинах. Эти лишенные стебелька усоногие раки очень похожи на морских желудей, однако они асимметричны. Оперкулум образован всего одним скутумом и одним тергумом, соответствующие им парные пластинки вошли в состав стенки домика.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Усоногие раки являются седиментаторами, они добывают пищу, выставляя наружу свои специализированные грудные конечности и совершая ими взмахи. Перефразируя Л. Агассица (Louis Agassiz), можно сказать, что собственно «усоногие раки — это креветки, стоящие на голове и забрасывающие пищу себе в рот». Во время питания парные таблички скутума и тергума разводятся в стороны, усоножки разворачиваются и высовываются через апертуру (см. рис. 19.80, *Б*). Будучи полностью расправленными, самые длинные усоножки задней пары образует одну сторону пищевой корзинки. Остальные усоножки, образующие боковые стороны корзинки, ритмично наклоняются вниз и навстречу друг другу, действуя подобно бредню. Совершаемые ими движения напоминают движения кистей рук, когда ладони прижаты друг к другу, а пальцы одновременно сгибаются и разгибаются. При движении усоножек вниз взвешенные в воде частицы улавливаются щетинками и транспортируются к ротовым конечностям одной или тремя передними парами коротких усоножек. Некоторые виды собственно усоногих раков, поселяющиеся в местах с сильным течением (как, например, *Pollicipes polymerus*), выставляют усоножки и, не совершая взмахов, извлекают пищевые частицы, приносимые водным потоком. Хорошо развитые мандибулы и максиллы используются для измельчения пищи. Размер поглощаемых частиц варьирует. Некоторые хищники, например представители родов *Lepas*, *Pollicipes*, *Tetracilia*, отлавливают копепод, изопод, амфипод и других животных. Морские желуди *Balanus improvisus* и *B. balanoides* питаются как мелким, так и крупным планктоном.

Пища, измельченная мандибулами и максиллами, поступает в переднюю кишку, которая состоит из глотки и пищевода (см. рис. 19.78, *А*). Внутренняя поверхность глотки защищена от повреждения перетирающими пищу мандибулами специальными кутикулярными пластинками. От средней кишки (желудка) отходят 9 слепозамкнутых пищеварительных выростов, два из которых секреторные и продуцируют пищеварительные ферменты, поступающие в желудок. В остальных семи всасываются продукты пищеварения. Фекальные пеллеты формируются в задней кишке.

Сердце и перикардиальный синус отсутствуют, тем не менее в теле рачка осуществляется вполне направленный ток крови. Кровь собирается в обширном **ростральном синусе**, расположенном в голове (см. рис. 19.78, *А*), затем направляется в передний (дорсальный) отдел, с помощью которого животное прикрепляется к субстрату (включая стебелек у морских уточек). После этого она поступает в мантию и далее в туловище рачка, после чего, наконец, снова возвращается в ростральный синус. Кровоток, по-видимому, обеспечивается движением тела и усоножек, однако имеются данные о том, что

http://jurassic.ru/

стенки рострального синуса сократимы и могут функционировать в качестве пропульсаторного органа.

Газообмен, вероятно, осуществляется преимущественно через мантию и усоножки. Однако у морских желудей помимо этого внутренняя поверхность мантии несет складки, играющие роль жабр. Во время отлива у литоральных балянусов мантийная полость заполняется воздухом. Между пластинками оперкулума имеется небольшой пневмостом, который остается открытым, что делает возможной диффузию газов из мантийной полости наружу и извне внутрь нее. Если обсыхание достигает критического уровня, пневмостом закрывается, и рачок переходит на анаэробный тип обмена.

Выделительная система представлена максиллярными железами, которые исходно служат для регулирования ионного состава и объема жидкости в организме. Они могут также выводить токсичные вещества, поступающие из окружающей среды, например ионы тяжелых металлов. Есть и нефроциты. Мозг залегает между пищеводом и мускулом-аддуктором, околопищеводные коннективы соединяют его с субэзофагальным ганглием, который у морских желудей слит с сегментарными ганглиями груди. У морских уточек в составе брюшного нервного ствола сохраняются четыре или пять пар свободных ганглиев грудных сегментов. Типичный для максиллопод науплиальный глаз в ходе метаморфоза подразделяется на три составлявших его пигментных бокала, в результате взрослые особи имеют два латеральных глазка и один медиальный. Сложные глаза, еще имевшиеся у позднего науплиуса и у циприсовидной личинки, у взрослых особей исчезают. С помощью маленьких чувствительных щетинок, связанных с апертурой, рачок отслеживает условия окружающей среды при закрытой апертуре.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Большинство представителей Thoracica — гермафродиты, что характерно только для этой группы ракообразных. Наружное оплодотворение происходит в мантийной полости. Перекрестное оплодотворение превращается в серьезную проблему для прикрепленных организмов, поскольку их неподвижность заметно усложняет поиск партнера для спаривания. Многие сидячие организмы решают эту задачу, выбрасывая гаметы непосредственно в воду, однако такой способ неэффективен и неизбежно сопровождается гибелью большей части гамет. Торациковые раки обычно образуют очень плотные поселения, в которых соседние особи располагаются столь близко, что любая из них может выступать как в качестве самца, так и самки. Каждый рачок имеет очень длинный вытягивающийся пенис, которым он старается нащупать партнера для спаривания (рис. 19.82, *А*).

Яичники залегают перед ротовым отверстием (см. рис. 19.78, *А*; 19.80, *А*), парные яйцеводы открываются в передней части мантийной полости. В яйцеводе выделяется железистый участок, называемый **яйцеводной железой**. В процессе откладки яиц она секретирует тонкий, эластичный яйцевой мешок. При поступлении яиц он увеличивается в размерах и растягивается, постепенно заполняя мантийную полость. Семенники расположены в головном отделе. От каждого из них к пенису отходит длинный семяпровод. Пенис сильно вытянут в длину и расположен ближе к заднему концу тела (см. рис. 19.78, *А*). При высовывании из апертуры может настолько растяги-

http://jurassic.ru/

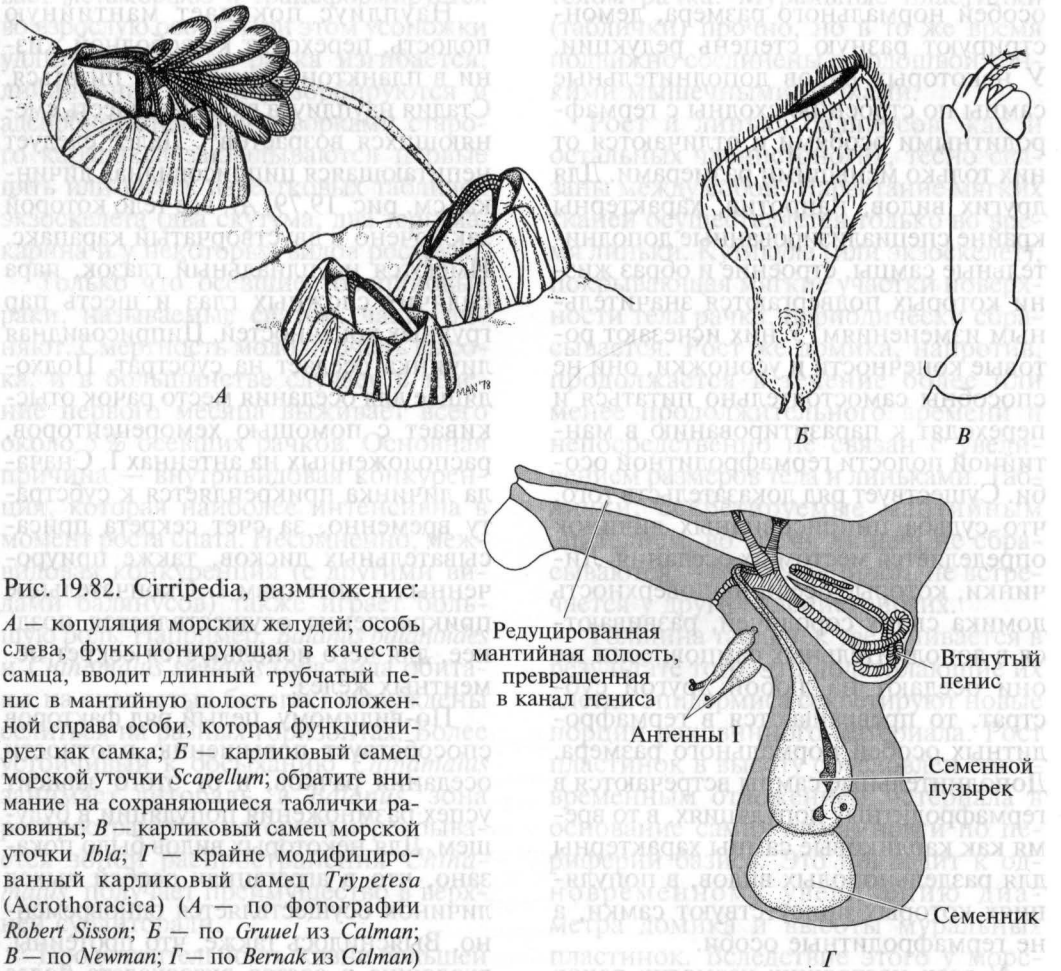


Рис. 19.82. Cirripedia, размножение:

А — копуляция морских желудей; особь слева, функционирующая в качестве самца, вводит длинный трубчатый пенис в мантийную полость расположенной справа особи, которая функционирует как самка; *Б* — карликовый самец морской уточки *Scapellum*; обратите внимание на сохраняющиеся таблички раковины; *В* — карликовый самец морской уточки *Ibla*; *Г* — крайне модифицированный карликовый самец *Trypetesa* (Acrothoracica) (*А* — по фотографии *Robert Sisson*; *Б* — по *Gruuel* из *Calman*; *В* — по *Newman*; *Г* — по *Bernak* из *Calman*)

ваться, что его длина увеличивается в несколько раз (см. рис. 19.82, *А*). Пенис вводится в мантийную полость соседнего рачка и оставляет спермии рядом с женским половым отверстием. Спермии проникают через оболочку яйцевого мешка и оплодотворяют находящиеся в нем яйцеклетки. Особи, функционирующие в данный момент времени как самцы, могут распознавать рачков, выступающих в роли самок. Каждый рачок может быть осеменен более чем одним партнером. Слабый раствор аскорбиновой кислоты, вероятно, является триггером, запускающим процесс удлинения пениса. Сперматозоиды снабжены жгутиком; дробление полное и обычно в литературе описывается как спиральное (см. примеч. 39 к гл. 16. — *Примеч. ред.*).

У ряда других гермафродитных представителей Thoracica в популяциях иногда появляются дополнительные самцы. В настоящее время мы не знаем, что вызывает появление таких самцов: обусловлено ли оно изменением условий окружающей среды или же генетически детерминировано. Эти маленькие самцы, прикрепляющиеся к поверхности домиков гермафродитных

http://jurassic.ru/

особей нормального размера, демонстрируют разную степень редукции. У некоторых видов дополнительные самцы по строению сходны с гермафродитными особями и отличаются от них только меньшими размерами. Для других видов, напротив, характерны крайне специализированные дополнительные самцы, строение и образ жизни которых подвергаются значительным изменениям. У них исчезают ротовые конечности и усоножки, они не способны самостоятельно питаться и переходят к паразитированию в мантийной полости гермафродитной особи. Существует ряд доказательств того, что судьба циприсовидных личинок определяется местом их оседания. Личинки, которые осели на поверхность домика своих сородичей, развиваются в дополнительных самцов; если же они оседают на любой другой субстрат, то превращаются в гермафродитных особей нормального размера. Дополнительные самцы встречаются в гермафродитных популяциях, в то время как карликовые самцы характерны для раздельнополых видов, в популяциях которых присутствуют самки, а не гермафродитные особи.

У всех настоящих усоногих раков яйца вынашиваются в яйцевом мешке, находящемся в мантийной полости. По мере эмбрионального развития зародышей яйцевой мешок постепенно разрушается, так что в момент вылупления сформированных личинок он уже не мешает им. Личинки большинства видов вылупляются на стадии науплиуса. Принадлежность науплиусов к усоногим ракам легко определить по характерной для них треугольной форме карапакса, имеющего вид щита (см. рис. 19.79, *А*), и по паре свойственных им секреторных **фронтальных рогов**. Роль выделяемого ими секрета остается неизвестной.

Науплиус покидает мантийную полость, переходит к свободной жизни в планктоне и начинает питаться. Стадия науплиуса включает шесть сменяющихся возрастов[76]. Далее следует непитающаяся циприсовидная личинка (см. рис. 19.79, *А*), все тело которой заключено в двустворчатый карапакс. Имеются науплиальный глазок, пара сидячих сложных глаз и шесть пар грудных конечностей. Циприсовидная личинка оседает на субстрат. Подходящее для оседания место рачок отыскивает с помощью хеморецепторов, расположенных на антеннах I. Сначала личинка прикрепляется к субстрату временно, за счет секрета присасывательных дисков, также приуроченных к антеннам I. Окончательное прикрепление осуществляется позднее, для чего используется секрет цементных желез.

По-видимому, целый ряд факторов способствует повышению плотности оседания рачков, и от этого зависит успех размножения популяции в будущем. Для некоторых видов было показано, что в агрегациях особей выход личинок осуществляется одновременно. Выяснилось также, что протеины, входящие в состав экзоскелета более старых прикрепленных особей, играют роль аттрактантов, привлекающих оседающих личинок. Интенсивность освещения, структура поверхности, расположение субстрата, глубина и наличие бактериальной пленки микрообрастания также играют важную роль. Далеко не всегда циприсовидная личинка сразу же окончательно прикрепляется к первому опробованному ею субстрату. Часто она возобновляет поиск, и прикрепление откладывается до тех пор, пока не будет обнаружен подходящий для нее субстрат.

После окончательного прикрепления циприсовидная личинка претерпе-

http://jurassic.ru/

вает метаморфоз и трансформируется во взрослую особь. При этом усоножки удлиняются, тело рачка изгибается, личиночные ткани резорбируются и адсорбируются, под створками старого карапакса закладываются первые пять или шесть известковых табличек экзоскелета (два скутума, два тергума, карина и у некоторых видов рострум).

Только что осевшие торациковые раки, называемые **спатом**, часто линяют. Смертность молоди очень высока, и в большинстве случаев в течение первого месяца выживает всего около 5 % осевших рачков. Основная причина — внутривидовая конкуренция, которая наиболее интенсивна в момент роста спата. Несомненно, межвидовая конкуренция (с другими видами балянусов) также играет большую роль. Например, *Balanus balanoides* и *Chthamalus stellatus* (оба вида обитают на скалистых берегах) вынуждены селиться на разных горизонтах. Более устойчивый к обсыханию *Chthamalus* занимает литораль, а *Balanus*, зона распространения которого перекрывается зоной распространения *Chthamalus*, получает преимущество в верхней сублиторали.

Продолжительность жизни большей части рачков, которые выжили после оседания, колеблется от одного года до 10 лет. Сроки жизни и скорость роста в значительной степени определяются условиями окружающей среды. Причиной гибели рачков часто становится угнетающее влияние особей своего вида и других прикрепленных организмов.

РОСТ

Известковые таблички домика и крышечки секретируются подлежащим мантийным эпителием. Базис, также формируемый эпидермисом, прикреплен к субстрату и залегает под телом рачка. Муральные пластинки (таблички) прочно, но в то же время подвижно соединены с подошвой тонкими мышечными пучками.

Рост и линька балянусов, как и остальных членистоногих, тесно связаны между собой. Нарастание мягких тканей осуществляется только во время линьки. Кутикула (или экзоскелет), покрывающая мягкие участки поверхности тела рачка, периодически сбрасывается. Рост же домика, напротив, продолжается в течение более или менее продолжительного времени и непосредственно не связан с увеличением размеров тела и линьками. Таблички, секретируемые мантийным эпителием, во время линьки не сбрасываются — эта особенность не встречается у других членистоногих.

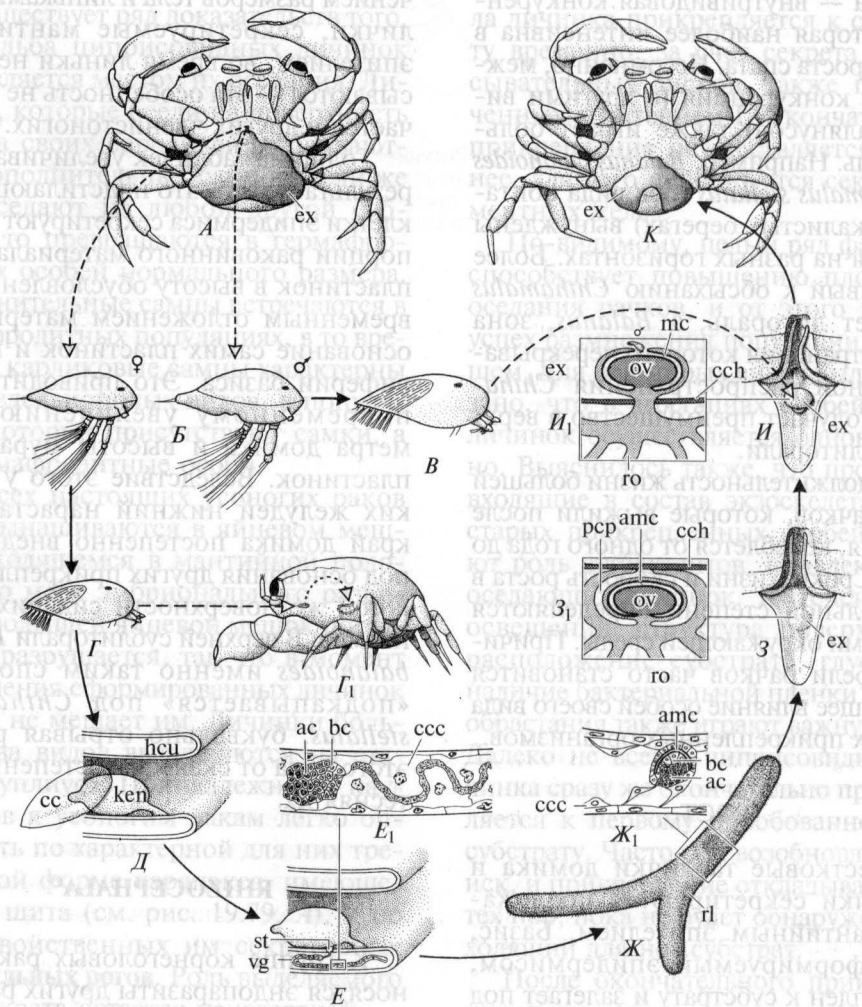
Толщина табличек увеличивается в результате того, что подстилающие их клетки эпидермиса секретируют новые порции раковинного материала. Рост пластинок в высоту обусловлен одновременным отложением материала в основание самих пластинок и по периферии базиса. Это приводит к одновременному увеличению диаметра домика и высоты муральных пластинок. Вследствие этого у морских желудей нижний нарастающий край домика постепенно внедряется под основания других прикрепленных к той же поверхности сидячих организмов. В верхней сублиторали *Balanus balanoides* именно таким способом «подкапывается» под *Chthamalus stellatus*, буквально отрывая рачков этого вида от скалы и постепенно вытесняя их.

RHIZOCEPHALA[O]

К группе корнеголовых раков относятся эндопаразиты других ракооб-

http://jurassic.ru/

разных. Большая часть (из 260 описанных видов) паразитирует у Decapoda (рис. 19.83), однако ряд представителей этой группы поселяется и на других ракообразных. Корнеголовые раки относятся к числу крайне специализированных паразитов и часто настолько видоизменены, что у взрослых особей сложно обнаружить признаки, характерные для членистоногих. Однако их жизненный цикл начинается с типичных для усоногих раков стадий — науплиуса и циприсовидной личинки. Мягкое тело взрослых особей чаще всего имеет вид бесформенного мешка, мантия не обызвествлена. Внутренние органы не несут никаких следов сегментации, конечности отсутствуют. Положение Rhizocephala в системе, особенно по отношению к Cirripedia, до сих пор остается предметом дискуссии. Тем не менее некоторые особенности организации (в первую очередь наличие сходным образом устроенных личинок — науплиуса и циприсовидной личинки) и молекулярно-генетические данные (анализ последовательности 18S рДНК) позво-



http://jurassic.ru/

ляют рассматривать Rhizocephala и Thoracica как сестринские таксоны. Однако в отличие от Thoracica корнеголовые раки лишены кишечника, у них полностью отсутствуют сегментация, конечности и известковые защитные структуры. Кроме того, они раздельнополы.

Под влиянием корнеголовых раков меняются морфология, физиология и даже поведение животного хозяина, вся жизнедеятельность которого оказывается направленной на удовлетворение потребностей паразита. У хозяина подавляются линьки, в результате паразитарной кастрации он перестает размножаться. Самцы некоторых видов крабов внешне становятся похожими на самок. Под влиянием паразита у них формируется широкое брюшко, столь характерное для самок. Выводковая камера паразита занимает пространство между головогрудью и брюшком хозяина — именно там, где незараженное животное вынашивает собственную яйцевую массу. Такие феминизированные самцы обеспечивают паразиту лучшую защиту по сравнению с самцами, обладающими не модифицированным брюшком.

Корнеголовые раки подразделяются на две группы — Kentrogonida и Akentrogonida, для первой из них характерно присутствие в жизненном цикле специализированной личиночной стадии — кентрогона. Кентрогониды паразитируют исключительно у десятиногих раков. Акентрогониды, напротив, поражают более широкий круг хозяев: кроме Decapoda они обнаружены у представителей Stomatopoda, Cumacea и Cirripedia. Жизнен-

Рис. 19.83. Cirripedia: Rhizocephala.

Жизненный цикл *Loxothylacus panopaei* — паразита илистого краба *Rhithropanopeus harrisii*. Пунктирными стрелками показаны перемещения личинок в пространстве, сплошными стрелками — изменения, претерпеваемые личинкой в процессе развития. *А* — зрелая экстерна под брюшком хозяина; *Б* — женский и мужской науплиусы, вышедшие из экстерны; перелиняв в планктоне, они превращаются в циприсовидных личинок; *В* — мужская циприсовидная личинка проникает в наружное отверстие экстерны неоплодотворенной самки (*И*, $И_1$) и после линьки превращается в карликового самца; *Г*, $Г_1$ — женская циприсовидная личинка оседает на жаберный лепесток нового хозяина-краба; *Д* — кентрогон, развивающийся из женской циприсовидной личинки; *Е* — стилет кентрогона пронизывает покровы хозяина и по нему червеобразный вермигон поступает в гемоцель жабры хозяина; $Е_1$ — продольный срез через вермигон, эпидермальные клетки вермигона не помечены буквенным индексом; *Ж* — развитие интерны из вермигона в течение 10 дней после заражения; $Ж_1$ — продольный разрез через молодую интерну; видна зачаточная мантийная полость вокруг развивающегося яичника; *З* — неоплодотворенная экстерна впервые становится заметной под кутикулой брюшка хозяина примерно через 30 дней после заражения; $З_1$ — разрез через брюшко хозяина непосредственно перед разрывом кутикулы хозяина; *И* — экстерна прорывает покровы хозяина; $И_1$ — разрез через экстерну, только что прорвавшую покровы хозяина; мантийная полость, окружающая яичник, открывается наружу отверстием; мужская циприсовидная личинка проникает через это отверстие в мантийную полость; внутри личинки, под ее покровами, формируется карликовый самец (трихогон), который сначала поступает в мантийную полость, а оттуда внедряется в специальный приемник экстерны, в котором он превращается в функционирующий семенник; *К* — экстерна заполняется оплодотворенными яйцами и значительно увеличивается в размерах: ac, bc — клетки зачатка яичника; amc — зачаточная мантийная полость; cc — карапакс циприсовидной личинки; ccc— центральная масса клеток; cch — кутикула хозяина; ex — экстерна; hcu — гемоцель; ken — кентрогон; mc — мантийная полость; ov — яичник; pcp — полость вокруг развивающейся экстерны; rl — ветви интерны; ro — древовидный столон (интерна); st — стилет; vg — вермигон (из *Glenner H. 2001. Cypris metamorphosis, injection and earliest internal development of the rhizocephalon* Loxothylacus panopaei (*Gissler*). *Crustacea*: *Cirripedia*: *Rhizocephala*: *Sacculinidae. J. Morphol. 249*: *43—75. Reprinted with permission*)

http://jurassic.ru/

ный цикл Kentrogonida начинается с науплиуса, при этом пол будущей взрослой особи уже детерминирован. В результате нескольких линек науплиус становится циприсовидной личинкой. Циприсовидные личинки, которые в дальнейшем превратятся в самок, прикрепляются к хозяину и превращаются в **личинку кентрогон**. Последняя трансформируется в длинную червеобразную стадию — **вермигон**, которая инокулируется через покровы внутрь тела хозяина. В хозяине паразит разрастается и превращается в ветвящееся, напоминающее корневую систему растений образование — **интерну**. В процессе последующего развития у интерны формируются мантия, мантийная полость и яичник. Растущая и развивающаяся интерна получает необходимые пищевые вещества непосредственно от хозяина. По достижении половой зрелости небольшой участок интерны, несущий мантию, прорывает кутикулу на брюшке хозяина и выступает наружу. Этот расположенный над поверхностью брюшка участок называется **экстерной**. По сути дела, экстерна представляет собой мантию, ограничивающую выводковую камеру пока еще девственной самки. После линьки самка привлекает циприсовидных личинок самцов. Перелиняв, мужские циприсовидные личинки становятся **карликовыми самцами** (трихогонами), которые паразитируют в экстерне самки и фактически превращаются в ее семенники. Яичник самки и семенники продуцируют гаметы, происходит оплодотворение, и экстерна заполняется оплодотворенными яйцами. Она значительно увеличивается в размерах и превращается в крупный бесформенный мешок, расположенный под брюшком краба. Хозяин, будь то самка или феминизированный самец, обращается с экстерной паразита как со своей собственной кладкой. Развитие яиц паразита протекает внутри экстерны, впоследствии из них вылупляются науплиусы и начинается реализация следующего жизненного цикла (см. рис. 19.83). У представителей Akentrogonida стадия кентрогона отсутствует, женская циприсовидная личинка протыкает антеннами I покровы хозяина и с их помощью инокулирует группу инвазионных клеток в гемоцель последнего.

ACROTHORACICA[O]

Этот таксон объединяет около 40 видов самых маленьких представителей усоногих раков, длина тела которых не превышает нескольких миллиметров. Они сверлят различные известковые субстраты, такие, как кораллы, раковины моллюсков, домики других усоногих раков, колонии мшанок и известняки, используя для этого и хитиновые зубчики на мантии, и химическое воздействие. Ходы открываются очень мелкими отверстиями на поверхности субстрата (см. рис. 19.81, *Г*). Хитиновые зубчики обновляются при каждой линьке. В отличие от Thoracica, но подобно Rhizocephala представители Acrothoracica раздельнополы и обладают половым диморфизмом. Характеристика карликовых и крайне измененных самцов приводится чуть далее. Здесь же мы подробнее остановимся на описании самок (рис. 19.84).

Поскольку эти ракообразные обитают в толще защищающего их известкового субстрата, они лишены покровных известковых пластинок. Тело одето крупной мешковидной необызвествленной мантией (карапаксом), которая дорсальной поверхностью прикрепляется к стенкам хода. Ман-

http://jurassic.ru/

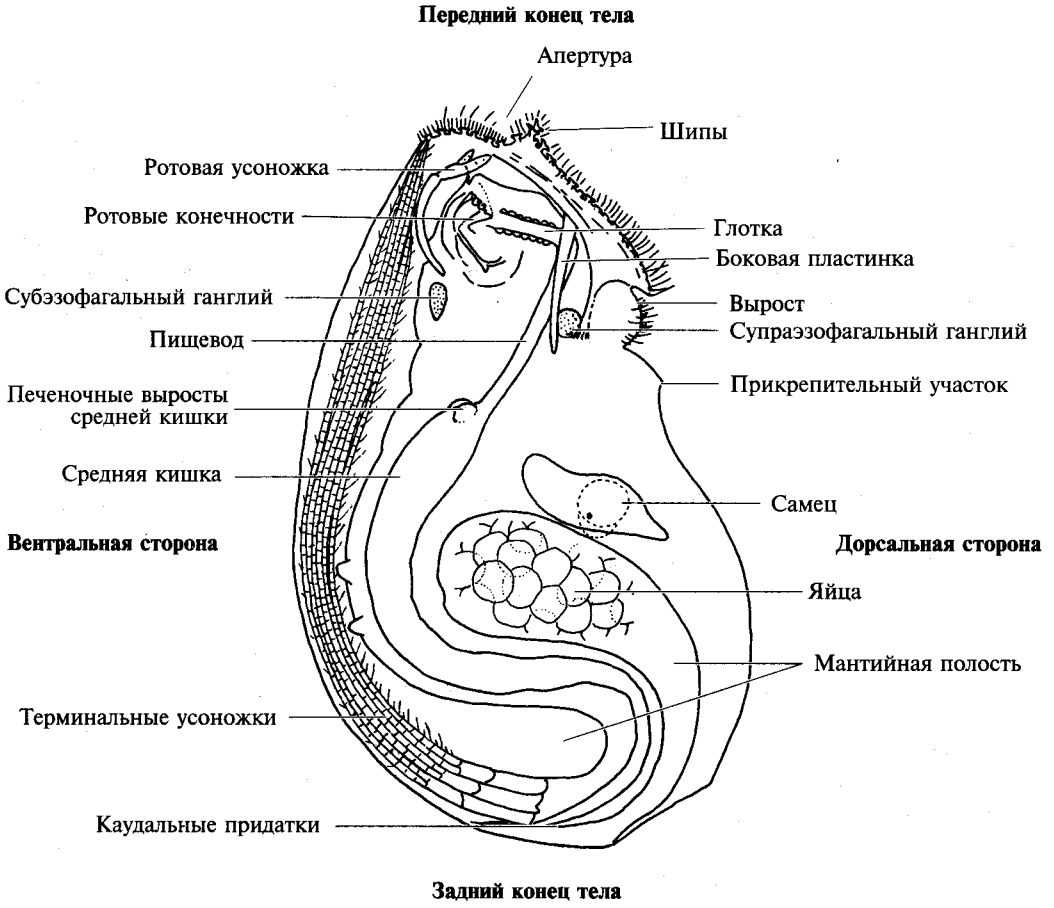


Рис. 19.84. Cirripedia: Acrothoracica.

Самка сверлильщика *Kochlorine floridana* вместе с прикрепленным к ней самцом, вид слева. Длина тела самки 2 мм (из *Wells H. W. and Tomlinson J. T. 1966. A new burrowing barnacle from the Western Atlantic. Quarterly Journal of the Florida Academy of Science 29: 27—37. Used with the permission of the Florida Scientist and the Florida Academy of Sciences*)

тия, укрепленная латеральными хитиновыми полосками, на переднем конце несет небольшое отверстие, которое может закрываться крышечкой. Последняя образована утолщенными латеральными губами мантии.

Голова несет мандибулы и две пары максилл, торакальный отдел — до шести пар усоножек, очень похожих на грудные конечности остальных усоногих раков. По большей части усоножки длинные и покрыты щетинками. Двуветвистые терминальные усоножки обычно расположены на задней части торакса (см. рис. 19.84). Сильно уступающие им по размерам две ротовые усоножки (ногочелюсти) локализуются на переднем конце груди, непосредственно за ротовым отверстием. Между ротовыми и терминальными усоножками имеется довольно значительный промежуток. Абдомен отсутствует, однако у некоторых представителей имеется пара каудальных

http://jurassic.ru/

придатков, которые, как полагают, являются его рудиментами.

Во время питания терминальные усоножки высовываются в щелевидное отверстие на поверхности субстрата или же остаются внутри хода. Они совершают периодические взмахи и отлавливают взвешенные в воде пищевые частицы. В расправленном состоянии усоножки образуют подобие опахала, которым рачок совершает несколько движений, прежде чем втянуть в мантийную полость. Ток воды, создаваемый движениями мантии и всего тела, поступает в мантийную полость, где из него извлекаются пищевые частицы. Ротовые усоножки передают пищевые частицы от терминальных усоножек в ротовое отверстие. Передняя кишка включает глотку и длинный пищевод, а иногда еще и жевательный желудок (см. рис. 19.84). Объемистая средняя кишка может нести небольшие печеночные выросты. Задняя кишка и анус у некоторых видов отсутствуют. Если анальное отверстие имеется, оно располагается на заднем конце торакса между двумя каудальными придатками.

Экскреторную функцию выполняют две максиллярные железы и нефроциты. Поскольку сердце отсутствует, циркуляция крови в гемоцеле осуществляется за счет движений тела. Специализированных органов дыхания у представителей этого таксона нет, и газообмен осуществляется через всю поверхность тела и мантии. Нервная система редуцирована и состоит из мозга и одного или двух вентральных ганглиев (см. рис. 19.84). Яйцеводы, идущие от дорсально расположенных яичников, открываются в мантийную полость.

Карликовые самцы по размерам уступают даже циприсовидным личинкам (см. рис. 19.82, *Г*) и лишены мантии, кишечника, ротовых конечностей. Они крайне упрощены, не питаются и сохраняют только половую систему: большие гонады и пенис. Сперматозоиды снабжены жгутиками. Самцы, часто в большом количестве, прикрепляются к мантии самки, используя для этого свои антенны I (см. рис. 19.82, *Г*; 19.84). Однако до сих пор не известно, как у акроторацид осуществляется оплодотворение. Оплодотворенные яйца вынашиваются в мантийной полости; дробление, как считают, спиральное и детерминированное. Из яиц вылупляются науплиусы; они остаются в мантийной полости до достижения ими стадии циприсовидной личинки и затем покидают ее. Науплиусы несут на переднем крае пару «рогов»; они не питаются. Найдя подходящий субстрат, циприсовидная личинка оседает и прикрепляется к нему антеннами I. «Женские» личинки превращаются во взрослых самок, которые высверливают ходы в толще того или иного субстрата. «Мужские» циприсовидные личинки прикрепляются к самкам, претерпевают метаморфоз и становятся взрослыми самцами, которые не питаются и живут за счет запасов желтка.

Группа Acrothoracida включает три семейства: Cryptophialidae (*Cryptophialus*), Lithoglyptidae (*Kochlorine*, *Lithoglyptes*, *Weltneria*) и Trypetesidae (*Trypetesa*).

OSTRACODA[c]

Ракушковые раки — крошечные ракообразные, обычные и в море, и в пресных водоемах. Тело ракушкового рачка (рис. 19.85) целиком заключено в двустворчатый карапакс. Внешне они напоминают небольшие семена растений или очень маленьких двустворчатых моллюсков. Хотя некоторые, на-

http://jurassic.ru/

пример имеющий нулевую плавучесть *Gigantocypris*, являются планктонными организмами, большая часть остракод обитает на поверхности дна, где они попеременно то ненадолго всплывают, то ползают по дну, то роются в верхнем слое ила и детрита. Их можно обнаружить на самых разных горизонтах — от уреза воды до весьма значительных глубин. Пресноводные виды поселяются в озерах, прудах и даже горячих источниках. Среди ракушковых раков встречаются седиментаторы, хищники, детритофаги и растительноядные виды. Они могут вести самый разный образ жизни: среди них есть инфаунные и интерстициальные формы, ряд видов поселяется на поверхности водорослей, высших растений и других подводных предметов. Некоторые являются комменсалами разных беспозвоночных, например полихет, иглокожих или речных раков. У последних они поселяются на конечностях между щетинками. *Sphaeromicola* — комменсал равноногих раков, обитающих в почве, *Entocythere* поселяется на жабрах раков. *Elpidium* обитает в листовых цистернах эпифитных бромелиевых. Размеры тела представителей большинства видов невелики и составляют около 1 мм, однако в этой группе есть и карлики (например, длина тела *Microcythere minuta* не превышает 0,25 мм), и гиганты (*Gigantocypris* достигает 25 мм в длину). Ostracoda — один из самых крупных таксонов ракообразных, включающий около 6000 современных видов. Наличие обызвествленного, похожего на раковину карапакса и послужило причиной, почему этих рачков назвали остракодами, или «ракушковыми раками» (греч. *ostrakon* — раковина).

Ископаемые остатки остракод имеют более древнее происхождение, чем находки остальных ракообразных, и известны с кембрия. Наличие сильно обызвествленного карапакса и небольшие размеры тела, несомненно, явились факторами, способствовавшими их успешной фоссилизации. На настоящий момент описано около 10000 ископаемых видов, правда, исключительно по особенностям строения хорошо сохраняющихся створок. Именно этот признак был положен в основу классификации ископаемых форм.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Бóльшую часть тела ракушковых раков составляет голова, тогда как размеры собственно туловища очень невелики (рис. 19.85). Тело мешковидное и несегментированное. Наиболее характерная черта остракод — наличие обызвествленного, напоминающего раковину двустворчатого карапакса, целиком покрывающего рачка (рис. 19.85, *А*). Он образован двумя латеральными створками, которые дорсально соединяются хорошо развитым замкóм и мощным мускулом-аддуктором. Замóк образован продольной, залегающей по средней линии тела гибкой необызвествленной кутикулярной лентой, которая у некоторых видов может быть снабжена «зубами». Створки карапакса бентосных остракод обызвествлены гораздо сильнее, чем у планктонных форм, для которых избыточная масса явно нежелательна. У многих видов створки скульптурированы ямками, бугорками или несут щетинки (рис. 19.85, *Б*). Гонады заходят в карапакс. Поровые каналы, образуемые эпидермисом, пронизывают кутикулу карапакса и обеспечивают сенсиллам контакт с окружающей средой. У некоторых видов на переднем крае карапакса расположе-

http://jurassic.ru/

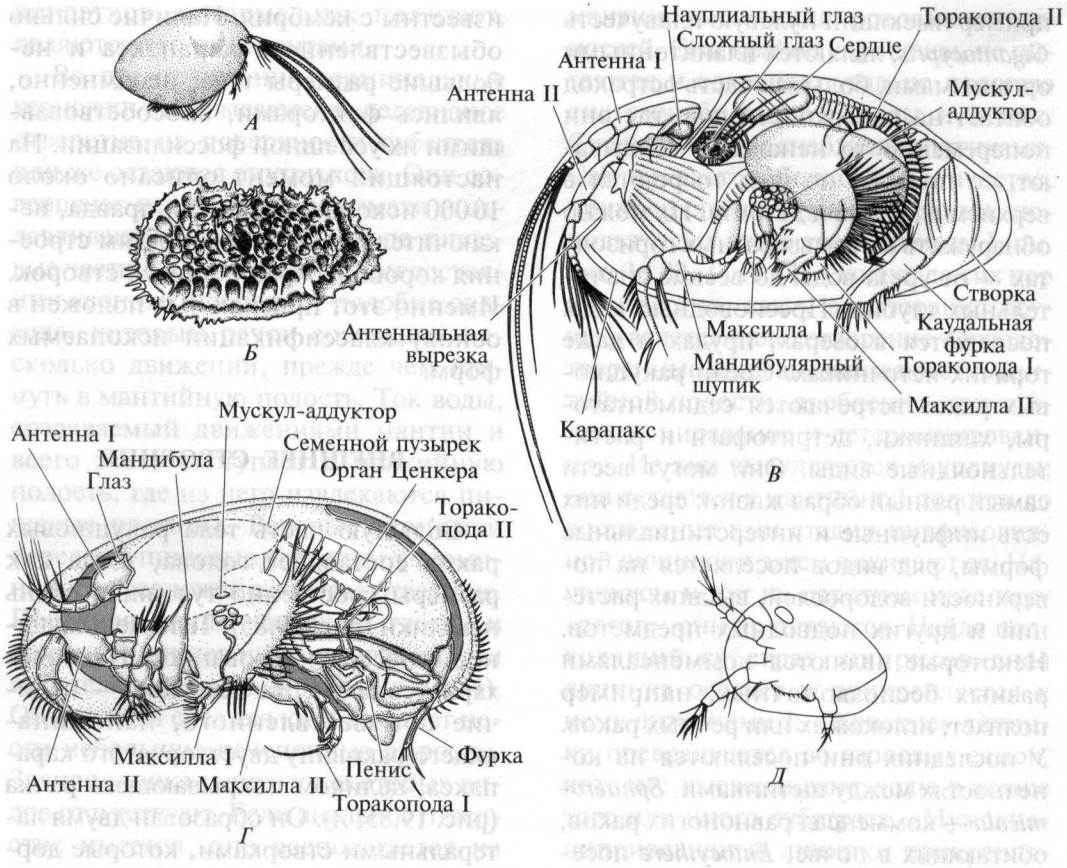


Рис. 19.85. Ostracoda:

А — ракушковый рак (Myodocopa), обладающий антеннальными вырезками на створках (вид сбоку); *Б* — скульптурированная створка бентосной морской остракоды *Agrenocythere spinosa*; *В* — строение самки *Skogsbergia* (Myodocopida), левая створка и конечности левой стороны удалены; эти морские рачки, пожирающие трупы животных, могут плавать над поверхностью дна; *Г* — широко распространенный пресноводный ракушковый рак *Candona suburbana* (Podocopa), левая створка удалена; рачок роет норки в грунте, питается водорослями и разложившимися растениями. Органы Ценкера, входящие в состав мужской половой системы, доставляют сперму к пенису; *Д* — науплиус ракушкового рака, вид сбоку, из каждой пары конечностей изображена только одна (*А* — по *Claus* из *Calman*; *В, Г* — из *Cohen A. C. 1982. Ostracoda. In Parker P. (Ed.): Synopsis and Classification of Living Organisms. Vol. 2. McGraw-Hill Book Co., New York. Pp. 191 and 192*; *Д* — по *Schreiber from Pennak R. W. Fresh-water Invertebrates of the United States, Protozoa to Mollusca. 3rd edition. Wiley-Interscience, New York. 628 pp.*)

на антеннальная вырезка, которая позволяет рачку выставлять наружу чувствительные и плавательные антенны (рис. 19.85, *В*). Голова и ее придатки хорошо развиты (рис. 19.85, *В, Г*). Одноветвистые антенны I преимущественно выполняют сенсорную функцию, однако могут быть использованы для плавания и рытья в грунте. Двуветвистые антенны II в основном служат для плавания. У некоторых ракушковых раков антенны II несут прядильные органы, связанные с крупными головными паутинными железами. Выделяемые ими тонкие нити используются для заякоривания или построй-

http://jurassic.ru/

ки убежища в период линьки. Мандибулы несут зубчики и щетинки, которые у разных видов приспособлены для разных целей — измельчения пищи, ползания или рытья в грунте. Максиллы I могут принимать участие в перетирании пищи и создании тока воды, приносящего пищу и обеспечивающего газообмен. Однако последнюю функцию в основном берут на себя максиллы II, кроме того, они могут также быть задействованы в локомоции (ходьбе).

Туловище ракушковых раков короче, чем у остальных ракообразных. Оно включает только два сегмента и соответственно две пары торакопод, которые могут быть приспособлены для реализации той или иной функции — плавания, ходьбы, питания, схватывания добычи или очистки тела (см. рис. 19.85, *В*, *Г*). Какие-нибудь внешние признаки сегментации отсутствуют. Первая пара грудных конечностей у большинства бентосных остракод превращены в ходные ножки, однако они могут участвовать и в генерировании пищевого и дыхательного тока воды. У некоторых видов эти конечности отсутствуют. Вторая пара торакопод у одних видов используется как ходные ноги, у других же они служат для очистки тела. Самцы ряда видов обладают двумя «щетковидными» органами, которые часто рассматриваются как рудименты третьей пары торакопод.

Брюшко явно рудиметарное, анус располагается на заднем конце туловища. Ветви каудальной фурки, отходящие от заднего конца тела, некоторые специалисты считают еще одной парой конечностей. Задняя часть тела и фурка подогнуты под вентральную поверхность и направлены вперед (см. рис. 19.85, *В*), подобно тому, как это имеет место у Cladocera.

РАЗНООБРАЗИЕ OSTRACODA

Myodocopa[O]**.** Исключительно морские, бентосные и планктонные формы. Створки на переднем крае несут антеннальную вырезку для плавательных антенн (см. рис. 19.85, *А*, *В*). Вентральный край створок вогнут. Антенны II обладают хорошо развитым плавательным экзоподитом и редуцированным эндоподитом. Имеются две пары туловищных конечностей. *Cypridina*, *Gigantocypris*, *Halocypris*, *Polycope*, *Skogsbergia*, *Vargula*.

Podocopa[O]**.** Морские или пресноводные, бентосные формы. Антеннальная вырезка отсутствует. Вентральный край карапакса прямой или вогнутый (см. рис. 19.85, *Г*). Антенны I и II несут хорошо развитый эндоподит и редуцированный экзоподит. Мандибулы и максиллы I лишены фильтрационного аппарата из щетинок. Максиллы II по строению напоминают ходные конечности. Имеется одна или две пары грудных ног. Все пресноводные ракушковые раки относятся к этому отряду. Встречаются на литорали, могут быть комменсалами, отдельные виды освоили наземные биотопы. *Candona*, *Cypris*, *Cythereis*, *Elpidium*, *Entocythere*, *Mesocypris*, *Microcythere*, *Sphaeromicola*.

Platycopa[O]**.** Таксон, родственный Podocopa. Исключительно морские, бентосные формы. Мандибулы и максиллы I несут щетинки, образующие фильтрационный аппарат. Обе ветви антенн II хорошо развиты. Первая пара грудных придатков не похожа на ходные ноги. В состав таксона входит единственный ныне живущий род *Cytherella*.

Palaeocopa[O]**.** Большинство представителей этого таксона — ископаемые

http://jurassic.ru/

формы, однако имеется и несколько современных видов, которые пока известны лишь по пустым створкам.

ДВИЖЕНИЕ

Антенны II представляют собой главный локомоторный орган и используются как для плавания, так и для ходьбы. Иногда в движении принимают участие и антенны I. Бентосные формы ходят, опираясь на кончики антенн и первой пары грудных конечностей. Рачки могут передвигаться толчками — при резком выпрямлении подогнутого туловища каудальная фурка стремительно выбрасывается назад. Это создает пропеллирующий эффект, и животное перемещается вперед. Обитающий в Южной Африке и Новой Зеландии наземный вид *Mesocypris* проталкивается в лесной подстилке через гумус также с помощью фурки. Представители группы Cytheridae, обладающие паутинными железами, по своим шелковым нитям могут карабкаться вверх. Важную роль в локомоции играет крайне специализированный и хорошо развитый эндоскелет.

ПИТАНИЕ

Ракушковые раки используют самые разные способы питания. Большинство остракода — седиментаторы, однако среди них есть и хищники, и растительноядные организмы, и падальщики. Некоторые потребляют листву, попавшую в лесные ручьи, многие питаются падалью. Остракоды могут быть как селективными, так и не селективными седиментаторами. Виды-фильтраторы для создания тока воды, прогоняемого через фильтрационный аппарат из щетинок, используют различные придатки. Водоросли составляют основу пищевого рациона растительноядных ракушковых раков, хищники в основном охотятся на других ракообразных, мелких улиток и аннелид. Было показано, что крупный хищный *Gigantocypris* при помощи антенн отлавливает других ракообразных и даже мелких рыбок. Обычной пищей для многих видов может служить и детрит, который взмучивается с поверхности грунта антеннами и мандибулами. У ряда форм мандибулы преобразованы в стилет, которым рачки протыкают покровы добычи, а затем высасывают ее содержимое. Пищеварительная система устроена достаточно просто, желудочная мельница, как правило, отсутствует. Печеночные выросты кишечника обычно имеются.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Поскольку ракушковые раки невелики по размеру, специализированные органы дыхания у них отсутствуют, газообмен осуществляется через всю поверхность тела и карапакс. Ток воды, возникающий при движении и питании рачка, обеспечивает поступление свежих порций воды к карапаксу, конечностям и всему телу, что облегчает дыхание.

Небольшие размеры тела также снижают необходимость участия кровеносной системы в процессах внутреннего транспорта. Этим обстоятельством обусловлено отсутствие сердца у большинства остракод. Тем не менее гемоцель поделен на перикардиальный и перивисцеральный синусы муску-

http://jurassic.ru/

листой септой, сокращение которой обеспечивает циркуляцию крови. Исключение составляют лишь морские ракушковые раки из таксона Myodocopa — они обладают хорошо развитым сердцем. Органы экскреции представлены максиллярными или антеннальными железами. У ряда видов остракод взрослые особи сохраняют обе пары желез, что редко встречается у других ракообразных.

Нервная система очень компактная, как это обычно имеет место у маленьких животных с ограниченным числом сегментов и конечностей. Вентральный задний участок нервного кольца представляет собой субэзофагальный ганглий. Он образован ганглиями, иннервирующими ротовые конечности. Второй ганглий, расположенный практически сразу за субэзофагальным, иннервирует две пары грудных конечностей. У большинства ракушковых раков имеется науплиальный глаз, образованный тремя простыми глазка́ми, однако сложные глаза сохраняют только некоторые представители Myodocopa (см. рис. 19.85, *В*). Глубоководные и подземные виды лишены глаз. Науплиальные простые глазки инвертированного типа и обладают зеркальцем, или тапетумом. Однако наиболее важную роль из органов чувств, вероятно, играют сенсорные щетинки, расположенные на конечностях и на створках карапакса.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Ракушковые раки раздельнополы, оплодотворение у них внутреннее и прямое. Некоторые пресноводные виды размножаются партеногенетически. Наружные половые органы и гонопоры у обоих полов располагаются на вентральной поверхности тела между последней парой конечностей и каудальной фуркой, находящейся на заднем конце тела. Все элементы половой системы у самцов парные. Половые отверстия открываются на вершинах склеротизованных пенисов, расположенных непосредственно перед каудальной фуркой (см. рис. 19.85, *Г*). У некоторых видов часть каждого семяпровода преобразована в орган Ценкера, перистальтические сокращения стенок которого обеспечивают прокачивание спермы (см. рис. 19.85, *Б*). Подвижные сперматозоиды снабжены жгутиками. У ряда Cypridae спермии очень велики и являются самыми крупными мужскими гаметами у животных. У некоторых видов, длина тела которых не превышает 1 мм, сперматозоиды могут достигать 10 мм в длину, но, возможно, они не функциональны.

Во время копуляции у некоторых остракод самец удерживает самку антеннами II или торакоподами I, располагаясь на ее спинной поверхности у заднего конца карапакса. Он сначала вводит пенисы между створками карапакса самки, а затем и в ее гонопоры. У большинства ракушковых раков яйца просто выметываются в воду, они поодиночке или группами прикрепляются к растениям или другим предметам на дне. Ряд видов вынашивает яйца в дорсальном участке полости под карапаксом. Некоторые виды, в первую очередь обитающие во временных водоемах, откладывают яйца, устойчивые к высыханию.

Из яиц вылупляются науплиусы, которые характеризуются некоторыми признаками (в том числе присутствием двустворчатого карапакса) и особенностями поведения, свойственными взрослым особям (см. рис. 19.85, *Д*). Карапакс представляет собой вырост заднего края головы, который у науп-

http://jurassic.ru/

лиуса образован сегментом, несущим антенны II. Соответственно он не гомологичен карапаксу других ракообразных, ибо последний развивается из выроста сегмента максилл II. Карапакс сбрасывается и формируется заново при каждой линьке. У взрослых особей линьки прекращаются.

Подобно светлячкам, некоторые морские остракоды, например *Cypridina*, в качестве сигнала, привлекающего партнера для спаривания, используют биолюминесценцию. Остракоды были первыми ракообразными, у которых была обнаружена эта особенность. Небольшие вспышки голубого света возникают в результате выделения наружу секрета железы, расположенной в верхней губе. Часто они образуют серию, причем продолжительность каждой вспышки составляет 1—2 с. По-видимому, бактерии в биолюминесценции остракод не принимают участия. Самцы обитающих на рифе рачков *Vargula* иногда синхронизируют свои вспышки, в результате чего получается впечатляющее зрелище.

BRANCHIURA[C]

Бранхиуры, или карповые вши, — это временные паразиты морских и пресноводных рыб, а в редких случаях и головастиков. Таксон включает всего одно семейство, к которому относятся около 200 видов ракообразных с уплощенным телом, питающихся кровью и слизью рыб. Длина их тела варьирует от 5 до 30 мм, однако большинство не превышает 3—5 мм в длину. Самый многочисленный род *Argulus* объединяет более 100 видов.

Голова, как и у других раков, образована пятью сегментами, однако ее придатки сильно видоизменены под

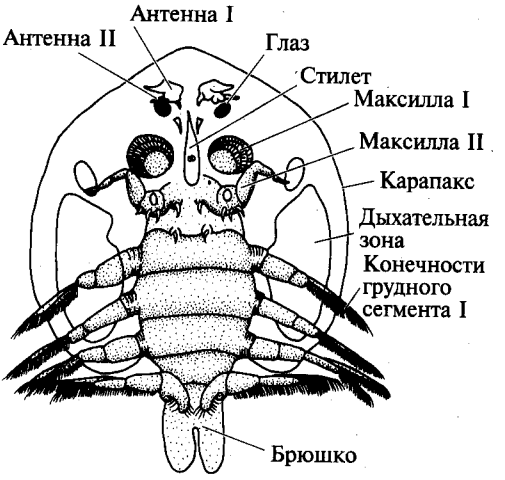


Рис. 19.86. Branchiura: карповая вошь *Argulus foliaceus* (по *Wagler* из *Kaestner A. 1970. Invertebrate Zoology. Vol. 3. Wiley-Interscience, New York*)

влиянием паразитического образа жизни (рис. 19.86). Обе пары антенн невелики по размеру, антенны I несут по когтевидному придатку; с их помощью бранхиуры прикрепляются к хозяину. Ротовое отверстие окружено трубчатым выростом. В последнем расположены мандибулы и отверстия лабиальных протоков, служащих для выведения пищеварительных ферментов. Острые, как бритва, мандибулы несут зубчики. У рачков *Argulus* и *Chonopeltis* каждая максилла I несет по крупной присоске, благодаря чему усиливается прикрепление рачка к хозяину[77]. Кроме того, у рачков из рода *Argulus* между максиллами I залегает полый, похожий на иглу, преоральный шип, или стилет. Шип соединяется с парой крупных ядовитых желез и используется для введения токсичного секрета в тело хозяина. Функция этого секрета не выяснена. У рачков из рода *Dolops* отсутствуют и шип, и присоски, а у представителей рода *Chonopeltis* присоски сохраняются. Максиллы II ис-

http://jurassic.ru/

пользуются для очистки. Голова несет сидячие, но тем не менее подвижные сложные глаза и науплиальный глаз. Крупный, двулопастной, сильно уплощенный, щитовидный карапакс отходит от заднего края головы и прикрывает большую часть торакса. Некоторые авторы пытались объединить Branchiura и Copepoda, однако карповые вши отличаются от копепод наличием карапакса и сложных глаз (см. рис. 19.86).

Двуветвистые конечности присутствуют на каждом из четырех сегментов цилиндрического грудного отдела (см. рис. 19.86). Первый грудной сегмент объединен с головой, однако его конечности не превращаются в ногочелюсти. Количество сегментов, образующих плоское, несегментированное брюшко, определить невозможно. Эта маленькая двухлопастная тагма на заднем конце несет глубокую медиальную вырезку, в которой располагается крошечная каудальная фурка. Брюшко лишено конечностей.

Не прикрепившиеся к хозяину, свободные карповые вши хорошо плавают, используя грудные конечности. Они легко покидают одного хозяина и плывут или ползут к другому. Появление бранхиур в изолированных водоемах (прудах, водоемах рыбных хозяйств) может привести к гибели всей популяции рыб.

Газообмен осуществляется через специализированные проницаемые участки эпителия, подстилающего карапакс, и в меньшей степени — через всю поверхность тела. Пищеварительная система включает переднюю, среднюю и заднюю кишки. Она начинается ротовым отверстием на вершине околоротового выроста и заканчивается анусом, расположенным в выемке на конце брюшка. Средняя кишка несет пару ветвящихся пищеварительных выростов, которые заходят в карапакс. В задней части торакса располагается хорошо развитое сердце, несущее две остии. Выделительная система представлена двумя максиллярными железами. ЦНС включает мозг и субэзофагальный ганглий. По ходу вентрального нервного ствола, который не выходит за пределы передней части грудного отдела, располагаются пять или шесть ганглиев. Сложные глаза состоят из 20—100 омматидиев. Медиально расположенный науплиальный глаз образован тремя инвертированными пигментными глазка́ми.

Бранхиуры раздельнополы, и у самок, и у самцов гонопоры располагаются на четвертом грудном сегменте. Спермии длинные, узкие, конические и лишены сильно вздутой головки. Акросома отсутствует, узкая заостренная псевдоакросома, занимающая примерно переднюю треть сперматозоида, содержит два длинных палочковидных тела. Участок, в котором залегают центриоли, соединяет псевдоакросому с остальным телом спермия. Сперматозоид содержит три узкие, вытянутые митохондрии, длинное нитевидное ядро и аксонему жгутика, которая заключена в цилиндр, образованный вентральной и дорсальной лентами. Pentastomida, которые будут рассмотрены ниже, обладают почти такими же спермиями. Карповые вши копулируют, находясь на хозяине, однако самки откладывают яйца не на поверхность тела хозяина, а на любой другой плотный субстрат. Из яиц выходят науплиусы, а у видов с прямым развитием — ювенильные особи.

PENTASTOMIDA[C]

Пентастомиды (пятиустки, или язычковые) — крайне специализиро-

http://jurassic.ru/

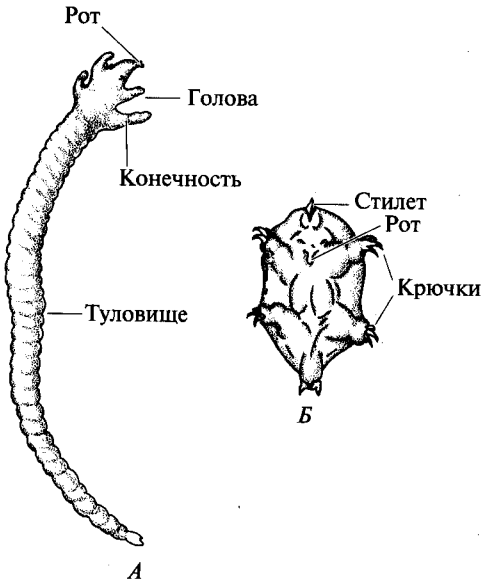


Рис. 19.87. Pentastomida:
А — пятиустка *Cephalobaena tetrapoda* из легких змеи; *Б* — личинка пятиустки *Porocephalus crotali* (*А* — по *Heymons* из *Cuénot*; *Б* — по *Penn*)

ванные, червеобразные паразиты носовых пазух, синусов и легких позвоночных животных (рис. 19.87, *А*). Описано около 100 видов этих малоизученных животных. На всех стадиях жизненного цикла они ведут паразитический образ жизни, у многих жизненный цикл реализуется с участием промежуточного и окончательного хозяев. Почти 90 % представителей этой группы заражают рептилий (в основном змей и значительно реже крокодилов и ящериц). Отдельные виды можно обнаружить в теле птиц и млекопитающих. Паразиты рептилий питаются кровью, паразиты птиц и млекопитающих — слизистыми выделениями и клетками. В качестве промежуточного хозяина обычно выступают позвоночные животные, а в некоторых случаях и членистоногие. Пентастомиды приурочены преимущественно к тропикам. Тем не менее их обнаруживали у североамериканских, европейских, австралийских и даже арктических птиц.

Длина червеобразного, обычно цилиндрического тела варьирует от 1 до 16 см. Тело подразделяется на голову и туловище (см. рис. 19.87, *А*). Голова несет пять пар хитиновых крючков. У некоторых пентастомид крючки располагаются на конце двух пар напоминающих ноги конечностей, однако у других эти придатки отсутствуют и крючки локализуются непосредственно на поверхности головы. Крючки, служащие для прикрепления к телу хозяина, представляют собой рудименты двух пар сегментарных конечностей. Две пары папилл на голове также могут быть производными конечностей. Покровы удлиненного туловища обладают вторичной кольчатостью.

Тело покрыто мягкой, гибкой нехитиновой кутикулой, которая периодически сбрасывается во время линек в течение личиночного развития. С наступлением половозрелости линьки прекращаются. Стенка тела, как у аннелид, включает два слоя мышц: кольцевые и продольные. Тем не менее мышцы поперечно исчерченные, что характерно именно для членистоногих, а не для кольчатых червей. Пищеварительная система полная, в ее состав входят передняя, средняя и задняя кишки. Начинается пищеварительный тракт ротовым отверстием на переднем конце головы и заканчивается анусом на заднем конце тела (рис. 19.88). Кишечник представляет собой простую трубку, передняя кишка снабжена мощной мускулатурой, необходимой для засасывания крови хозяина. Имеющиеся у некоторых видов фронтальные железы выделяют секрет, разрушающий, как считают, ткани хозяина и предотвращающий свертывание крови. Специализированные

http://jurassic.ru/

органы дыхания и выделения отсутствуют. Гемоцель имеется, но сердце отсутствует.

Организация ЦНС необычна, ибо главным местом концентрации нейронов является субэзофагальный ганглий. Его боковые концы соединены коннективой, которая, изгибаясь в виде арки, проходит дорсально над кишкой. В пределах головы залегает и короткий, несущий ганглии вентральный нервный тяж (рис. 19.88). Нервная цепочка не заходит в туловище, оно иннервируется нервами (без ганглиев), отходящими от субэзофагального ганглия. Глаза отсутствуют.

Пятиустки раздельнополы, обладают хорошо развитой половой системой. Оплодотворение внутреннее, происходит один раз в жизни самки. Гонады и гонодукты занимают бóльшую часть объема туловища (см. рис. 19.88). Гонады и гонодукты обычно непарные, половое отверстие располагается на границе между головой и туловищем. Спермии пятиусток длинные, узкие, нитевидные и очень похожи на спермии карповых вшей. Мужские гаметы подобного типа являются наиболее специализированными жгутиковыми сперматозоидами среди всех ракообразных.

Развитие начинается в матке; эмбрион, или первичная личинка, формируется внутри яйцевой оболочки. **Первичная личинка** несет две пары конечностей с крючками и напоминает науплиуса ракообразных (см. рис. 19.87, *Б*). Отложенные самкой яйца с личинками сначала поступают из легких в пищеварительную систему хозяина, а оттуда вместе с фекалиями выводятся в окружающую среду. Развитие большинства пентастомид осуществляется с обязательным участием промежуточного хозяина, причем траво-

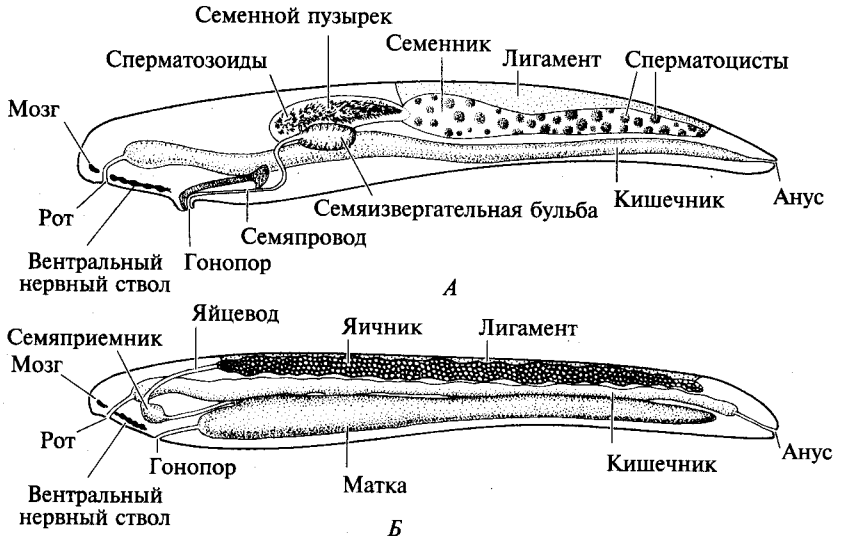


Рис. 19.88. Pentastomida.

Обобщенная схема строения пятиустки (сагиттальный разрез): *А* — самец; *Б* — самка (из *Storch, 1993, after Riley, 1983. Recent advances in our understanding of pentastomid reproductive biology. Parasitology 86: 59—83. Copyright © 1993 by John Wiley, reprinted by permission of Wiley-Liss, a subsidiary of John Wiley and Sons, Inc.*)

http://jurassic.ru/

ядного. Промежуточный хозяин может относиться к любому классу позвоночных животных. Для паразитирующих в крокодилах пентастомид это обычно рыбы; а для паразитов хищных млекопитающих, например лис и волков, — кролики и грызуны. Промежуточный хозяин поглощает яйца с развивающимися личинками, которые выходят из яйцевых оболочек в кишечнике хозяина. После ряда линек и миграции в дыхательную систему промежуточного хозяина эта личинка становится инвазионной для окончательного хозяина. Такие личинки имеют четыре—шесть пар конечностей. Когда окончательный хозяин съедает промежуточного, инвазионная личинка попадает в его желудок, откуда через пищевод и трахею мигрирует в легкие и лобные пазухи. Известно, что личинки пентастомид были обнаружены и у человека, однако вокруг них формируются соединительнотканные обызвествляющиеся капсулы, в которых паразиты в конце концов погибают.

Таксономическое положение и ранг этого таксона уже давно служат предметом дискуссии. И в настоящее время пентастомид часто рассматривают как группу неясного систематического положения, присваивая им ранг типа. Однако в последнее время все большее число исследователей соглашаются с точкой зрения, согласно которой Pentastomida являются крайне специализированными ракообразными, родственными Branchiura. Сходство названных таксонов по ряду признаков (последовательность 18S рДНК; строение спермиев и особенности развития) подтверждают это предположение. Некоторое сходство с аннелидами, проявляющееся в организации мускулатуры стенки тела, вполне может быть результатом вторичных изменений, обусловленных утратой жесткого экзоскелета и приобретением червеобразной формы тела.

ФИЛОГЕНИЯ MAXILLOPODA

Всего несколько десятилетий назад был обоснован монофилетический таксон Maxillopoda, и с тех пор не прекращается активное обсуждение валидности этой группы, ее состава, а также того, какие признаки следует использовать для анализа основных направлений эволюции максиллопод. Предок максиллопод уже обладал «укороченным» телом, в составе которого сохранились лишь 10 туловищных сегментов. Из них семь были грудными сегментами, несущими конечности, и три — лишенными придатков брюшными сегментами. Оканчивалось туловище тельсоном с каудальной фуркой.

Maxillopoda подразделяются на два сестринских таксона: Copepodomorpha и Progonomorpha (рис. 19.89). У представителей обоих таксонов отсутствует карапакс. Считается, что в процессе эволюционного становления Copepodomorpha, включающие Copepoda и Mystacocarida, полностью утратили сложные глаза, которые были присущи предковой форме.

Внутри Copepodomorpha обособление группы Mystacocarida сопровождалось сохранением взрослыми особями характерного личиночного признака — участия первых трех пар придатков головы в реализации локомоторной функции. Обе пары максилл и первая пара грудных конечностей служат для соскребания пищи с поверхности песчинок. У личинок науплиальный глаз образован тремя простыми глазка́ми, тогда как у взрослых особей таких глаз-

http://jurassic.ru/

ко́в становится четыре; возможно, это происходит в результате того, что пигментный бокал медиального глазка́ разделяется на два.

Формирование группы Copepoda сопровождалось включением первого грудного сегмента в состав цефалоторакса и преобразованием конечностей этого сегмента в ногочелюсти, что было несвойственно предковой форме максиллопод. Остальные торакоподы образовали медиальные межкоксальные пластинки, жестко связывающие коксы каждой пары торакопод друг с другом. Самцы формируют сперматофоры, самки секретируют яйцевой мешок, окружающий яйца.

Характерной особенностью группы Progonomorpha (по крайней мере, тех ее представителей, у которых можно более или менее точно определить местоположение гонопора) является смещение полового отверстия с седьмого грудного сегмента (что свойственно анцестральным Maxillopoda), на первый торакомер. Эта группа наряду со специализированными паразитическими Tantulocarida включает Ostracoda, Thecostraca, Branchiura и Pentastomida.

Наличие очень необычной паразитической личиночной стадии в жизненном цикле Tantulocarida отличает эту группу от остальных Maxillopoda. Скорее всего, представители этого таксона и Copepodomorpha утратили сложные глаза совершенно независимо.

Таксон Thecostraca представлен двумя группами: Ascothoracida и Cirripedia. На остальных ракообразных больше похожи мешкогрудые раки, поскольку у некоторых сохраняется брюшко, и внешне они еще напоминают креветок. Усоногие раки на предковую форму мало похожи, большинство усоногих обладает хорошо развитыми известковыми пластинками, которые формируются на видоизмененном карапаксе (мантии) и не сбрасываются при линьке. Многие виды становятся гермафродитами, брюшко у них отсутствует, торакоподы преобразуются в фильтрационный аппарат. Acrothoracica и Rhizocephala, включаемые в состав усоногих раков, раздельнополы, кроме того, они лишены карапакса.

Ostracoda обладают самым коротким телом среди остальных Maxillopoda, при этом уменьшается и количество торакопод. В лучшем случае сохраняются две пары грудных ножек. И у науплиусов, и у взрослых особей тело целиком покрыто двустворчатым карапаксом.

Филогенетические отношения между Branchiura и Pentastomida, с одной стороны, и остальными Maxillopoda, с другой, в настоящее время не столь ясны. Тем не менее тесное филогенетическое родство этих столь внешне непохожих друг на друга животных хорошо подтверждается поразительным сходством строения их необычных сперматозоидов — длинных, узких, нитевидных и лишенных отчетливо выраженной головки.

Филогенетическая система Maxillopoda

- Maxillopoda
  - Copepodomorpha
    - Copepoda
    - Mystacocarida
  - Progonomorpha
    - Tantulocarida
    - Thecostracomorpha
      - Thecostraca
        - Ascothoracida
        - Cirripedia
          - Acrothoracica
          - N.N.
            - Thoracica
            - Rhizocephala
      - Ostracoda

http://jurassic.ru/

http://jurassic.ru/

Рис. 19.89. Филогения Maxillopoda:

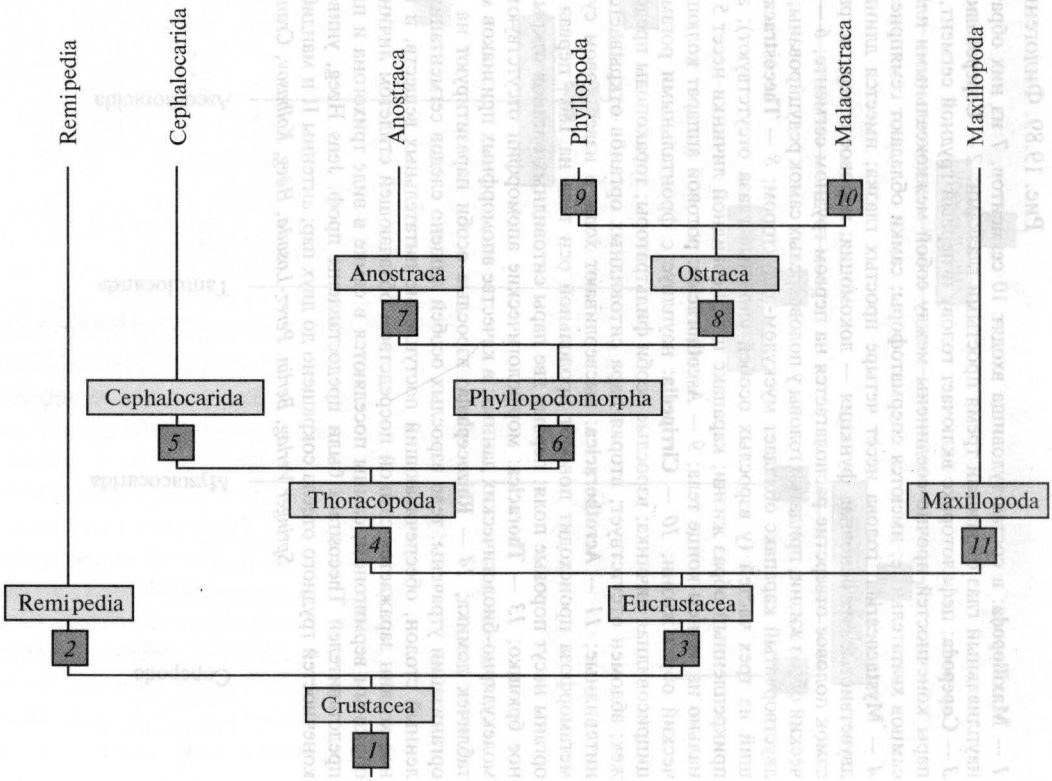
1 — **Maxillopoda**: в состав туловища входят 10 сегментов, 7 из них образуют торакс, 3 — абдомен; кроме того, имеется тельсон с фуркой; науплиальный глаз образован тремя простыми глазками; *2* — **Copepodomorpha**: сложные глаза утрачены и личинками, и взрослыми особями; *3* — **Copepoda**: цефалоторакс включает голову и первый грудной сегмент, конечности которого представлены ногочелюстями; коксы каждой пары конечностей прочно соединены между собой межкоксальными пластинками, расположенными по средней линии тела; антенны II у самцов хватательные; имеются сперматофоры; самки обладают семяприемником; яйца заключены в секретируемый самкой яйцевой мешок; *4* — **Mystacocarida**: голова несет четыре простых глазка; имеется длинная языковидная верхняя губа (лабрум); антенны II и мандибулы двуветвистые, их основная функция — локомоция; половое отверстие располагается на четвертом грудном сегменте; *5* — **Progonomorpha**: у самок половое отверстие располагается на первом грудном сегменте; *6* — **Tantulocarida**: сложные глаза отсутствуют; личинки ведут паразитический образ жизни; придатки головы у половозрелых самок редуцированы; ротовое отверстие и кишечник редуцированы; *7* — **Thecostracomorpha**: двустворчатый карапакс обладает мускулом-аддуктором; *8* — **Thecostraca**: сложный глаз личинки включает кристаллический конус, состоящий из трех частей (у взрослых особей сложные глаза отсутствуют); антенны II рудиментарны или отсутствуют; взрослые особи ведут прикрепленный образ жизни; карапакс циприсовидной личинки несет 5 пар ситовидных органов, отверстия которых располагаются терминально на заднем конце тела; *9* — **Ascothoracida**: ротовой аппарат колющего типа, антенны I хватательные, взрослые особи ведут паразитический образ жизни; *10* — **Cirripedia**: науплиус с фронтальными рогами, выполняющими секреторную функцию, и каудальным шипом; циприсовидная личинка; взрослые особи фильтраторы; торакоподы представлены шестью парами двуветвистых покрытых щетинками усоножек; абдомен отсутствует; вторая пара ситовидных органов открывается на переднем конце тела; сперматозоиды специализированные, нитевидные; *11* — **Acrothoracica**: высверливают ходы в известковом субстрате при помощи хитиновых эпидермальных зубцов; во время метаморфоза происходит поворот продольной оси тела на 180°; первая пара усоножек далеко отстоит от задних; *12* — **N.N.**: ситовидные органы несут поровые поля; первые две пары ситовидных органов открываются на переднем конце тела; у циприса отсутствует рудиментарное брюшко; *13* — **Thoracica**: морфологические апоморфии отсутствуют, хотя данный таксон достаточно четко выделяется на основании молекулярно-биологических данных; в качестве апоморфных признаков можно рассматривать гермафродитизм и наличие минерализованных табличек домика; *14* — **Rhizocephala**: взрослые особи паразитируют на других ракообразных; характерные для ракообразных особенности организации утрачены: тело взрослых особей лишено следов сегментации и подразделяется на два участка: внутренний древовидно разветвленный столон, обеспечивающий поступление питательных веществ, и наружный мешкообразный, обеспечивающий размножение; животное-хозяин заражается самкой посредством обладающей стилетом личинки кентрогона; ранняя стадия развития самки представлена червеобразным вермигоном; самцы поселяются в самке в виде трихогона и питаются за ее счет. (Эти до сих пор неопубликованные апоморфии представителей Thecostraca были предоставлены проф. Jens Høeg, университет Копенгагена.); *15* — **Ostracoda**: количество локомоторных конечностей грудного отдела сокращено до двух пар; антенны II и мандибулы науплиуса одноветвистые (по *Ax P. 2000. Multicellular Animals, II. Springer Verlag, Berlin. Perez-Losada, Høeg, Kolbasov, Crandall, 2002*; *and Høeg, personal communication, 2002*)

http://jurassic.ru/

ФИЛОГЕНИЯ CRUSTACEA

Самая ранняя находка ископаемых ракообразных — Phosphatocopina относится к нижнему кембрию. Практически все высшие таксоны ракообразных известны с кембрийского периода, однако их происхождение и связи с остальными группами членистоногих не до конца выяснены. В последние годы было предложено несколько вариантов филогенетических систем Crustacea (рис. 19.90). У предковых форм ракообразных четыре медиальных глазка слились и образовали характерный для этой группы науплиальный глаз, который отсутствует у представителей Tracheata. Другая апоморфия ракообразных — науплиус. Эта личинка обладает тремя парами конечностей (две пары антенн и мандибулы), науплиальным глазом, расположенной спереди верхней губой (лабрумом). Из исходных четырех пар мешковидных нефридиев у науплиусов сохраняются лишь антеннальные и максиллярные железы.

Предком ракообразных, по-видимому, было небольшое плавающее бентосное животное, голова и туловище которого состояло из большого количества одинаковых сегментов. Голова такого животного несла две пары антенн, мандибулы, две пары максилл, пару сложных и один науплиальный глаз. Ротовое отверстие было обращено к заднему концу тела. Туловище не подразделялось на торакс и абдомен, каждый его сегмент нес конечности. Эти многочисленные ко-



http://jurassic.ru/

Рис. 19.90. Филогения Crustacea:

1 — **Crustacea**: две пары двуветвистых антенн; две пары максилл; из яйца вылупляется науплиус, обладающий двумя парами антенн и парой мандибул; имеется сложный глаз; науплиальный глаз образован четырьмя простыми глазками; в антеннальном или максиллярном сегментах (иногда в обоих) располагаются мешковидные нефридии; тело подразделяется на две тагмы: голову и туловище; туловищные конечности двуветвистые, как и максиллы; все сегменты туловища несут конечности; способ питания — седиментация, осуществляется при помощи миксоподий и пищевого желобка; *2* — **Remipedia**: цефалоторакс включает один грудной сегмент, несущий ногочелюсти, сходные с максиллами II; задние ротовые конечности приспособлены для хищничества; нефридии залегают в максиллярном сегменте; глаза вторично утрачены; *3* — **Eucrustacea**: туловище подразделяется на грудь и брюшко, хотя брюшко может быть рудиментраным; максимальное количество грудных сегментов — 8; *4* — **Thoracopoda**: грудные конечности поддерживаются за счет тургора, их эпиподиты используются для питания мелкими частицами, взвешенными в воде; *5* — **Cephalocarida**: гермафродиты; науплиус отсутствует; глаза отсутствуют; *6* — **Phyllopodomorpha**: сложные глаза стебельчатые; мелкие частицы отфильтровываются в толще воды; *7* — **Anostraca**: антенны I редуцированы; у самцов антенны II преобразованы в хватательный орган; мандибулы лишены щупиков (пальп); грудные сегменты XII и XIII — половые; науплиальный глаз образован тремя простыми глазками; *8* — **Ostraca**: карапакс превращен в двустворчатую раковину, прикрывающую все тело; *9* — **Phyllopoda**: сидячие сложные глаза погружены под поверхность головы и залегают в выстланном эктодермой и заполненном водой впячивании покровов, которое сообщается с окружающей средой порой; глаз снабжен несимметрично расположенными мышечными пучками и подвижен; имеется около 30 пар торакопод; *10* — **Malacostraca**: антенны I многоветвистые (обычно двуветвистые); сегменты брюшка несут двуветвистые конечности; науплиальный глаз образован четырьмя простыми глазками; у примитивных форм в состав туловища входит 15 сегментов; торакс включает 8 сегментов, абдомен — 7 (у продвинутых — 6); эндоподиты торакопод стеноподного типа, последняя пара абдоминальных конечностей — уроподы; карапакс не закрывает конечности; положение полового отверстия постоянно: у самок на VI грудном сегменте, у самцов — на VIII; желудок подразделен на кардиальный и пилорический отделы, в которых пища измельчается, переваривается и отфильтровывается; *11* — **Maxillopoda**: максимальное количество туловищных сегментов — 10, имеется тельсон с фуркой; максимальное количество грудных сегментов — 7; только торакальные сегменты несут конечности; брюшко образовано тремя лишенными конечностей сегментами; сердце короткое, овальной формы; науплиальный глаз образован тремя простыми глазками (по *Ax P. 2000. Multicellular Animals, II. Springer Verlag, Berlin. 396 pp.*)

нечности были похожи друг на друга, т.е. гомономными; вероятно, от них еще не отличались и максиллы. Скорее всего, все эти придатки использовались для движения, дыхания и питания. Они были дву- или многоветвистыми миксоподиями, их коксальные гнатобазы формировали вентральный пищевой желобок. Среди современных Crustacea отдельные признаки сходства с этой гипотетической предковой формой в разной мере сохранили Remipedia, Cephalocarida, Anostraca и некоторые Malacostraca, хотя каждая из перечисленных групп наряду с исходными, примитивными чертами обладает рядом свойственных только ей апоморфных признаков. Максиллоподам в меньшей степени присущи черты, сближающие их с гипотетической предковой формой, однако и среди них имеются виды, несомненно демонстрирующие архаичные признаки организации.

Похожие на кольчатых червей Remipedia, каждый сегмент тела которых (за исключением первого) несет гомономные двуветвистые конечности, вероятно, являются наиболее примитивными среди современных ракообразных и более всего напоминают предковую форму. Обычно Remipedia рассматривают как сестринский таксон по отношению ко всем остальным

http://jurassic.ru/

ным ракообразным, объединяемым под общим названием Eucrustacea. Наличие туловища, не разделенного на торакс и абдомен и несущего сходно устроенные конечности почти на всех сегментах, как полагают, было свойственно предковой форме и лишь унаследовано современными ремипедиями.

Eucrustacea подразделяется на два сестринских таксона: Thoracopoda и Maxillopoda. У Thoracopoda грудные конечности сформировались как придатки, поддерживаемые за счет тургорного давления и обеспечивающие фильтрационный способ питания. К этой группе относятся Cephalocarida, Anostraca, Phyllopoda и Malacostraca. Подобно Remipedia, Cephalocarida образуют небольшой таксон, представители которого сохранили много признаков, унаследованных от предковой формы. Тем не менее туловище цефалокарид подразделяется на несущий конечности торакс и лишенный придатков абдомен, что явно должно рассматриваться как проявление вторичной специализации.

Представители Thoracopoda приобрели два разных варианта питания взвешенными в воде мелкими частицами, что обусловило их разделение на Cephalocarida и Phyllopodomorpha. Цефалокариды, обладающие большим количеством плезиоморфных черт, питаются органическими частицами, которые поднимаются с грунта токами воды, создаваемыми членистыми эндоподитами и экзоподитами конечностей. Phyllopodomorpha отказались от этой примитивной формы детритофагии и перешли к фильтрации в толще воды на значительном расстоянии от поверхности дна. Для повышения эффективности такого способа питания расчлененность экзо- и эндоподитов была утрачена, что привело к появлению листовидных нерасчлененных конечностей (филлоподий). Среди Malacostraca подобное строение конечностей встречается только у примитивных Leptostraca.

Традиционно Anostraca и Phyllopoda объединяются в группу Branchiopoda. Однако отсутствие карапакса у Anostraca и ряд других отличий, возможно, представляют собой серьезное основание для того, чтобы рассматривать таксон Branchiopoda как парафилетический. Это, в свою очередь, делает необходимым отделение Anostraca от Phyllopoda. Phyllopoda и Malacostraca в силу наличия у них карапакса являются сестринскими группами в пределах Ostraca.

Представители Malacostraca характеризуются стабильным числом сегментов: почти у всех торакс образован 8, а брюшко — 6 сегментами. Брюшко Malacostraca всегда несет конечности, в отличие от них Phyllopoda утратили этот плезиоморфный признак. Представители Maxillopoda характеризуются уменьшением длины туловища и редукцией числа составляющих его сегментов до 10.

Филогенетическая система Crustacea

- Crustacea
  - Remipedia
  - Eucrustacea
    - Thoracopoda
      - Cephalocarida
      - Phyllopodomorpha
        - Anostraca
        - Ostraca
          - Phyllopoda
          - Malacostraca
    - Maxillopoda

ПРИМЕЧАНИЯ РЕДАКТОРА

[1] Долгое время группа Pentastomida (пятиустки, или язычковые) рассматривалась как самостоятельный таксон неясного систематиче-

http://jurassic.ru/

ского положения, родственные связи которого оставались неясными. Это находило свое отражение в учебной литературе, где язычковые чаще всего имели статус «дополнения» к типу Arthropoda. Справедливости ради следует отметить, что включение этого таксона в состав ракообразных и сегодня принимается не всеми специалистами.

[2] Головная тагма, или цефалон, действительно хорошо выражена у всех ракообразных. Однако в первую очередь это относится к расположенным на голове придаткам (конечностям), которые, как правило, характеризуются высокой степенью морфологической и функциональной специализации. А вот интеграция сегментов, их объединение в лишенную внешних проявлений метамерии головную капсулу выражено далеко не всегда. У Anostraca, Mistacocarida и даже у Decapoda границы между сегментами головной тагмы могут быть выражены достаточно отчетливо. Для обозначения головных отделов подобного типа иногда используется название «метамерная голова».

[3] В данном случае речь идет о том, что экзо- и эндоподит двуветвистой конечности имеют разное строение. Как правило, экзоподит уплощен и листовиден, а эндоподит образован серией узких члеников. Иногда конечности такого типа называются листовидно-членистыми.

[4] В тех случаях, когда сегменты брюшка сохраняют конечности (плеоподы в широком смысле), последние в свою очередь часто подразделяются на несколько морфологически и функционально различающихся групп: гоноподии, или половые ножки; плавательные ножки, которые в отечественной литературе часто фигурируют под названием *плеоподы*; хвостовые ножки, или уроподы.

[5] Используемое для обозначения хитинового вооружения внутренней поверхности кардиальной части желудка название «желудочная мельница» было введено еще Гексли. В ее состав входят не только перетирающие кутикулярные элементы, но и сложные хитиновые фильтры.

[6] В отечественной учебной литературе эти органы, выполняющие и секреторную, и всасывающую, и резервную функции, часто фигурируют под названием «печень».

[7] *Осмоконформерами* называют животных, у которых осмотичность внутренней среды организма зависит от осмотического давления внешней среды и изменяется вслед за ним. Напротив, животные *осморегуляторы* в определенных пределах способны поддерживать осмотическую концентрацию внутренней среды на постоянном уровне независимо от концентрации ионов во внешней среде.

[8] Свое название циприсовидные личинки получили из-за внешнего сходства с ракушковыми рачками (Ostracoda) из рода *Cypris*, для которых характерно наличие специализированного карапакса, имеющего вид двустворчатой раковины. В англоязычной литературе таких личинок часто просто называют *циприсами*.

[9] Penaeidea — это единственная группа десятиногих раков, у которых в онтогенезе сохраняется стадия *науплиуса* (см. рис. 48, *А*). За науплиусом следует стадия *метанауплиуса* (см. рис. 48, *Б*), которого в свою очередь сменяют стадия *протозоэа* (см. рис. 48, *В*) и *мизидная стадия* (*мизис*) (см. рис. 48, *Г*). Последняя стадия получила название из-за сходства с рачками мизидами (Mysidacea). После нескольких линек мизидная стадия трансформируется в ювенильную особь, или *декаподита* (см. рис. 48, *Д*). Часто встречающаяся в развитии самых разных раков стадия *зоэа* у пенеид отсутствует. Мизидные личинки и личинки зоэа (см. рис. 49, *А*), хотя и обладают сходным набором сегментов, заметно отличаются друг от друга и внешне, и степенью развития зачатков брюшных конечностей.

[10] Когда речь идет о двуветвистой конечности ракообразных, как правило, имеют в виду наличие экзо- и эндоподита. Выполняющие дыхательную функцию дополнительные придатки — преэпиподиты и эпиподиты, обычно расположенные на члениках протоподита, как самостоятельные ветви не рассматриваются. Необычное положение листовидного эпиподита на экзоподите грудной ножки цефалокарид рассматривается некоторыми исследователями как очень примитивный признак. Согласно одной из гипотез, у предковой формы ракообразных жаберные лепестки исходно располагались на экзоподите. Позднее именно они и превратились в эпиподиты, количество которых заметно уменьшилось, а сами они у большинства раков вторично переместились на протоподит (см. также примеч. 9 к гл. 17).

[11] Считается, что нервная система цефалокарид лестничного типа. Правда, оба продольных нервных ствола заметно сближены, а соединяющие их сегментарные комиссуры укорочены. Объединяются друг с другом лишь мандибулярные и максиллярные ганглии.

http://jurassic.ru/

[12] Явная описка. Общие гонопоры мужских и женских гонад Cephalocarida открываются на протоподитах торакопод VI грудного сегмента.

[13] Авторы используют современную систему ракообразных, в которой отсутствует традиционный таксон Branchiopoda, или жаброногие раки, объединявший аностракa, щитней, ветвистоусых рачков и раковинных листоногих раков. См. также с. 237, 239 (25). В отечественной литературе для обозначения Anostraca иногда используется название *голые жаброноги*.

[14] В английском языке для обозначения рачков *Artemia salina* широко используется название «sea monkeys» (морские обезьянки). По-русски их называют просто *артемиями*. Высушенные яйца этих рачков действительно можно купить в зоомагазинах. В солоноватой воде из них в массе вылупляются науплиусы, которыми аквариумисты кормят аквариумных рыбок. Существуют и промышленные технологии массового получения артемий, используемых как ценная кормовая добавка.

[15] Головная тагма Anostraca демонстрирует самые начальные этапы процесса цефализации в традиционном понимании этого термина. В ней обычно выделяют два хорошо обособленных отдела — протоцефалон и гнатоцефалон. Первый образован слившимися акроном и сегментами антенн I и антенн II. Второй включает почти полностью обособленный сегмент мандибул и два слившихся максиллярных сегмента. Все остальные туловищные сегменты, за исключением двух первых абдоминальных, остаются свободными.

[16] Два первых абдоминальных сегмента обычно довольно полно слиты друг с другом и несут специализированные придатки. Последние у самцов представлены пенисами, а у самок принимают участие в формировании яйцевого мешка. Некоторые исследователи предполагают, что эти придатки также представляют собой крайне специализированные туловищные ножки.

[17] В отечественной учебной литературе в филлоподиях жаброногих раков обычно не выделяют экзо- и эндоподит. Все тонкостенные лопасти, не несущие щетинок и расположенные по наружному краю конечности, называются экзитами, выросты, приуроченные к внутреннему (медиальному) краю конечности и обильно опушенные щетинками, называются эндитами.

[18] Очень схематичное описание работы локомоторного и пищедобывающего аппарата голых жаброногов, из которого остается непонятным, почему при ритмичных колебаниях конечностей вперед и назад изменяется объем междуножий. В действительности дело обстоит несколько сложнее. Расположенные последовательно конечности совершают движения не синхронно, а с небольшим сдвигом во времени. По сути дела вдоль продольного ряда ножек пробегает метахрональная волна. В какой-то момент времени две соседние торакоподы параллельно отклоняются вперед — объем междуножия при этом не изменяется. Затем передняя конечность еще продолжает движение вперед, а задняя, остановившись, начинает отклоняться назад — именно с этого момента начинает увеличиваться объем пространства между двумя соседними ножками, в котором возникает зона разрежения. Так как концы ножек подогнуты и перекрывают вход в междуножие со стороны края тела, то вода засасывается только со стороны оснований конечностей. При этом она фильтруется через щетинки эндитов. Достигнув крайней точки, передняя конечность в свою очередь начинает отклоняться назад, что снова приводит к уменьшению объема междуножия и росту давления в нем. Но так как концы ножек выпрямляются и между ними открывается выход на боковую сторону тела, выталкиваемая вода устремляется наружу и назад. При этом генерируется сила, толкающая тело рачка вперед. Достигнув крайней задней точки, задняя ножка рассматриваемой пары начинает движение вперед, навстречу еще продолжающей движение назад передней ножке. Это приводит к еще большему росту давления в междуножии, вода из которого теперь выбрасывается и наружу, усиливая локомоторный эффект, и внутрь, в сторону пищевого желобка, смывая в последний задержанные ранее на щетинках пищевые частицы. Когда и передняя конечность начинает движение вперед, объем междуножия стабилизируется, а концы ножек подгибаются, перекрывая вход в него со стороны боковой поверхности тела.

[19] Широкого распространения у листоногих раков гермафродитизм не получил. В частности известно, что у некоторых двустворчатых листоногих раков из таксона Spinicaudata (*Eulimnadia*) существуют популяции, представленные *гермафродитными* особями и некоторым количеством так называемых *дополнительных самцов*. Подобное явление можно наблюдать и у представителей некоторых других таксонов ракообразных (см. с. 363).

[20] Оплодотворение яиц у ветвистоусых рачков осуществляется не в половых протоках самки,

http://jurassic.ru/

как это имеет место при обычной копуляции, а в выводковой камере самки. Самец вводит конец брюшка с расположенным на нем гонопором в камеру и выделяет сперму.

[21] Явная ошибка, ибо выше сами авторы указывали, что *общее количество* туловищных сегментов (т.е. и грудных, и брюшных) не превышает 40. В действительности туловище щитней состоит из 25—44 сегментов. Торакс в общей сложности может нести до 71 пары ножек. Упоминаемые авторами крупные кольца, т.е. постгенитальные грудные сегменты, для которых и характерно явление *полиподии*, содержат всего по одной паре сегментарных ганглиев.

[22] Не очень корректная формулировка, ибо **эндоподит** включает только пять члеников — ишиоподит, мероподит, карпоподит, проподит и дактилоподит. Два проксимально расположенных членика — коксоподит и базиподит в совокупности составляют **протоподит**. В некоторых случаях к ним добавляется еще один членик, занимающий самое проксимальное положение, — прекокса. Экзоподит и эндоподит отходят от базиподита. На рис. 19.20 соотношение прото-, экзо- и эндоподита показано совершенно правильно (см. также примеч. 9 к гл. 17).

[23] Обычно Malacostraca, или высшие раки, подразделяются на два таксона — Phyllocarida и Eumalacostrca. Первый включает лишь один отряд Leptostraca (тонкопанцирные раки), второй же объединяет всех остальных высших раков. Авторы учебника фактически стоят на такой же точке зрения, хотя и не выделяют Phyllocarida как самостоятельную таксономическую категорию.

[24] Седьмой брюшной сегмент у тонкопанцирных раков лишен конечностей.

[25] Наличие у взрослых рачков двух пар нефридиев — антеннальных и максиллярных желез — рассматривается как свидетельство крайней примитивности Leptostraca.

[26] Стадия *ма́нка*, на которой и осуществляется выклев молоди из яиц у тонкопанцирных раков, отличается от взрослых особей недоразвитием плеопод четвертой и последующих пар.

[27] Эти жгутовидные придатки не соответствуют обычным ветвям (экзо- и эндоподиту) двуветвистой конечности ракообразных. Расположены они на четвертом и пятом члениках фактически одноветвистой антенны I (см. также примеч. 22).

[28] Жгутовидный придаток антенны II представляет собой настоящий *эндоподит*, тогда как антеннальная чешуя это видоизмененный дистальный членик двучленистого *экзоподита*, или скафоцерит.

[29] Первые пять пар торакопод, несущие подклешни, довольно часто в литературе обозначаются как ногочелюсти (максиллопеды), хотя несущие их сегменты и не сливаются с головой в цефалоторакс. **Подклешня** образуется в результате специализации двух дистальных члеников конечности — заостренный *дактилоподит*, часто несущий мощные зубцы, способен сильно подгибаться. При этом он, подобно лезвию складного перочинного ножа, вкладывается в узкую продольную бороздку, тянущуюся вдоль *проподита*. При нападении рак захватывает добычу дактилоподитом, а затем резко подгибает его к проподиту и таким образом удерживает захваченную жертву. В отличие от подклешни настоящая клешня имеет иное строение. Дактилоподит причленяется к проподиту не терминально, а в средней части. Он образует так называемый подвижный палец клешни. Неподвижный палец представляет собой направленный вперед жесткий вырост проподита. При захватывании добычи подвижный палец с заметным усилием прижимается к неподвижному.

[30] Явная ошибка. Ранее, перечисляя тагмы в теле ротоногих раков, авторы справедливо указали, что цефалоторакс у представителей этого таксона отсутствует.

[31] Авторы несколько упрощают картину развития ротоногих раков. У одних видов из яйца вылупляется личинка, называемая *антизоэа*. Личинки этого типа имеют сидячие глаза, пять пар еще двуветвистых ногочелюстей и короткое, практически нерасчлененное брюшко, на котором в лучшем случае расположены едва различимые зачатки конечностей. У других видов первой личиночной стадией является *псевдозоэа*. Эта личинка с самого начала обладает стебельчатыми глазами, первыми двумя парами ногочелюстей (остальные торакоподы отсутствуют) и 4—5 парами плавательных плеопод, расположенных на длинном расчлененном брюшке. И антизоэа, и псевдозоэа после нескольких линек превращаются в *синзоэа*, которая, претерпев еще ряд линек, превращается в молодых раков.

Личинки стоматопод настолько своеобразны, что раньше их считали представителями

http://jurassic.ru/

самостоятельных родов (*Erichtis*, *Alima* и др.) и объединяли в сем. Erichtidae. Эти названия и по сей день используются для обозначения соответствующих личинок. Так, антизоэа называют *эрихтисом*, псевдозоэа — *лимой*.

[32] Выделение трех упоминаемых авторами групп отражает лишь самое общее направление морфологической эволюции Decapoda. Существуют и другие варианты подобной морфологической «классификации» десятиногих. В частности, некоторые исследователи выделяют «морфологическую группу» креветкоподобных форм, в которую включают всех креветок (s. l.) и других десятиногих с длинным, симметричным брюшком (омаров, лангустов, речных раков); группу неполнохвостых, или мягкохвостых, раков (Anomura), основу которой составляют раки-отшельники. Их брюшко в большинстве случаев развито хорошо, но в связи с обитанием в укрытиях (раковины моллюсков, норки и т.п.) отчетливо проявляет признаки редукции (лишается плотных покровов, становится асимметричным, частично утрачивает плеоподы и т.д.). Основу третьей группы составляют настоящие крабы (Brachyura), или короткохвостые, симметричное брюшко которых сильно редуцировано, лишено хвостового плавника и подогнуто на вентральную сторону. К этой же группе можно отнести и так называемых крабоидов — самых специализированных представителей Anomura, например «*камчатский краб*» *Paralithodes camtchatica*. Однако необходимо помнить, что внешнее сходство настоящих крабов и крабоидов — результат конвергенции.

[33] Таксон Thalassinidea, объединяющий несколько семейств, обычно включается в состав надтаксона Anomura. Все талассинидеи ведут роющий образ жизни. Большинство обладает мягкими покровами и характеризуется слабым развитием плевр на абдоминальных сегментах. Они сохраняют хвостовой плавник, который наряду с уплощенными плеоподами используется для создания тока воды в норке. Внешне они действительно еще очень похожи на «омароподобных» ракообразных. Некоторые исследователи предлагают рассматривать этот таксон как самостоятельную группу, равнозначную Anomura и Brachyura (см. Филогенетическую систему Decapoda; см. с. 297).

[34] В литературе этот таксон очень часто фигурирует под названием Homaridae. Кроме рода *Homarus* он включает еще несколько родов, в том числе и *Nephrops*. В морях, омывающих Европу, *N. norvegicus* служит объектом промысла.

[35] В некоторых системах *лангусты* (*Palinurus*) и другие формы, лишенные крупных хелипед, объединяются в таксон высокого ранга Palinura. Омары, речные раки и другие родственные им формы с хорошо развитыми клешнями на первой паре торакопод объединяются в равнозначный таксон Astacura (Astacidea).

[36] Безоговорочное отнесение даже наиболее специализированных Anomura к «крабам» представляется не очень корректным. Типичные крабоиды (см. примеч. 32) в большинстве случаев сохраняют столь очевидные признаки специализации, унаследованные ими от форм, обитавших в раковинах брюхоногих моллюсков (заметная редукция пятой пары ходных ног (торакоподы VIII), асимметричное брюшко у самок), что рассматривать их как «переходную» форму к настоящим крабам (Brachyura) нет серьезных оснований. Так как авторы учебника нигде не используют термин *крабоид* и постоянно подчеркивают их внешнее сходство с крабами, в последующем тексте подобные формы будут обозначаться как *неполнохвостые «крабы»* в отличие от «*настоящих крабов*», относящихся к таксону Brachyura, или короткохвостых.

[37] *Крабами-пауками*, или *морскими пауками*, часто называют представителей сем. Majidae, обладающих длинными и относительно тонкими ходными ногами. В Белом море весьма обычен *Hyas araneus*. На карапаксе крупных особей этого вида часто формируется целое сообщество обрастателей. На Дальнем Востоке объектом промысла служит *краб-стригун Chinoecetes opilio*.

[38] В отечественной учебной литературе чаще используется название «*ротовой аппарат*».

[39] Так называемая *нижняя губа* ракообразных представлена парными выростами (*парагнатами*) заднего края ротового отверстия и не гомологична нижней губе Tracheata, у которых она формируется в результате частичного слияния максилл II, т.е. представляет собой сильно модифицированные ротовые конечности.

[40] Это явление получило название *гетерохелии*.

[41] В отечественной литературе виды рода *Uca* обычно называются *манящими крабами*. Самки двумя маленькими клешнями преимущественно собирают пищу. У самцов же отчетливо выражена гетерохелия. Крупная, ярко окрашенная клешня используется ими во время ритуальных боев с другими самцами и для привле-

http://jurassic.ru/

чения самки во время исполнения брачного танца (см. также рис. 19.42).

[42] Авторы приводят очень упрощенную схему работы сложного фильтрующего аппарата желудка десятиногих раков. Из кардиального отдела в самый передний участок пилорического отдела (*преддверие*) поступает уже в значительной мере профильтрованная пищевая масса. На рис. 19.34 преддверие изображено, но не отмечено. Из преддверия основная часть этой массы перемещается в фильтрующий пресс. Полость последнего сверху отделена от дорсального канала *фильтром средней кишки*, образованным многочисленными и густо расположенными щетинками. Снизу ее ограничивает упоминающийся в тексте фильтр железистой части средней кишки. Задний участок фильтрующего пресса открывается в хитиновую трубку — *воронку*, которая насквозь проходит через очень короткую среднюю кишку и достигает непосредственно задней кишки (воронка также изображена на рис. 19.34). Часть жидкой фракции пищевой массы из фильтрующего пресса через фильтр средней кишки поступает в дорсальный канал, а оттуда в короткий, направленный вперед *слепой отросток средней кишки* (см. рис. 19.34), в котором, как считается, осуществляется сорбция пищевых веществ. Основной же объем пищевой массы через сложно устроенный фильтр железистой части средней кишки поступает вниз и назад к отверстиям протоков пищеварительных желез («печени»). А вот не прошедшие через эти фильтры относительно крупные частицы непосредственно из полости фильтрующего пресса перемещаются в упоминавшуюся выше воронку, тонкие стенки которой секретируются эпителием средней кишки. По сути дела воронка представляет собой перитрофическую мембрану, внутри которой грубая пищевая фракция транспортируется непосредственно в заднюю кишку. Это исключает возможность попадания крупных частиц и в слепой отросток средней кишки, и тем более в протоки пищеварительных желез.

[43] В литературе встречается и другая трактовка природы *скафогнатита*. У многих Decapoda он довольно отчетливо подразделен поперечной бороздой на две половины. Верхняя, расположенная параллельно эндоподиту, рассматривается как сильно видоизмененный экзоподит, тогда как нижняя соответствует эпиподиту. Особенно хорошо членение скафогнатита выражено у крупных Astacura, например у омаров.

[44] В отечественной литературе передняя аорта часто фигурирует под названиями *срединная аорта* (aorta mediana) или *глазная артерия*.

[45] В отечественной литературе эти сосуды чаще называются *сяжковыми артериями*.

[46] Обычно этот сосуд называют *нисходящей артерией*.

[47] Наземную среду обитания наряду с настоящими крабами (Brachyura) вполне успешно освоили и некоторые представители Anomura, например широко известный *пальмовый вор Birgus latro* и другие формы, относящиеся к сем. Coenobitidae (см. также с. 280).

[48] Представители сем. Atyidae встречаются и в Европе. В Закавказье и на Балканах в пещерах обитают представители рода *Troglocaris*.

[49] *Rithropanopeus* проник не только в Черное море, но и в замкнутые континентальные водоемы — в Каспийское и Аральское моря.

[50] *Пальмовый вор* на суше действительно дышит с помощью своих жаберных камер. Редукция жабр сопровождается у этого вида разрастанием на внутренней поверхности жаберных полостей особой губчатой ткани, через которую и осуществляется газообмен.

[51] Зависимость разных представителей Gecarcinidae от воды варьирует в довольно широких пределах. И если одни виды действительно могут рассматриваться как преимущественно наземные организмы (хотя их развитие все равно осуществляется в воде), то обитателей мангровых зарослей и поселяющихся в пещерах троглобионтов называть неземными формами можно только с большими оговорками.

[52] Экдизон, или гормон линьки, относится к группе стероидных гормонов (полиоксистероиды). У членистоногих он представлен двумя основными формами — α и β. Кроме линьки экдизоны оказывают серьезное влияние и на другие процессы, протекающие в организме (общий ход развития, окукливание у насекомых, контроль ряда процессов синтеза, в частности белка, и т. п.).

Помимо членистоногих экдизон обнаружен и у других линяющих животных, например у нематод. Этот факт рассматривается некоторыми исследователями как свидетельство филогенетического родства организмов, линька которых контролируется экдизоном. Однако близкие к экдизону полиоксистероиды в на-

http://jurassic.ru/

стоящее время выявлены и у довольно широкого круга растений, некоторых водорослей и грибов.

[53] Некоторые систематики выделяют три таксона в пределах группы Syncarida. Род Stygocaris и родственные ему формы интерстициальных пресноводных рачков рассматриваются как самостоятельный отряд Stygocaridacea наряду с отрядами Anaspidacea и Bathynellacea, упоминаемыми авторами учебника.

[54] В тех случаях, когда сегменты головы ракообразных объединяются с первым грудным сегментом, обычно говорят не о *цефалотораксе*, а о сложной голове, или *синцефалоне*. Образование синцефалона характерно и для ряда других таксонов ракообразных, например Amphipoda, у которых формируется настоящая обособленная головная капсула, внешне напоминающая голову насекомых.

[55] Отражая некоторые современные тенденции в систематике ракообразных, авторы рассматривают Euphausiacea как самостоятельный таксон, близкородственный Neocarida (Pancarida и Peracarida) (см. рис. 19.67). Однако в традиционных системах эуфаузиид часто сближали с Decapoda, с которыми их объединяли в надотряд Eucarida.

[56] Долгое время таксон Thermosbaenacea помещали в надотряд Peracarida (см. ниже). При этом исследователи неоднократно подчеркивали, что по некоторым признакам термосбеновые заметно отличаются от остальных перакарид и в значительной степени сходны с синкаридами.

[57] Формально и в этом случае можно говорить о наличии у термосбеновых синцефалона (см. примеч. 54). Однако наличие у них продолжающегося назад карапакса, который прикрывает первые сегменты переона, делает обособленность сложной головы (синцефалона) не столь очевидной.

[58] Чаще всего уроподы располагаются на так называемом плеотельсоне, который возникает в результате слияния шестого абдоминального сегмента с тельсоном.

[59] Перечисленные выше образования находятся на «рабочем» крае мандибулы, обращенном в сторону ротового отверстия. Первым расположен инцизорный отросток. Это острый вырост, иногда несущий на своей поверхности дополнительные зубцы. При сведении правой и левой мандибул их инцизорные отростки сближаются и используются для откусывания. Более протяженная молярная часть, образующая задний участок рабочего края мандибулы, часто имеет уплощенную или слегка выпуклую бугорчатую поверхность. С помощью молярных частей перакариды перетирают или размалывают кусочки пищи. Расположенная между инцизорным отростком и молярной частью подвижная пластинка, по мнению некоторых исследователей, представляет собой сильно модифицированную и мощно развитую щетинку.

[60] Сказанное относится только к лофогастридам (Lophogastrida), тогда как у Mysida их количество вторично сокращается.

[61] В отечественной литературе передний отдел абдомена (брюшка) Amphipoda обычно называется *метасомой*.

[62] Боковые разрастания тергитов плеосомальных (метасомальных) сегментов, прикрывающие с боков основания плеопод, в отечественной литературе обычно называются *плеврами*. Термин *эпимера* традиционно используется для обозначения так называемых коксальных пластинок (см. рис. 19.52), которые в своем происхождении связаны именно с основанием конечностей, а не с тергитами соответствующих сегментов. На рис. 19.54 слово *коксы* размещено именно на коксальных пластинках (эпимерах), а не собственно коксах, которые прикрыты пластинками и снаружи не видны.

[63] Представители таксона Talitridae проникли очень далеко в глубь материков. В частности, в Южной Америке они обнаружены в оз. Титикака на высоте 4000 м над уровнем моря.

[64] В литературе существует определенная путаница по поводу того, что считать органом Беллонци. Это образование часто идентифицируют с так называемым фронтальным дорсальным органом. Однако, по мнению некоторых исследователей, у представителей разных таксонов ракообразных структуры, фигурирующие под этим названием, не соответствуют друг другу. В литературе высказывались разные точки зрения и относительно функций этого органа.

[65] Альтернативный вариант подобного асинхронного гермафродитизма называется *протандрией*. Среди ракообразных протандрия встречается, в частности, у некоторых креветок.

[66] По некоторым имеющимся в литературе данным, лимнории практически не используют

http://jurassic.ru/

выгрызаемую ими древесину для питания. Соответственно пропитка свай портовых сооружений креозотом и другими токсичными веществами не предохраняет их от поселения рачков.

[67] В подавляющем большинстве случаев *мандибулярный щупик*, имеющийся у многих (но далеко не у всех) ракообразных, представляет собой в той или иной степени редуцированный эндоподит. У Copepoda мандибулы часто сохраняют довольно полный набор члеников, характерный для двуветвистой конечности (см. примеч. 9 к гл. 17). К несущей гнатобазу коксе причленяется типичный базиподит, от которого отходят две ветви — экзоподит и эндоподит. Именно это авторы имеют в виду, говоря о «двуветвистом щупике».

[68] В литературе нет единого мнения по поводу местоположения границы между тораксом и абдоменом у веслоногих рачков. Одни исследователи включают генитальный сегмент в состав груди, тогда как другие относят его к брюшку. Отражение этих противоречий можно найти и в настоящем учебнике. На рис. 19.69, *А* генитальный сегмент трактуется как результат слияния последнего **VI сегмента торакса** и **I сегмента абдомена**. В то же время и в тексте, и на рис. 19.71 постулируется, что в состав груди входят *семь* сегментов, причем именно седьмой торакальный сегмент с рудиментарными торакоподами VII помечен как генитальный.

Максимально обобщенная схема строения веслоногих рачков, приведенная на рис. 19.71, скорее отражает представление исследователей об исходной предковой форме Copepoda, нежели особенности организации рецентных свободноживущих форм. Все они обладают четырьмя парами хорошо развитых плавательных торакопод, расположенных на сегментах II—V. Конечности VI грудного сегмента в той или иной степени подвергаются редукции. У гарпактицид эти ножки состоят только из двух члеников каждая. Уступают они по размерам и степени развития плавательным ножкам и у каланид. У самок ножки VI сегмента, как правило, подвергаются сильной редукции либо исчезают совсем (как, например, у *Pseudocalanus*, изображенном на рис. 19.69, *А*). У самцов они превращаются в крайне специализированный половой аппарат и становятся асимметричными. Рудиментарными они оказываются и у циклопов. На генитальном сегменте (VII) отчетливо выраженные конечности отсутствуют.

[69] В узко специальных работах, посвященных копеподам, авторы часто называют тельсон *анальным сегментом*. В действительности речь идет о настоящей анальной лопасти, которая по своему происхождению не является сегментом.

[70] Вылупившийся из яйца копеподит *Salmincola* уже обладает достаточно специализированными ротовыми конечностями. Оседая на рыбу, он прикрепляется к ее покровам с помощью крючковидных антенн II и максилл II, иногда используя еще и ногочелюсти. Однако это прикрепление временное и не исключает возможности миграции молодого паразита по телу хозяина. Найдя подходящее место для окончательного поселения, рачок выгрызает небольшую ранку и окончательно прикрепляется к телу хозяина с помощью специальной лобной нити. Прикрепившийся копеподит превращается в халимуса. Пройдя в своем развитии четыре стадии, халимусы превращаются в самцов и самок, которые снова приобретают подвижность. Самки вскоре снова прикрепляются к хозяину с помощью крайне специализированных максилл II. На срастающихся концах последних формируется специальный орган прикрепления — булла. Самцы же, активно перемещаясь по поверхности тела хозяина с помощью максилл II и ногочелюстей, ищут самок. Самцы часто прикрепляют сперматофоры к халимусам IV самок.

[71] Положение границы между тораксом и абдоменом у Mystacocarida разными исследователями трактуется различно. Традиционно считается, что подобно копеподам, она проходит между шестым и седьмым туловищными сегментами (см. также примеч. 68).

[72] Термин «*мантия*» обычно используется в тех случаях, когда створки карапакса сильно разрастаются, приобретают мешковидную форму, а иногда образуют и ветвящиеся лопасти.

[73] Стадия типичного науплиуса в развитии мешкогрудых раков отсутствует. Из яйца выходит ранний *метанауплиус*. На стадии метанауплиуса IV развивающийся рачок приобретает карапакс. Личинка, которая сменяет последнюю метанауплиальную стадию, в отечественной литературе называется **аскоторацидной**. По ряду признаков она заметно отличается от типичной *циприсовидной личинки*, свойственной усоногим и корнеголовым ракам (см. с. 353).

[74] Авторы имеют в виду крайне специализированную группу корнеголовых раков (Rhizocephala). Хотя близкое родство Cirripedia s. str. и Rhizocephala признается практически всеми

http://jurassic.ru/

специалистами, тем не менее некоторые традиционно выделяют корнеголовых в самостоятельный таксон.

[75] В литературе они обычно называются **«табличками»**. Именно это название и будет в дальнейшем использовано в переводе.

[76] Авторы несколько упрощают картину онтогенеза усоногих раков. Из яйца действительно вылупляется науплиус, который после третьей линьки становится метанауплиусом. У личинки закладываются зачатки максилл и торакальных ножек, появляются сложные глаза и постмандибулярные ганглии в составе нервной системы. Пятая линька знаменует переход развивающегося рачка на стадию позднего метанауплиуса, у которого торакальные конечности становятся двуветвистыми и появляются зачатки максиллярных желез. В результате шестой линьки формируется непитающаяся циприсовидная личинка.

[77] Гомологизация крайне специализированных ротовых конечностей карповых вшей весьма затруднена. В литературе по этому поводу высказывались разные точки зрения. В частности, многие исследователи считали, что характерные присоски *Argulus* развиваются на максиллах II. Придатки, которые авторы учебника называют второй парой нижних челюстей, в этом случае рассматриваются как ногочелюсти.

http://jurassic.ru/

ГЛАВА

20

MYRIAPODA[SC]

TRACHEATA[iP] И MYRIAPODA[SC]

Chilopoda[C]

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА CHILOPODA

Symphyla[C]

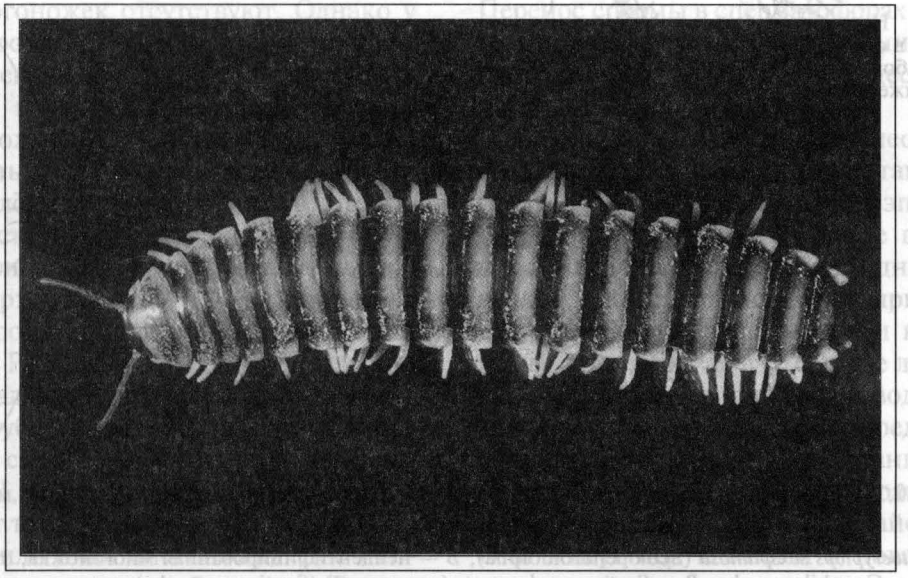
Diplopoda[C]

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА DIPLOPODA

Pauropoda[C]

ФИЛОГЕНИЯ TRACHEATA

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА TRACHEATA



http://jurassic.ru/

TRACHEATA[iP] И MYRIAPODA[SC]

К таксону Tracheata (трахейнодышащие) относятся насекомые (Hexapoda, или шестиногие) и многоножки[1]. Трахейнодышащие — одна из двух крупнейших групп наземных членистоногих (вторая обширная группа — паукообразные). Предок Tracheata был наземным животным с мандибулами и трахеями, а его тело состояло из многочисленных неспециализированных и сходно устроенных сегментов.

План строения Tracheata характеризуется следующими особенностями. Голова несет одну пару антенн (усиков), принадлежащих первому сегменту (рис. 20.1). Второй (интеркалярный) сегмент, входящий в состав головы, редуцирован. У взрослых животных его придатки не сохраняются, но у развивающихся зародышей они на короткое время появляются. Таким образом, вторая пара антенн (антенны II), характерная для ракообразных, у трахейнодышащих отсутствует[2] (см. рис. 16.3). Дыхание осуществляется с помощью трахей; каждый сегмент несет по два дыхальца. Экскреция осуществляется мальпигиевыми сосудами, залегающими в туловище, и парными мешковидными нефридиями (коксальными железами), расположенными в четвертом и пятом головных сегментах (сегменты максилл I и II). **Темешваровы органы** или их гомологи, расположенные

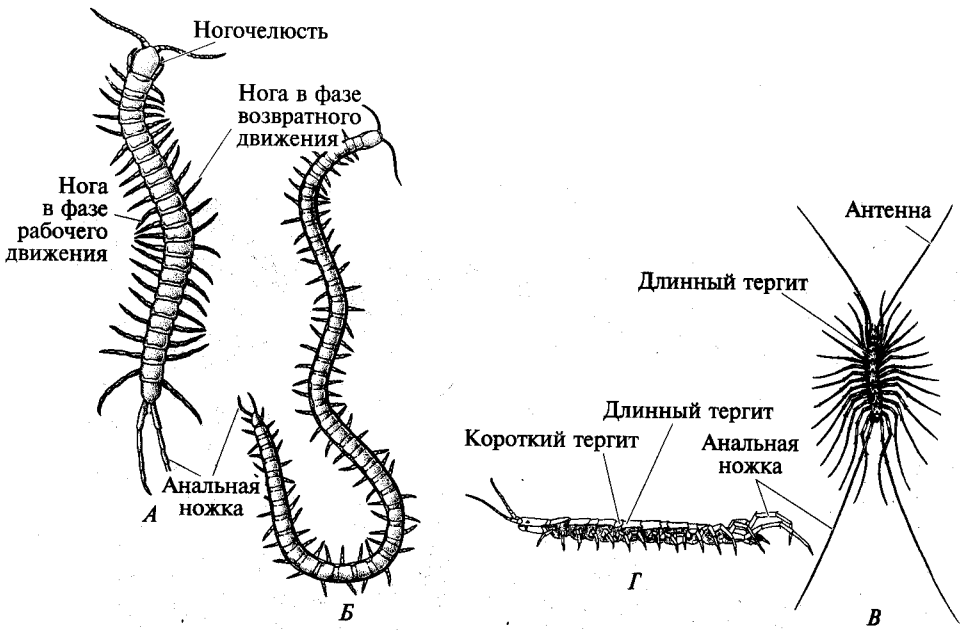


Рис. 20.1. Chilopoda. Представители четырех наиболее обычных таксонов губоногих многоножек:

А — *Otocryptops sexspinnosa* (Scolopendromorpha); *Б* — неидентифицированная многоножка, относящаяся к Geophilomorpha; *В* — *Scutigera coleoptrata* (мухоловка) (Scutigeromorpha); черная точка около задней границы сегмента — дыхальце; *Г* — *Lithobius* (костянка) (Lithobiomorpha) (по *Snodgrass R. E. 1952. A Textbook of Arthropod Anatomy. Cornell University Press, Ithaca, New York*)

http://jurassic.ru/

на голове, вероятно, выполняют гигро- или хеморецепторную функцию. Трахейнодышащие раздельнополы, оплодотворение внутреннее. Перенос спермы непрямой, с помощью сперматофоров. Мальпигиевы сосуды, трахеи, внутреннее оплодотворение и сперматофоры возникли в процессе эволюции независимо у представителей трахейнодышащих и паукообразных как приспособления к наземному образу жизни.

Таксон Myriapoda (многоножки) объединяет четыре группы трахейнодышащих, которым в традиционной системе отводится ранг классов: Chilopoda (губоногие), Diplopoda (двупарноногие, или кивсяки), Pauropoda (пауроподы) и Symphyla (симфилы). Всего насчитывается около 13 тысяч видов многоножек. Тело многоножки подразделяется на голову и удлиненное туловище. Туловищные сегменты многочисленны и несут ноги. Членение туловища на грудь и брюшко не выражено. Голова несет два усика (антенны). Медиальные глазки́ (оцелли) у многоножек отсутствуют. Однако у Chilopoda и Diplopoda по бокам головы располагаются просто устроенные глаза, которые, возможно, возникли из сложных глаз. Они представлены небольшим количеством неплотно расположенных омматидиев, в которых отсутствует кристаллический конус. Симфилы и пауроподы глаз не имеют.

Верхняя губа (лабрум) образует свод ротовой полости (рис. 20.2, *А*, *В*; 20.3). Ротовые части расположены на вентральной поверхности головы. Нижняя губа, замыкающая ротовую полость сзади, образована либо максиллами I, либо максиллами II. Это зависит от того, к какому таксону относится та или иная многоножка. Две мандибулы залегают по бокам рта. В саму ротовую полость выдается мясистый подглоточник (гипофаринкс), представляющий собой непарный вырост стенки тела (рис. 20.3).

Для дыхания многоножки используют трахейную систему. Дыхальца обычно не закрываются и, следовательно, через них в результате испарения постоянно теряется влага. Многоножки приспособлены к наземным местам обитания гораздо хуже насекомых. Для выделения служат мальпигиевы сосуды. Имеются также мешкообразные нефридии (коксальные железы), функция которых неясна. Сердце представляет собой трубку, тянущуюся вдоль спинной стороны тела, в каждом сегменте имеется пара остий, ветвящиеся артерии встречаются редко. Нервная система многоножек включает состоящий из трех отделов синцеребрум, окологлоточные коннективы и небольшой субэзофагальный ганглий; брюшной нервный ствол несет парные сегментарные ганглии. Нервная система многоножек напоминает нервную систему членистоногих вообще. Цефализация выражена слабо. Перенос спермы в сперматофорах протекает очень сложно. Он во многом напоминает аналогичные процессы у паукообразных.

Большинству многоножек необходима влажная среда обитания, так как их относительно проницаемая эпикутикула не препятствует потере влаги и, как правило, лишена липидных и воскоподобных компонентов, присутствующих в кутикуле пауков и насекомых. Имеющиеся в ее составе липиды, скорее всего, придают ей водоотталкивающие свойства, а не предотвращают потерю влаги из организма. Многоножки широко распространены в умеренных и тропических районах. Они живут под камнями и поваленными деревьями, а также просто в почве.

http://jurassic.ru/

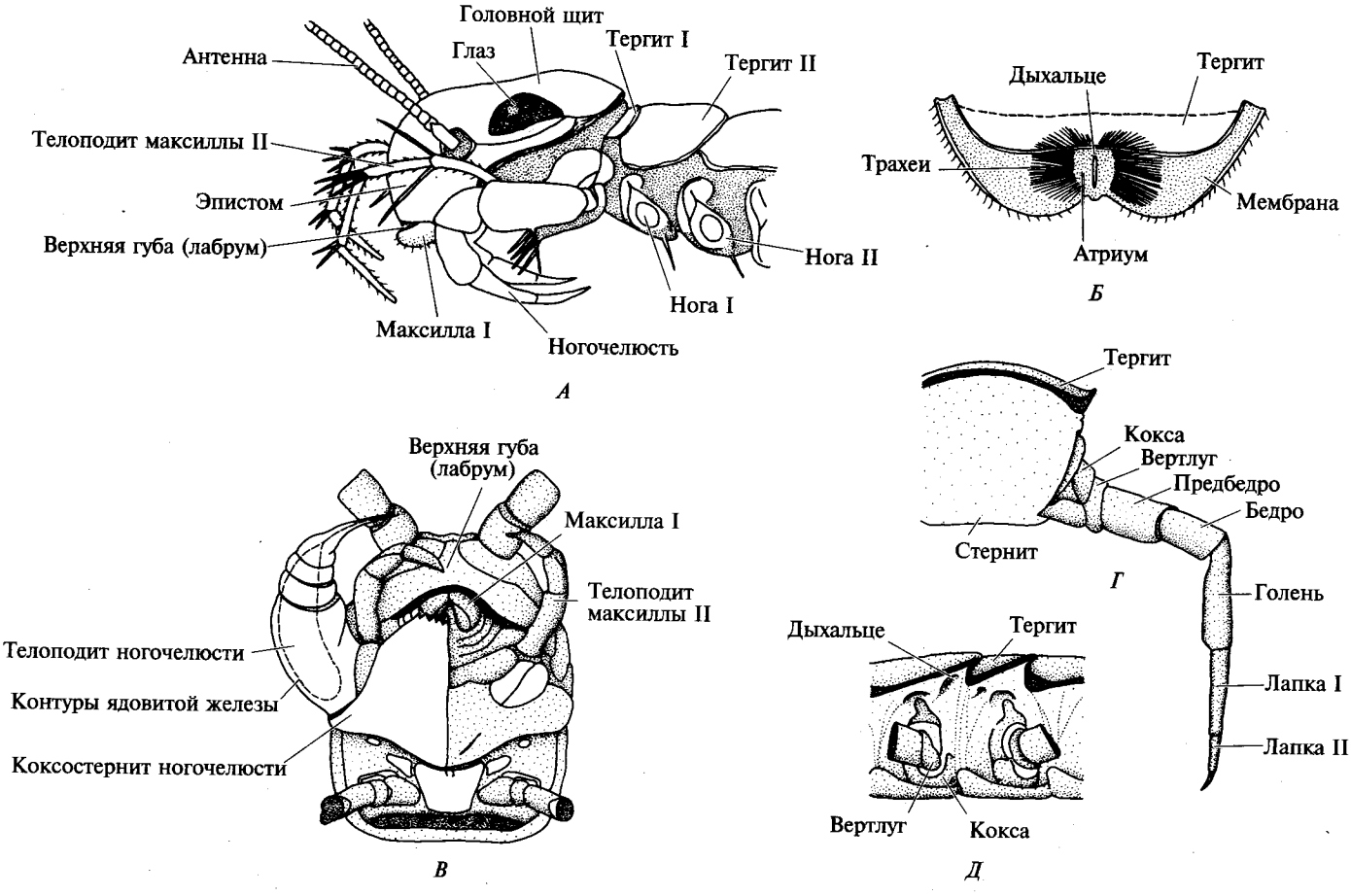


Рис. 20.2. Chilopoda:

А — голова *Scutigera coleoptrata*, вид сбоку; *Б* — трахеи *Scutigera*, вид снизу, между вогнутой мембраной тергита и самим тергитом; *В* — голова *Lithobius forficatus*, вид с вентральной стороны, показана только одна ногочелюсть; *Г* — *L. forficatus*, поперечный разрез; *Д* — два сегмента *L. forficatus*, вид сбоку, показаны только базальные членики ног (*А*, *Б* — по *Snodgrass, 1952*; *В* — по *Rilling, 1968*; *Г*, *Д* — по *Manton, 1965*; *Д* — из *Lewis J. G. E. 1981. The Biology of Centipedes. Cambridge University Press, pp. 9, 11.* Воспроизводится с разрешения издателя)

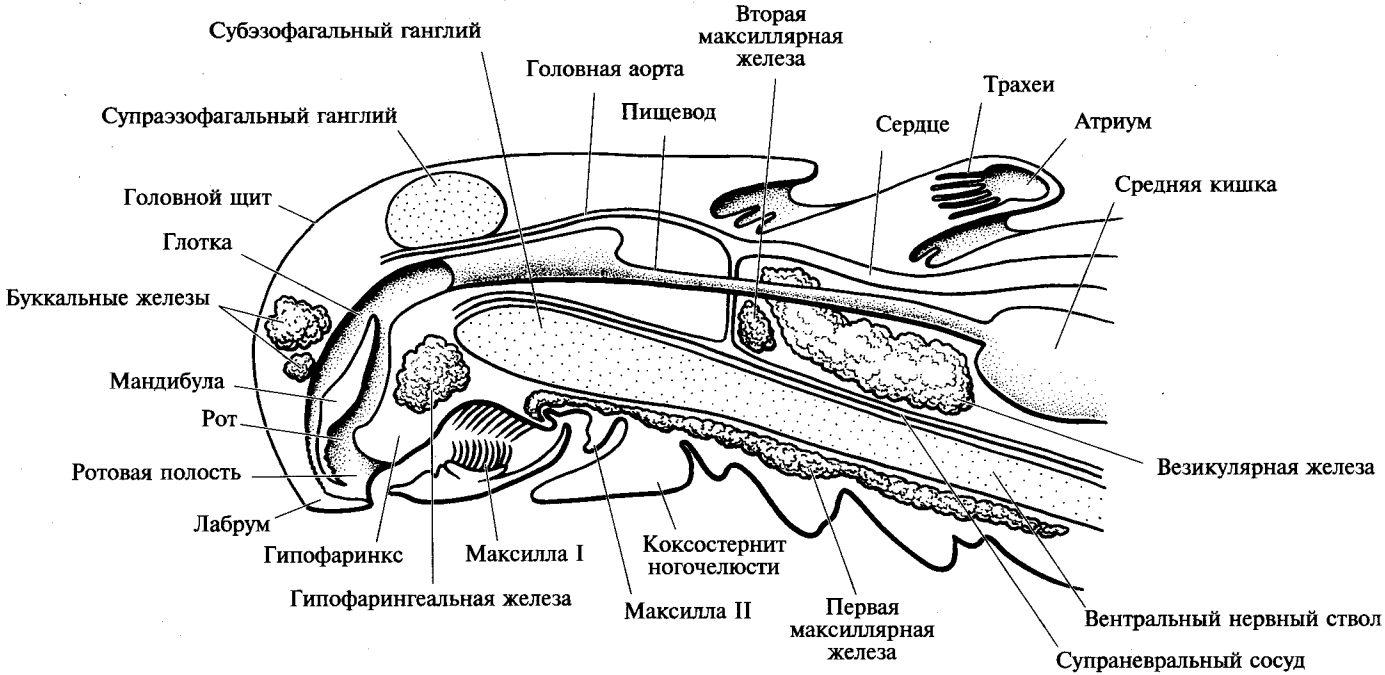


Рис. 20.3. Chilopoda.

Сагиттальный разрез через голову и переднюю часть туловища *Scutigera* (из *Manton S. M. 1965. The evolution of arthropod locomotory mechanisms. Pt. 8. Functional requirements and body design in Chilopoda, together with a comparative account of their skeletomuscular systems and an appendix on the comparison between burrowing forces of annelids and chilopods and its bearing upon the evolution of the arthropodan haemocoel. J. Linn. Soc.* (*Zool.*) *46: 251—483*, с изменениями)

http://jurassic.ru/

CHILOPODA[C]

Представители Chilopoda имеют от 15 до 191 пары ног (всегда нечетное число). Губоногие многоножки хорошо знакомы даже неспециалистам. Они распространены по всему миру и встречаются как на равнинах, так и в горах. Они живут в почве и лесной подстилке, под камнями, бревнами и корой, в пещерах и во мху. Большинство ведет ночной образ жизни. Губоногие — хищники. Укусы некоторых из них ядовиты и для человека. Описано 2800 видов, которые распределяются по пяти крупным таксонам.

РАЗНООБРАЗИЕ CHILOPODA

Scutigeromorpha[O]. Длинные ноги и усики, хорошо развитые псевдофасетированные глаза (см. рис. 20.1, *В*). Иногда обитают в человеческих жилищах и рядом с ними, например повсеместно встречающаяся *муха-ловка Scutigera coleoptrata*, которую часто можно обнаружить на полу в ванной комнате. Пятнадцать пар ног. Движутся очень быстро, даже ловят мух. Дыхальца расположены дорсально на тергитах, что не характерно для всех других Tracheata. Хищники. К этой группе относятся самые ранние находки ископаемых губоногих многоножек, датируемые поздним силуром.

Lithobiomorpha[O] (камнелазы) (см. рис. 20.1, *Г*). Уплощенное тело одето плотными покровами. Обитают в укрытых местах — под камнями, в почве, под корой. *Lithobius* (*костянка*).

Geophilomorpha[O] (земляные многоножки). Длинные многоножки с нитевидным туловищем, приспособившиеся к обитанию в почве (см. рис. 20.1, *Б*). Количество ног 27—191 пара (больше, чем у кого-либо среди Chilopoda). Слепые. В отличие от прочих губоногих все тергиты одинаковой длины. *Dicellophilus*, *Stigmatogaster*.

Scolopendromorpha[O] (см. рис. 20.1, *А*). Крупные, обладают уплощенным массивным телом. Живут в трещинах, под камнями, под корой и бревнами, в почве. *Otocryptops*, *Scolopendra*.

Craterostigmomorpha[O]. Один надежно описанный вид — *Craterostigmus tasmanianus* из Тасмании, и один сомнительный вид из Новой Зеландии. Двадцать один тергит и 15 пар ног.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Самый крупный представитель губоногих *Scolopendra gigantea* достигает 30 см в длину. Другие тропические Chilopoda нередко превышают 20 см. Длина тела большинства североамериканских и европейских видов 3—6 см, а самых мелких — 1 см. Многоножки, обитающие в средних широтах, обычно красно-коричневые, а тропические формы, особенно из группы Scolopendromorpha, окрашены в красный, зеленый, желтый и синий цвет.

Голова, покрытая жестким, сильно склеротизованным **головным щитом**[3] (см. рис. 20.2, *А*), чаще всего уплощена, но у представителей Scutigeromorpha имеет сферическую форму. Усики могут быть длинными или короткими. Ротовой аппарат губоногих **тригнатический**, т.е. включает три пары челюстей — мандибулы, максиллы I и максиллы II (см. рис. 20.3). Максиллы II крупнее, чем максиллы I, и имеют когтевидные **телоподиты** (телоподитом называется подвижная часть

http://jurassic.ru/

конечности). Ротовая полость открывается наружу ртом, который спереди ограничен верхней губой, с боков — мандибулами, сзади — гипофаринксом и максиллами I (см. рис. 20.3)[4]. У многих Chilopoda по бокам головы часто располагаются рыхлые группы разрозненных омматидиев, однако среди них есть и слепые формы (например, представители Geophilomorpha). В то же время у Scutigeromorpha омматидии сближены и образуют псевдофасетированные глаза.

Придатки первого туловищного сегмента представляют собой увеличенные **ногочелюсти** (форципулы, ядовитые «зубы») (см. рис. 20.2, *А*, *В*). Эти образования встречается только у представителей Chilopoda. Ногочелюсти изогнуты и несут на конце заостренный зуб, на котором открываются протоки залегающей в телоподите ядовитой железы. Кокса ногочелюсти и стернит этого сегмента объединяются и образуют большую пластинку — **коксостернит**, которая прикрывает нижнюю поверхность головы[5] (см. рис. 20.2, *В*; 20.3).

Конечности последнего туловищного сегмента преобразованы в так называемые **анальные ножки**[6]. В отличие от прочих ног они не участвуют в локомоции. Анальные ножки часто сильно видоизменены — у одних видов они напоминают пару длинных антенн (см. рис. 20.1, *В*), а у других вместе образуют подобие хватательных щипцов (см. рис. 20.1, *А*). Используются анальные ножки как органы чувств или оружие нападения и защиты. Два последних туловищных сегмента являются соответственно прегенитальным и генитальным сегментами. Прегенитальный сегмент либо вообще лишен конечностей, либо несет две специализированные гоноподии. Самки Lithobiomorpha и Scutigeromorpha используют гоноподии для манипулирования отложенными яйцами. К генитальному сегменту сзади причленяется тельсон.

Все конечности губоногих, кроме ногочелюстей, анальных ножек и гоноподий, участвуют в локомоции. Они имеют сходное строение. Нога состоит из тазика (коксы), вертлуга, предбедра[7], бедра, голени и двух члеников лапки, заканчивающейся коготком (см. рис. 20.2, *Г*). Конечности причленяются по бокам тела. Тазик прочно соединен с плевральной мембраной (см. рис. 20.2, *Д*). Количество ног варьирует. Обычно каждый сегмент несет по паре ног (см. рис. 20.1), но есть и безногие сегменты.

Экзоскелет туловищного сегмента образован дорсальным тергитом, вентральным стернитом и двумя латеральными плевритами (см. рис. 20.2, *Г*, *Д*). Размеры и количество тергитов заметно варьируют у представителей разных таксонов. Это обусловлено тем, что разные губоногие характеризуются присущими только им особенностями локомоции. Туловищные сегменты и конечности Geophilomorpha, подобно кольчатым червям, гомономны, а тергиты одинаковы по длине — уникальная ситуация среди многоножек (см. рис. 20.1, *Б*). У представителей Scutigeromorpha, Lithobiomorpha и Craterostigmomorpha сегменты гетерономны: длинные тергиты чередуются с короткими (см. рис. 20.1, *Г*). У *Scutigera* длинные тергиты могут полностью покрывать короткие (см. рис. 20.1, *В*). У Scolopendromorpha гетерономность сегментов выражена слабо.

ЗАЩИТА

Хищников, питающихся исключительно губоногими, очень мало, однако эти многоножки нередко оказыва-

http://jurassic.ru/

ются случайной добычей некоторых птиц, кротов, грызунов, змей, муравьев, слизней и других Myriapoda. Укрытия, используемые губоногими, защищают их и от хищников, и от высыхания. По большей части представители рассматриваемого таксона (исключение составляют лишь Scutigeromorpha) — ночные животные. По ночам они выходят на поверхность в поисках пищи и новых убежищ. Scolopendromorpha вырывают в почве, под камнями или упавшими стволами деревьев сложную систему ходов, включающую специальную камеру, в которой в случае опасности животное может укрываться.

Ногочелюсти с их ядовитым секретом — не единственное защитное образование губоногих. Некоторые представители Scolopendromorpha могут больно ущипнуть своими анальными ножками. Для многих видов характерна аутотомия (в случае опасности животное отбрасывает одну или несколько ног), чаще всего, это бывают анальные ножки. Отброшенные конечности продолжают дергаться — считается, что это отвлекает хищника от убегающей многоножки. При следующей линьке взамен утраченных ног формируются новые. У многих Scolopendromorpha и Geophilomorpha на вентральной стороне каждого сегмента залегают защитные железы. Большинство губоногих имеет особые коксальные органы, залегающие в коксах задних ног. Их не следует путать с коксальными железами, которые представляют собой мешковидные нефридии. Функция коксальных органов неясна, но не исключено, что они играют защитную роль. Некоторые Lithobiomorpha выделяют клейкий секрет, продуцируемый железами, расположенными в анальных ножках. Chilopoda обычно неярко окрашены и сливаются с субстратом.

ЛОКОМОЦИЯ

Представители двух таксонов губоногих способны быстро передвигаться, фактически они могут бегать. Scolopendromorpha (см. рис. 20.1, *A*) имеют длинные, примерно одинаковые ноги, что соответственно увеличивает длину шага, а следовательно, и скорость движения. Однако представители Scutigeromorpha (см. рис. 20.1, *B*) бегают в три раза быстрее. Многие особенности их строения обусловлены приобретением способности к быстрому бегу. *Scutigera* способна развивать скорость 40 см/с, а возможно, и больше. Рабочее движение конечности у Scutigeromorpha совершается быстрее, чем возвратное, в то время как у Scolopendromorpha и рабочее, и возвратное движения занимают одинаковое время. Кроме того, длина ног у скутигер заметно увеличивается по направлению спереди назад, что позволяет задним ногам опираться на субстрат снаружи от передних. В результате ноги при движении «не мешают» друг другу. Задние ноги *Scutigera* в два раза длиннее самых передних ног.

Уменьшение латеральной ундуляции (волнообразного изгибания в горизонтальной плоскости) туловища при беге достигается либо за счет чередования длинных и коротких тергитов (Lithobiomorpha), либо за счет сохранения небольшого числа крупных, налегающих друг на друга тергитов (Scutigeromorpha). Наконец, у Scutigeromorpha дистальные концы ходных ног похожи на жгуты и образованы маленькими кольчатыми члениками. При беге многоножка опирается сразу на несколько дистальных члеников ноги, словно на ступню, что усиливает трение и соответственно исключает проскальзывание кончика

http://jurassic.ru/

ноги по поверхности субстрата при совершении рабочего движения.

В отличие от других губоногих представители Geophilomorpha приспособлены к роющему образу жизни в рыхлой почве (см. рис. 20.1, *Б*). Они проталкивают тело между частицами почвы не за счет движений ног, как это делают кивсяки (Diplopoda), а подобно дождевым червям — за счет вытягивания и сокращения тела. Например, одна многоножка из рода *Stigmatogaster* может растягиваться так, что длина ее тела увеличивается на 68 %. Мощное развитие продольных мышц стенки тела, эластичные плевральные участки покровов, увеличение количества сегментов и наличие маленьких склеритов между большими — все эти особенности организации способствуют растяжению и сокращению тела при рытье в грунте. Многоножка цепляется за стенку норки короткими ногами подобно тому, как это делает дождевой червь своими щетинками. Представители Geophilomorpha используют ноги для «ходьбы», но движения отдельных ног почти не перекрываются.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Практически все губоногие — хищники. Основную часть их рациона составляют мелкие членистоногие, но крупные представители Scolopendromorpha нередко употребляют в пищу позвоночных животных — лягушек, жаб, змей, ящериц, птиц и мышей. Некоторые губоногие (особенно представители Geophilomorpha) питаются дождевыми червями, улитками и нематодами. Для поиска добычи служат усики или (*Scutigera*) ноги и глаза, а для поимки, умерщвления или обездвиживания — ногочелюсти. Экспериментально было показано, что *Scolopendra* бросается на смазанный пищевым экстрактом стеклянный шарик, как только ощупает его усиками. *Lithobius*, утративший усики, прекращает питаться. При поимке добычи *Scutigera* использует свои длинные, гибкие, многочленистые лапки как лассо. Одна мухоловка может одновременно поймать несколько мух и, удерживая их разными ногами, убивать их одну за одной, кусая ногочелюстями.

Крупные тропические многоножки выглядят устрашающе, однако укусы большинства из них не смертельны ни для взрослых, ни, как правило, для детей. Они довольно болезненны, но не более чем укусы шершней или ос. Многоножки в своем большинстве просто не способны прокусить человеческую кожу. В старых работах содержатся сведения о гибели людей, укушенных многоножками, однако невозможно точно определить, о каких именно видах шла речь. Известно, что крупные *Scolopendra* на Соломоновых островах ежегодно являются причиной нескольких смертей. О составе яда многоножек известно мало. Показано, что яд *Scolopendra* содержит серотонин и гистамин.

Многоножка удерживает пойманную добычу максиллами II и ногочелюстями, а мандибулы и максиллы I участвуют в заглатывании. Некоторые губоногие жуют добычу, а другие высасывают ее содержимое с помощью мускулистой глотки. У ряда Geophilomorpha, имеющих небольшие зубчики на малоподвижных мандибулах, переваривание пищи может начинаться в ротовой полости.

Кишка представляет собой прямую трубку. До двух третей ее длины приходится на переднюю кишку (глотку и пищевод) (рис. 20.4), далее следуют

http://jurassic.ru/

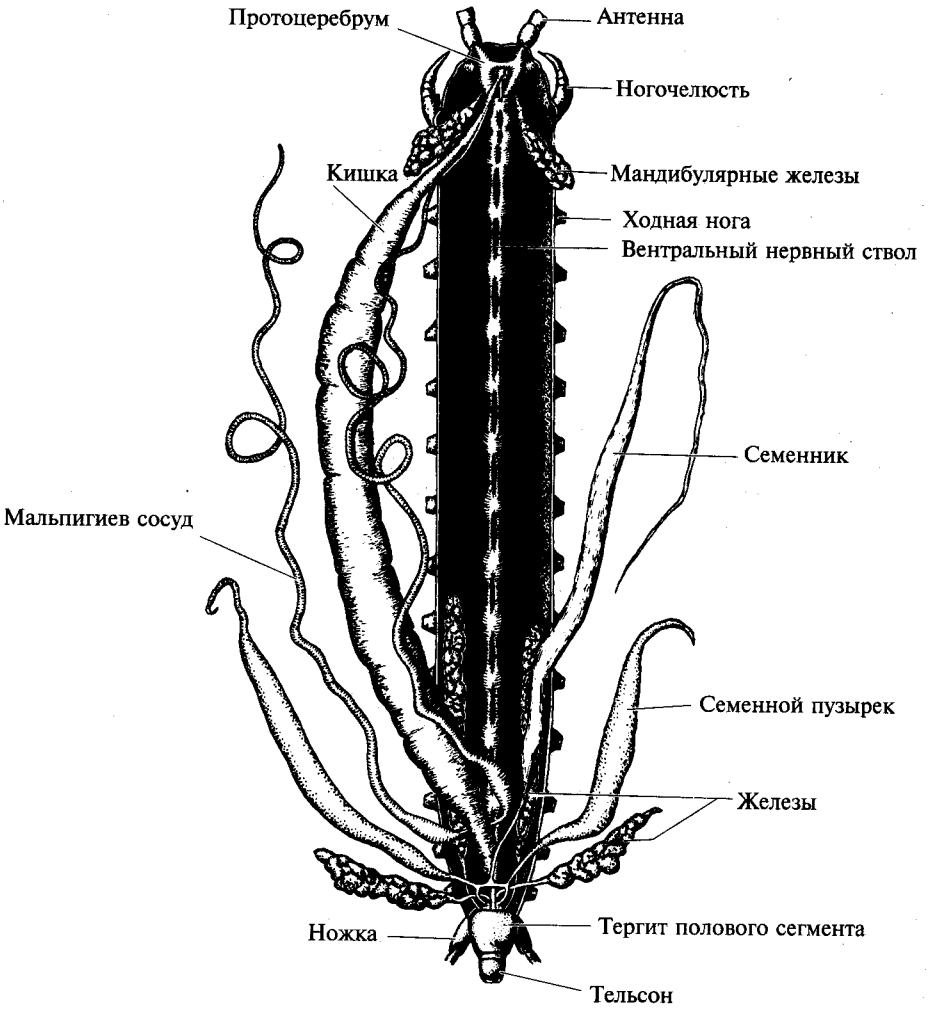


Рис. 20.4. Chilopoda.

Внутреннее строение *Lithobius* (из *Kaestner A. 1968. Invertebrate Zoology. Vol. II. Wiley-Interscience, New York*)

средняя кишка и короткая задняя кишка. Пищеварительные ферменты выделяются буккальными, мандибулярными, максиллярными (не путать с максиллярными железами — нефридиями ракообразных) и везикулярными железами, связанными с ротовой полостью и глоткой (см. рис. 20.3). Средняя кишка выделяет перитрофическую мембрану.

Газообмен осуществляется в трахеях. У всех губоногих, за исключением представителей Scutigeromorpha, трахеи доставляют кислород прямо к тканям, минуя кровь. Сегменты тела (также за исключением Scutigeromorpha), как правило, несут по два дыхальца. Последние расположены на плевральных мембранах около кокс (см. рис. 20.2, *Д*). Некоторые сегменты лишены ды-

http://jurassic.ru/

халец. Локализация таких сегментов в теле многоножек варьирует у представителей разных таксонов. Дыхальца открываются в атриум, выстланный кутикулярными волосками (трихомами). Последние, возможно, сокращают потерю влаги или удерживают частицы пыли (рис. 20.5). Трахеи отходят от основания атриума. В зависимости от таксона трахейная система может быть представлена продольными трубочками, сетью взаимосвязанных трубочек или трубочками, не связанными между собой. Трахеи оканчиваются в тканях тонкими, слепо замкнутыми трахеолами. Дыхальца губоногих не снабжены мышцами и не могут закрываться для снижения потерь влаги.

Scutigeromorpha заметно отличаются от других губоногих по строению трахейной системы. Возможно, это обусловлено тем, что они ведут более активный образ жизни и соответственно характеризуются более интенсивным обменом. Их трахейная система напоминает органы дыхания некоторых пауков. Не исключено, что трахейная система Scutigeromorpha сформировалась независимо от других Chilopoda. Во-первых, трахеи скутигер лишены спиральных хитиновых утолщений, и, во-вторых, они снабжают кислородом не ткани, а кровь. Кроме того, одиночные дыхальца расположены дорсально вдоль средней линии тела, у заднего края тергитов сегментов, несущих ходные ноги (см. рис. 20.1, *В*; 20.2, *Б*). Каждое дыхальце ведет в атриум, от которого отходят два больших пучка коротких трубчатых трахей, омываемых кровью перикардиального синуса. Кровь насыщается кислородом, проходя между трахеями непосредственно перед тем, как поступить в сердце.

Поскольку губоногие — наземные животные с проницаемыми покровами и не способны закрывать дыхальца, сохранение воды в организме является для них важнейшей проблемой. Мальпигиевы сосуды (см. рис. 20.4), основные органы экскреции, выделяют мочевую кислоту. У представителей Lithobiomorpha и Scutigeromorpha обнаружены два максиллярных нефридия, расположенных в сегментах максилл I и II и гомологичных мешковидным нефридиям ракообразных. И хотя они, скорее всего, участвуют в реализации экскреторной функции, экспериментального подтверждения это предположение пока не получило. Каждая железа (нефридий) открывается наружу двумя протоками на соответствующих сегментах. Это обстоятельство, возможно, указывает на то, что рассматриваемые органы возникли из парных мешковидных нефриди-

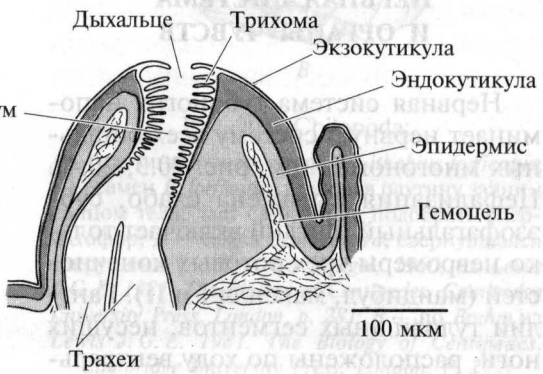


Рис. 20.5. Chilopoda. Продольный разрез через дыхальце *Lithobius forficatus* (из *Curry A. 1974. The spiracle structure and resistance to dessication of centipedes. In*: *Blower J. G.* (*Ed.*): *Myriapoda. Academic Press, London. P. 368*)

http://jurassic.ru/

ев, исходно принадлежавших двум максиллярным сегментам. Максиллярные нефридии не следует путать с настоящими максиллярными железами, секрет которых участвует в процессах пищеварения.

Полость тела представлена гемоцелем, поделенным двумя горизонтальными диафрагмами на перикардиальный, перивисцеральный и перивентральный синусы, подобно тому, как это имеет место у насекомых (см. рис. 16.7). Гемоцель заполнен кровью (гемолимфой). Сердце представляет собой длинную трубку, несущую остии. Оно проходит вдоль тела по спинной стороне (см. рис. 20.3). От его переднего конца отходят головная аорта и два сосуда, которые направляются вентрально и соединяются с большим, продольным супраневральным сосудом (см. рис. 20.3). Вправо и влево от сердца отходят парные сегментарные сосуды. В каждом сегменте залегают две крыловидные мышцы. Они поддерживают сердце и обеспечивают его сокращение. Кровь *Scutigera* содержит дыхательный пигмент, по спектру оптической плотности сходный с гемоцианином. Гемоцианин широко распространен у ракообразных, у трахейнодышащих это единственный пример его присутствия.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Нервная система губоногих напоминает нервную систему всех остальных многоножек (см. рис. 20.3; 20.4). Цефализация выражена слабо, субэзофагальный ганглий включает только невромеры трех ротовых конечностей (мандибул, максилл I и II). Ганглии туловищных сегментов, несущих ноги, расположены по ходу вентрального нервного ствола (см. рис. 20.4). Все Geophilomorpha и некоторые представители Scolopendromorpha и Lithobiomorpha лишены глаз. Остальные губоногие имеют латеральные омматидии. Как правило (исключение составляют Scutigeromorpha), омматидиев мало, они образуют рыхлые группы по бокам головы и никогда не соприкасаются. Медиальные глазки́ у губоногих отсутствуют. Большинство представителей Chilopoda ведут ночной образ жизни и, следовательно, имеют отрицательный фототаксис.

Scutigeromorpha — хищники, охотящиеся днем. Их омматидии собраны в псевдофасетированные глаза, напоминающие глаза насекомых, но, скорее всего, не гомологичны им. Компактные группы из тесно сближенных омматидиев (до 600 в группе) располагаются по бокам головы. Такой «глаз» *Scutigera* одет общей выпуклой роговичной оболочкой и внешне напоминает сложный глаз насекомых и раков. Однако нет никаких экспериментальных доказательств того, что псевдофасетированные глаза мухоловок, как, впрочем, и глаза других губоногих, могут воспринимать сложную информацию. Скорее всего, они просто регистрируют изменения освещенности и движение. Однако *Scutigera*, эффективно используя свои органы зрения, прекрасно справляется с ловлей самых подвижных насекомых.

У представителей Lithobiomorpha, Scutigeromorpha и Craterostigmomorpha на голове у оснований усиков расположена пара темешваровых органов. Темешваров орган представляет собой погруженный в толщу покровов кутикулярный диск, окруженный бороздкой. В центре на дне углубления расположена пора, к которой сходятся сенсорные дендриты. Эта структура долгое время считалась органом хемо-

http://jurassic.ru/

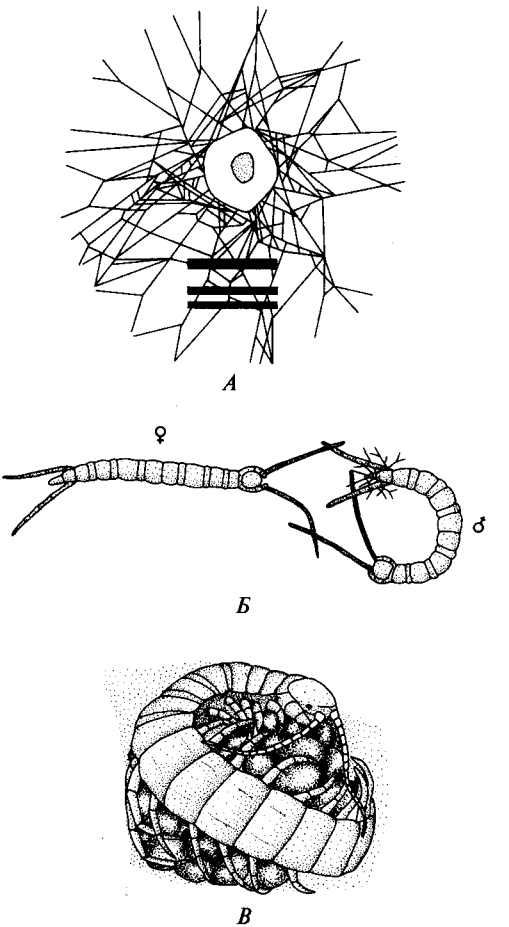
рецепции, однако недавно было показано, что темешваровы органы являются гигрорецепторами, т.е. определяют влажность воздуха. Гигрорецепция очень важна для наземных животных, зависящих от влажности окружающей среды.

Губоногие имеют разнообразные сенсорные образования на усиках, ротовых частях и т.д. Показано, что эти сенсиллы являются хемо-, механо- и терморецепторами. Длинные анальные ножки тоже могут использоваться как чувствительные придатки, в первую очередь представителями Lithobiomorpha и Scutigeromorpha (см. рис. 20.1, *В*).

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Самки имеют один трубчатый яичник, расположенный над кишкой. Яйцевод открывается в медиальный половой атриум, его наружное отверстие (гонопор) находится на вентральной поверхности генитального сегмента. В атриум открываются и два семяприемника. У самцов над кишкой располагается один или большее количество семенников (см. рис. 20.4). Семенники связаны с двумя семяпроводами, открывающимися общим гонопором на брюшной поверхности генитального сегмента. У Scutigeromorpha, Lithobiomorpha и Geophilomorpha половой сегмент как самцов, так и самок несет гоноподии — видоизмененные конечности, участвующие в процессах размножения (см. примеч. 6. — *Примеч. ред.*).

Для губоногих, как и для всех прочих многоножек, характерен непрямой перенос спермы. Как правило (исключение и в этом случае составляют представители Scutigeromorpha), самец, имеющий на половом сегменте прядильный орган, плетет из шелковистых нитей небольшую паутинную сеточку (рис. 20.6, *А*). На эту паутинку он помещает сперматофор, достигающий нескольких миллиметров в диаметре. Самка подхватывает сперматофор и помещает его в свое половое отверстие. Для переноса сперматофо-



А

Б

В

Рис. 20.6. Chilopoda:

А — паутина и сперматофор *Lithobius forficatus*; *Б* — самец *L. forficatus*, прикрыв паутину задним концом тела, дает самке знак подобрать сперматофор; *В* — самка *Scolopendra*, свернувшаяся вокруг яиц (*А*, *Б* — по *Klingel, 1960*, из *Lewis J. G. E. 1981. The Biology of Centipedes. Cambridge University Press, London, p. 281*; *В* — по *Brehm* из *Lewis J. G. E. 1981. The Biology of Centipedes. Cambridge University Press, London. P. 272*)

http://jurassic.ru/

ра представители обоих полов используют гоноподии.

У многих Chilopoda имеет место ухаживание, детали которого различаются в зависимости от видовой принадлежности конкретных форм. Камнелазы (Lithobiomorpha), используя задние коксальные органы, выделяют содержащий фенолы феромон, который привлекает особей того же вида, причем феромоны, продуцируемые самцами и самками, несколько различаются. Обычно самец формирует сперматофор только после встречи с самкой. Иногда половые партнеры ходят по кругу, ощупывают задние концы тела друг друга. «Хоровод» продолжается до тех пор, пока самец не сплетет паутину и не отложит на нее сперматофор, что может занимать почти час. После этого самец подает самке какой-нибудь знак. Например, у многоножек рода *Lithobius* он прикрывает паутинку со сперматофором анальными ножками и одновременно поглаживает усики самки своими усиками (рис. 20.6, *Б*). Самка в ответ заползает на паутинку и подбирает сперматофор.

Представители Scolopendromorpha и Geophilomorpha откладывают до 15 яиц одновременно. Самка помещает яйца в норку в почве или разложившейся древесине, сворачивается вокруг них клубком и охраняет до тех пор, пока не вылупится молодь (рис. 20.6, *В*). Самки представителей Lithobiomorpha и Scutigeromorpha некоторое время носят яйца между гоноподиями, а затем откладывают их в почву по одному.

Для Scolopendromorpha и Geophilomorpha характерно прямое (эпиморфное) развитие. Покидающая яйца молодь уже обладает полным набором сегментов. Развитие представителей Lithobiomorpha и Scutigeromorpha непрямое (анаморфное), вылупившиеся многоножки имеют меньшее число сегментов, нежели взрослое животное. Например, только что вышедшая из яйца мухоловка *Scutigera* имеет четыре пары ног. За последующие шесть линек она проходит стадии с 5, 7, 9, 11 и 13 парами ног и, наконец, становится взрослой особью с 15 парами ног. Представители Craterostigmomorpha, вылупившись, имеют все ноги, кроме последней пары. Продолжительность жизни большинства многоножек составляет 4—6 и более лет.

Филогенетическая система Chilopoda

- Chilopoda
  - Scutigeromorpha
  - Pleurostigmomorpha
  - Epimorpha *sensu lato*
    - Craterostigmomorpha
    - Epimorpha *sensu stricto*
      - Scolopendromorpha
      - Geophilomorpha
    - Lithobiomorpha

SYMPHYLA[C]

Symphyla — маленькая группа, включающая около 160 видов. Симфилы обитают во влажной почве и лесной подстилке по всему миру. Из-за высокой проницаемости кутикулы они могут обитать только в очень влажных местах.

Симфилы — мелкие (1—8 мм), белые, слабо склеротизованные многоножки, внешне напоминающие губоногих длинным телом и большим количеством сегментов (рис. 20.7, *А*). Кроме того, у симфил есть ряд общих признаков с насекомыми, хотя это сходство может быть результатом конвергенции. Усики расположены по бокам головы (рис. 20.7, *Б*). Как и Chilopoda, симфилы — тригнатические организмы, т.е. имеют три пары основных ротовых конечностей. Сла-

http://jurassic.ru/

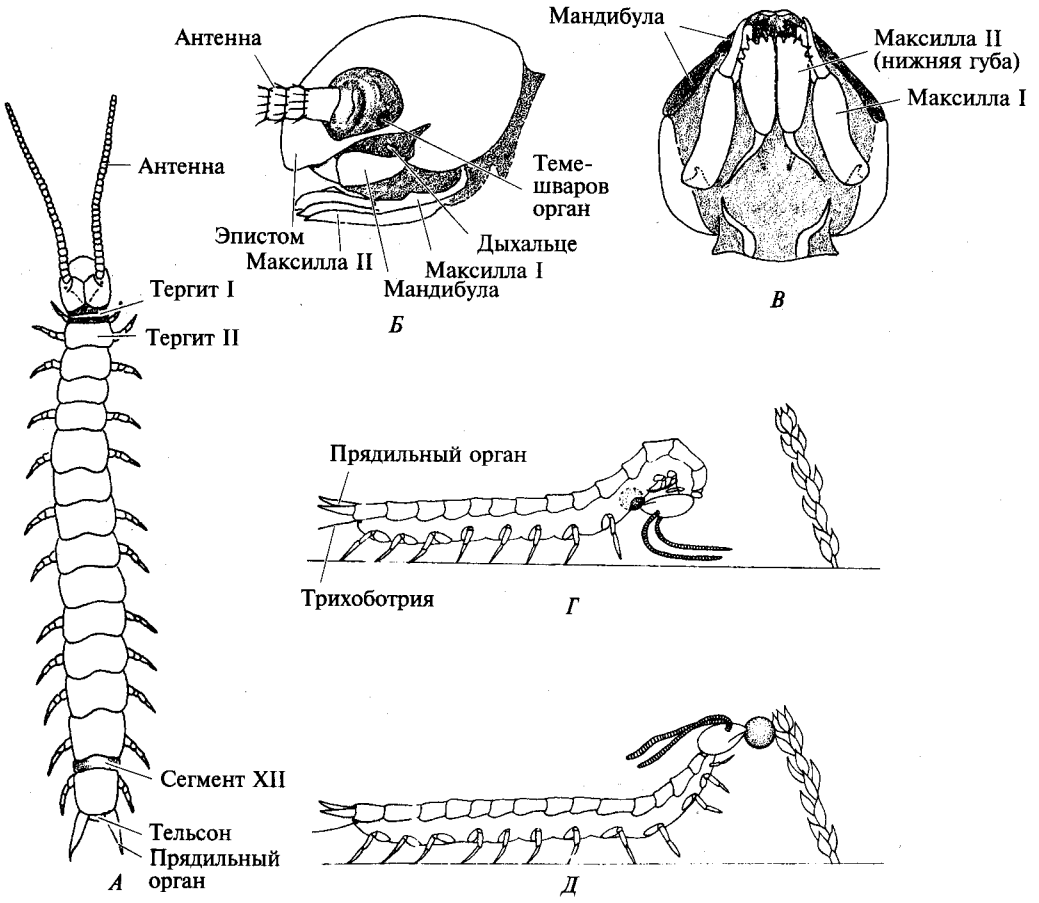


Рис. 20.7. Symphyla:

А — *Scutigerella immaculata*, вид со спинной стороны; *Б* — голова *Hanseniella*, вид сбоку; *В* — голова *S. immaculata*, вид с брюшной стороны; *Г*, *Д* — самка *Scutigerella* ротовыми частями вынимает яйцо из полового отверстия и прикрепляет его к растению мха. В процессе переноса яйцо смазывается спермой, запасенной в буккальных мешочках (*А*—*В* — по *Snodgrass, 1952*; *Г*, *Д* — по *Juberthie-Jupeau*)

бые, двухчлениковые мандибулы прикрыты с брюшной стороны парой длинных максилл I. Максиллы II сливаются и образуют нижнюю губу (лабиум) (рис. 20.7, *В*). Она напоминает нижнюю губу насекомых, но, скорее всего, эти сходные структуры у симфил и насекомых возникли в результате конвергентного развития. Ротовые части отграничивают ротовую полость. Глаза отсутствуют. У основания каждого усика располагается хорошо развитый темешваров орган (рис. 20.7, *Б*).

Туловище симфил состоит из 14 сегментов, покрытых 15—24 тергитами. Считается, что появление дополнительных тергитов повышает гибкость их тела. Это особенно важно для организмов, передвигающихся в узких пространствах. Туловищные сегменты I—XII несут ходные ноги, на XIII сегменте находится пара прядильных ор-

http://jurassic.ru/

ганов, а XIV сегмент несет пару трихоботрий (рис. 20.7, *Г*). Паутинные железы открываются наружу порами на прядильных органах. Некоторые исследователи считают, что последние гомологичны церкам насекомых. Туловище заканчивается маленьким овальным тельсоном (см. рис. 20.7, *А*). У основания большинства ног на поверхности тела располагаются (по одному на каждую конечность) способные выворачиваться наружу **коксальные мешки** и небольшие придатки, называемые **стилусами**. Очень сходные структуры имеются и у примитивных Hexapoda. Коксальные мешки поглощают влагу и, возможно, участвуют в дыхании. Функции стилусов неизвестны, хотя некоторые исследователи относят их к сенсорным структурам. Симфилы очень чувствительны к недостатку влаги и часто погибают от обезвоживания.

Особенности строения туловища, в первую очередь наличие дополнительных тергитов, позволяющих животному легко изгибаться в дорсовентральном направлении, несомненно, обусловлены характером локомоции симфил. Многие представители этой группы очень быстро бегают и способны ловко поворачиваться, изгибаться и извиваться, перемещаясь между частицами почвы. Видимо, это позволяет им спасаться от хищников. *Scutigerella* питается корнями растений и может наносить серьезный ущерб овощам и цветам, особенно в парниках. Она широко распространилась по миру за счет случайных заносов с тепличной почвой.

Главными органами выделения являются два мальпигиевых сосуда. Имеются одна или две пары мешковидных нефридиев, расположенных в первом и втором максиллярных сегментах. Их называют максиллярными нефридиями. Сердце представляет собой трубку, протянувшуюся вдоль спинной стороны тела в VI—XII туловищных сегментах. Имеется только одна пара остий. Единственная пара трахей открывается двумя дыхальцами, которые занимают необычное положение — по бокам головы (рис. 20.7, *Б*). Трахеи «обслуживают» только голову и первые три туловищные сегмента. Трахеи, приуроченные к последующим сегментам, возможно, имелись у предков симфил, но были утрачены в процессе эволюции. Глаз у симфил нет и, следовательно, оптические доли протоцеребрума находятся в зачаточном состоянии, однако протоцеребрум иннервирует темешваровы органы. Цефализация выражена слабо. Подглоточный ганглий состоит только из ганглиев трех пар ротовых конечностей. По ходу брюшного нервного ствола расположены двенадцать пар сегментарных ганглиев, по одной паре на каждую пару ног.

Симфилы раздельнополы. Перенос спермы непрямой, самцы формируют сперматофоры. Оплодотворение наружное. Непарное половое отверстие расположено медиально на нижней стороне IV туловищного сегмента. Половое поведение *Scutigerella* исключительно своеобразно. Самец откладывает 150—450 сперматофоров, каждый из которых располагается на конце особого стебелька. Обнаружив сперматофор, самка откусывает его от стебелька и помещает сперму в два семяприемника, которые связаны с ротовой полостью. Позднее самка выделяет яйцо из гонопора, расположенного на четвертом туловищном сегменте, и приклеивает его к гаметофиту мха, лишайнику или иному субстрату, а затем оплодотворяет его спермой из семяприемников (рис. 20.7, *Г, Д*). Яйца обычно откладываются группами по

http://jurassic.ru/

8—12 штук. У симфил часто встречается партеногенез. Роль паутинных желез и прядильных органов в размножении неясна. Развитие непрямое. Вылупившаяся из яиц молодь имеет только 6 или 7 пар ног. С каждой линькой прибавляется новая пара конечностей. *Scutigerella immaculata* живет четыре года и все это время постоянно линяет.

DIPLOPODA[C]

Представителей таксона Diplopoda (двупарноногие) часто называют кивсяками. Это самые «многоногие» из многоножек: число ног у представителей некоторых видов достигает 710. Кивсяки — скрытные, ночные животные, питающиеся разлагающимися растительными остатками. Избегая света, они обитают в почве и лесной подстилке, под камнями и поваленными бревнами, в трещинах коры. Многие кивсяки встречаются в пещерах. Длина тела варьирует от 2 мм до 30 см. Описано примерно 10000 видов двупарноногих, однако, по оценкам специалистов, еще около 70000 видов ждут описания. Представители Diplopoda распространены повсеместно, но особенно многочисленны в тропиках.

РАЗНООБРАЗИЕ DIPLOPODA

Penicillata[SO] (Polyxenida). Очень мелкие (менее 4 мм) многоножки. Их несколько необычный внешний вид определяется присутствием на боках и на заднем конце тела характерных пучков зазубренных щетинок. Это самые примитивные двупарноногие, организация которых наиболее полно соответствует исходному плану строения предковых форм. В отличие от прочих Diplopoda, кутикула не пропитана известью, она мягкая и гибкая. На голове имеются трихоботрии (эти структуры отсутствуют у других Diplopoda, но имеются у Symphyla и Pauropoda). Защитные железы отсутствуют (у представителей всех остальных крупных таксонов Diplopoda защитные железы имеются, по крайней мере у отдельных видов). Перенос спермы непрямой, самец откладывает сперматофоры на шелковистую паутинку. *Polyxenus.*

Pentazonia[SO]**.** Непохожи на других двупарноногих, внешне больше всего напоминают мокриц. Ноги плохо заметны. Тело короткое, сильно выпуклое. Способны сворачиваться в шар, при этом уязвимая брюшная сторона оказывается полностью прикрытой сильно склеротизованными тергитами. Такой шарик недоступен для большинства хищников. Телоподиты последней пары ног самцов увеличены и используются для удержания вульвы самки при переносе спермы. *Glomeris.*

Colobognatha[SO]**.** Медленно передвигающиеся, червеобразные многоножки. Напоминают представителей Juliformia, но, как правило, мельче (3—50 мм). Выпуклое тело, короткие ноги. Заостренная, суженная голова. Ротовые конечности сильно редуцированы. По-видимому, питаются разлагающейся растительностью, всасывая в нее похожие на стилеты мандибулы и высасывая содержимое. Самки, а иногда и самцы проявляют заботу о потомстве, обвиваясь вокруг отложенных яиц. *Polyzonium.*

Nematophora[SO]**.** Цилиндрическое тело, которое может выглядеть уплощенным, если хорошо развиты паранотумы. Три щетинки, расположенные дорсально по заднему краю

http://jurassic.ru/

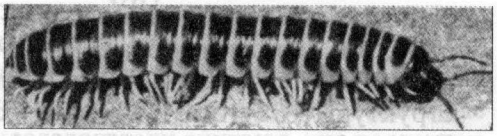


Рис. 20.8. Diplopoda. *Sigmoria* (Merochaeta, Polydesmida) (фотография любезно предоставлена Betty M. Barnes)

тельсона, представляют собой прядильные органы. Мандибула несет молярный отросток с сильно развитым задним зубчиком, что не наблюдается у других Diplopoda. *Chordeuma.*

Merochaeta[SO] (Polydesmida, или многосвязы). Распространены повсеместно. Благодаря хорошо развитым паранотумам многоножки кажутся уплощенными (рис. 20.8; см. 20.10, *B*). Длина 3—130 мм. У большинства видов 20 диплосегментов. *Apheloria*, *Polydesmus*, *Sigmoria.*

Juliformia[SO]**.** Самые «обычные» двупарноногие многоножки, хорошо знакомые даже неспециалистам. Тело цилиндрическое, часто червеобразное, гладкое, блестящее. Самые крупные из двупарноногих: некоторые виды достигают 30 см в длину. Шейный сегмент увеличен и отчасти прикрывает головную капсулу и переднюю часть туловища, что облегчает движение в почве. Секрет защитных желез содержит бензохиноны — уникальный случай среди многоножек, хотя у других членистоногих эти вещества встречаются довольно часто. *Cylindroiulus*, *Narceus.*

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Экзоскелет большинства двупарноногих сильно пропитан известью. Тело длинное, цилиндрическое (рис. 20.9), но у многих форм выглядит уплощенным из-за выступающих **паранотумов** — боковых выростов тергитов (рис. 20.10, *B*). Как и у других многоножек, тело подразделяется на голову и членистое туловище. Голова обычно выпуклая сверху и уплощенная снизу (рис. 20.9). На голове находятся темешваровы органы, а у некоторых видов — еще

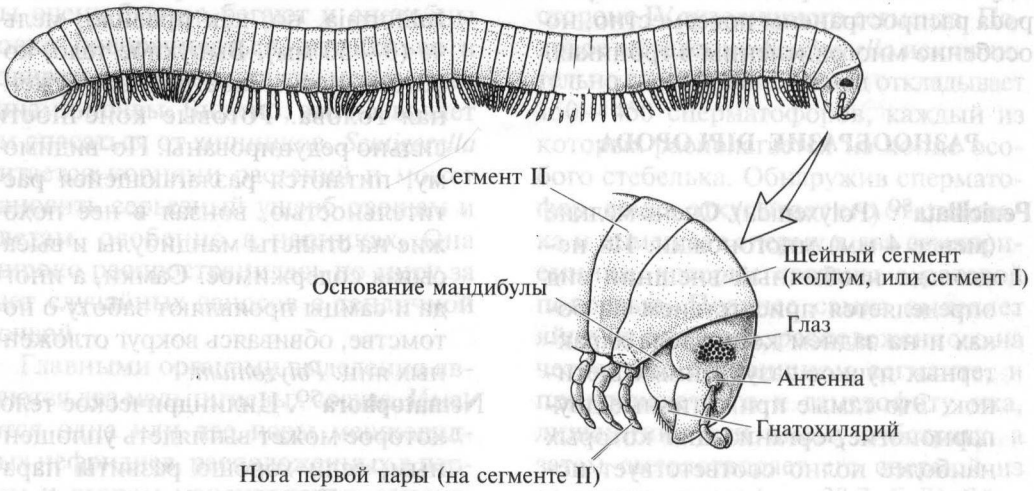


Рис. 20.9. Diplopoda. Представитель Juliformia

http://jurassic.ru/

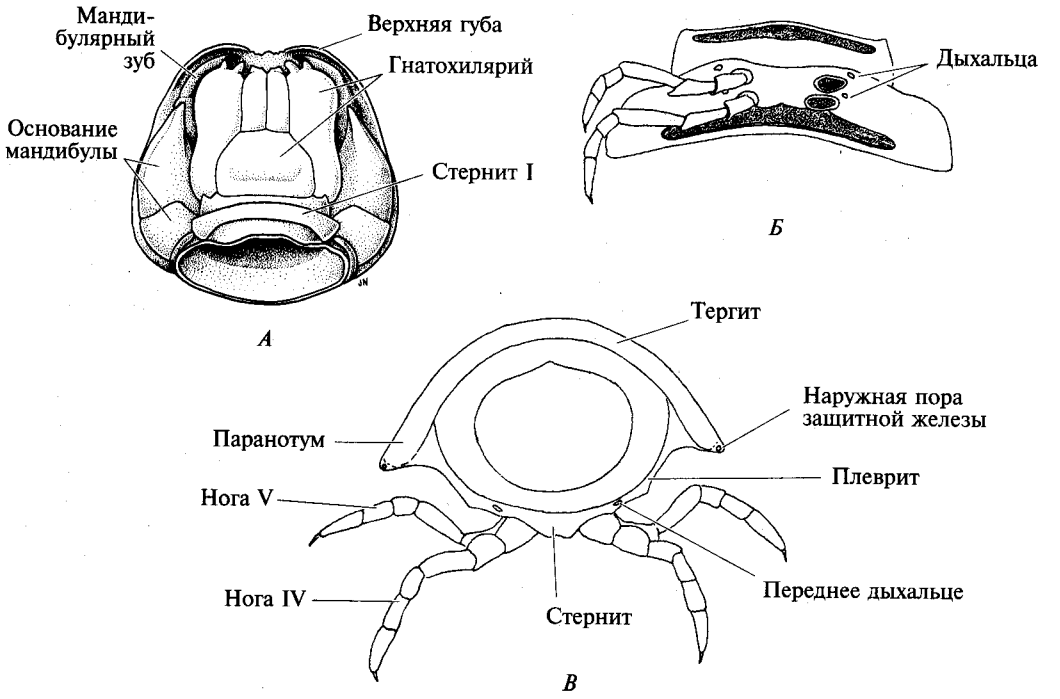


Рис. 20.10. Diplopoda:

А — голова *Habrostrepus* (Juliformia), вид с вентральной стороны; *Б* — диплосегмент *Apheloria* (Merochaeta), вид с вентральной стороны; *В* — двойной сегмент *Apheloria*, поперечный срез (по *Snodgrass, 1952*)

и две латеральные группы омматидиев. Каждая группа включает от 4 до 90 слабо развитых глазков. Омматидии расположены очень рыхло и не образуют плотных скоплений. Короткие усики всегда состоят из восьми члеников, на конце последнего находятся четыре больших хеморецепторных конуса.

Представители таксона Dignatha, куда относятся кивсяки и пауроподы, имеют две основные ротовые части, а не три, как остальные представители Tracheata. У Diplopoda это мандибулы и **гнатохилярий** (рис. 20.10, *А*). Мнения специалистов относительно путей редукции ротовых частей Dignatha расходятся. Некоторые полагают, что гнатохилярий представляет собой слившиеся максиллы I, а максиллы II полностью редуцированы. Другие считают, что гнатохилярий — продукт слияния максилл I и максилл II. Тот факт, что гнатохилярий иннервируется только одной парой нервов, говорит в пользу первой гипотезы[8]. В любом случае, гнатохилярий диплопод — единая структура, правая и левая части которой плотно слились (см. рис. 20.9; 20.10, *А*). Это широкая уплощенная пластинка, прикрепленная к нижней поверхности головы сзади. Гнатохилярий образует дно и заднюю стенку ротовой полости. Он выполняет также и сенсорную функцию: на нем находятся дистальные чувствительные щупики и шесть коротких апикальных зубчиков, покрытых хеморецепторными сенсиллами. Склеротизованные мандибулы, состоящие из двух члени-

http://jurassic.ru/

ков, служат для измельчения пищи (рис. 20.10, *А*). Их медиальные края несут зубцы и «терку», а тяжелые выпуклые основания прикрывают края головы (рис. 20.11).

Снаружи хорошо видно, что туловище отчетливо метамерно и состоит из кутикулярных **колец**, напоминающих сегменты. На самом деле большая часть колец представляет собой **диплосегменты** — результат слияния двух сегментов. Диплосегменты, как правило, несут по две пары ног (отсюда название Diplopoda) и по две пары дыхалец (см. рис. 20.10, *Б*, *В*). Подобная «удвоенная» организация прослеживается и во внутреннем строении: на диплосегмент приходятся две пары ганглиев и две пары остий. Первое кольцо, так называемый **шейный сегмент**, не является диплосегментом и не несет ног[9]. Увеличенный тергит шейного сегмента образует большой «воротничок» за головой (см. рис. 20.9). Кольца 2, 3 и 4 несут по одной паре конечностей, ганглиев, остий и дыхалец. Они, видимо, также не являются диплосегментами. Ноги двупарноногих имеют типичное для многоножек строение. У представителей большинства групп одна или обе пары ног на седьмом кольце представляют собой гоноподии, принимающие участие в переносе спермы от самца к самке. Тело оканчивается тельсоном, на котором находится расположенный вентрально анус. Несколько последних колец не несут конечностей.

Экзоскелет каждого кольца образован типичными склеритами (см. рис. 20.10, *В*). Примитивные представители Diplopoda еще сохраняют четко выраженные тергит, стернит и два плеврита. У Merochaeta и Juliformia склериты слились. У Juliformia при этом формируется почти правильный цилиндр.

Покровы большинства двупарноногих, особенно тергиты, очень твердые и, как у многих ракообразных, в них откладываются соли кальция. Поверхность тела чаще всего гладкая, но иногда тергиты несут гребни, туберкулы, шипы или отдельные щетинки. Мелкие, обладающие мягким телом представители группы Penicillata несут по бокам тела хорошо развитые пучки щетинок (см. рис. 20.8).

Размеры двупарноногих сильно варьирует. Таксон Penicillata включает мелкие формы, некоторые из них

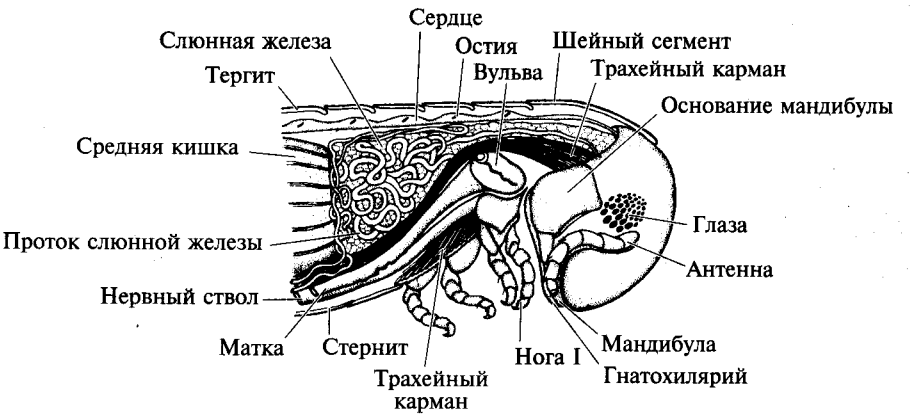


Рис. 20.11. Diplopoda. *Narceus* (Juliformia), голова и первые туловищные сегменты, вид сбоку (по *Buck and Keister, 1950*)

http://jurassic.ru/

(*Polyxenus*) не превышают 2 мм в длину. Самые крупные кивсяки относятся к таксону Spirostreptidae (Juliformia): они достигают 30 см.

ЛОКОМОЦИЯ

Многие Diplopoda при движении напоминают «бульдозеры». Они медленно ползут по поверхности грунта или, что бывает чаще, протискиваются между его частицами. Рабочие движения конечностей, расположенных по разным сторонам тела, совпадают, что отличает движение двупарноногих от движения Chilopoda и большинства других членистоногих, у которых движения конечностей одной пары справа и слева чередуются. «Медленно, но верно» — так можно охарактеризовать их двигательную активность. Двупарноногие успешно перемещаются в почве и в лесной подстилке исключительно за счет мощных движений ног. Появление диплосегментов, вероятно, можно рассматривать как приспособление, позволяющее генерировать максимальное усилие при отталкивании конечности от субстрата. Направленные назад рабочие движения конечностей осуществляются последовательно в виде волны, пробегающей вдоль всего тела, и длятся дольше, чем возвратные движения. Таким образом, в любой момент времени с субстратом соприкасаются больше ног, чем находятся в это время в воздухе. Число ног, задействованных в одной волне, пропорционально усилию, необходимому для эффективного толчка. Например, когда животное быстро перемещается по открытой поверхности, волну могут составлять 12 или менее ног, но когда животное протискивается между частицами грунта, одна волна может включать 52 ноги (некоторые Juliformia).

Локомоция и механизм толчка тесно связаны с формой тела животного. Выделяют пять экоморфотипов, в какой-то мере соответствующих основным таксонам Diplopoda.

1. «Бульдозеры». Движение, сопровождающееся расталкиванием грунта головой, более всего характерно для представителей Juliformia (см. рис. 20.9), которые роются в относительно плотной почве и лесной подстилке. С подобным образом жизни хорошо коррелирует внешняя морфология животных: многоножки, принадлежащие к этой группе, имеют гладкие, слившиеся, лишенные выступов цилиндрические сегменты. Ноги расположены близко к срединной линии тела.

2. «Вклинивающиеся» формы (Merocheata: Polydesmida). Эти сильные животные расслаивают субстрат плоской спинной поверхностью. Так они расширяют узкие пространства между пластами субстрата, например между листьями или под отслаивающейся корой. Боковые выросты (паранотумы) увеличивают площадь поверхности, осуществляющую толчок (см. рис. 20.8; 20.10, *B*). Кроме того, они отграничивают и защищают пространство, необходимое для свободной работы ног, которые в этом случае расположены ближе к бокам тела. Сначала многоножка протискивает в щелку суженный передний конец, а затем мощным толчком ног заталкивает туда все тело целиком. При этом слои субстрата расходятся и объем щели увеличивается. Такой способ проникновения в изначально небольшие полости напоминает процесс забивания клиньев.

3. «Бурильщики» (Colobognatha). Эти многоножки напоминают «вклинивающиеся» виды, но приспособлены к движению в субстратах, образованных мелкими минеральными или органиче-

http://jurassic.ru/

скими частицами неправильной формы. Они не расслаивают субстрат, а расталкивают его частицы. Тело таких многоножек сужено к переднему концу. За счет толчка ногами маленькая голова и передние узкие кольца проникают в промежуток между частицами. Более крупные задние кольца подтягиваются вперед, телескопически надвигаясь на передние. Затем, используя конечности, многоножка сначала закрепляется в субстрате, а потом проталкивает передний конец тела еще дальше.

4. «Сворачивающиеся» формы (Pentazonia). Движутся почти так же, как «бульдозеры», но в отличие от последних могут сворачиваться в шар, подобно мокрицам, что служит им защитой от хищников и высыхания.

5. «Подкорники» (Penicillata: Polyxenida). Тело этих мелких (менее 4 мм в длину) плоских многоножек состоит из 11—13 сегментов, их кутикула мягкая, слабо обызвествленная.

В отличие от прочих двупарноногих «подкорники» не приспособлены к роющему образу жизни и населяют уже существующие пространства под корой деревьев.

Некоторые представители Nematophora удивительно хорошо лазают по камням и могут забираться вверх даже по очень гладким поверхностям. Самые проворные двупарноногие относятся именно к этой группе. Они хищники и мусорщики. Способность быстро и много двигаться необходима и для успешной охоты, и для перемещения на большие расстояния в поисках животных остатков.

За исключением представителей Penicillata, все двупарноногие способны сворачиваться в плотную плоскую спираль, а некоторые — в шар. В основе этого лежит разная длина склеритов экзоскелета: их стерниты короче тергитов.

ЗАЩИТА

Двупарноногими многоножками питаются некоторые беспозвоночные, например муравьи, пауки, клопы-хищницы, паразитические клещи и светляки. Изредка кивсяки служат добычей позвоночным, таким, как жабы, ящерицы, грызуны, мангусты и птицы. Как правило, двупарноногим не хватает скорости, чтобы скрыться от врагов, поэтому естественный отбор снабдил их иными защитными приспособлениями. Неброская криптическая окраска снижает вероятность обнаружения хищником. Плотная кутикула защищает тело сверху и сбоку. Благодаря гладкой поверхности тела многоножки выскальзывают из лап хищников. Представители Polydesmida и Juliformia, для которых характерно длинное тело, состоящее из множества сегментов, защищают уязвимую брюшную поверхность, сворачиваясь в спираль, а представители Pentazonia и некоторые другие двупарноногие сворачиваются в шарик. Некоторые тропические Pentazonia в свернувшемся состоянии превышают по диаметру шарик для игры в настольный теннис. Мангусты научились разбивать такие живые «шарики», с силой бросая их о камни, чтобы потом съесть содержимое. В отличие от губоногих двупарноногие не кусаются.

У представителей всех таксонов Diplopoda, кроме Penicillata, имеются защитные железы. Обычно на диплосегмент приходится одна пара таких желез. Они открываются по бокам тергитов или, у представителей Merochaeta, по краям паранотумов (см. рис. 20.10, *В*). Каждая железа состоит из большого секреторного мешка и его протока, открывающегося наружной порой. Состав секрета варьирует в зависимости от вида. Он может

http://jurassic.ru/

содержать альдегиды, хиноны, фенолы, йод, хлор и синильную кислоту. Последняя образуется по мере необходимости за счет смешения нетоксичного вещества-предшественника с особым ферментом. Синильная кислота имеет характерный запах горького миндаля. Она токсична для беспозвоночных и отпугивает мелких позвоночных.

Едкие выделения некоторых крупных тропических многоножек могут вызывать нарывы на коже человека. Таким же действием обладает секрет *Narceus americanus*, широко распространенной североамериканской многоножки из группы Juliformia. Обычно защитные секреты выделяются многоножками довольно медленно, однако крупные тропические Juliformia могут выбрасывать струю жидкости на расстояние до 30 см. Местное население Малайзии использует их яд при изготовлении отравленных наконечников стрел.

Наибольший интерес представляют секреторные продукты европейской многоножки *Glomeris marginata* (Pentazonia). Она выделяет своеобразный «коктейль», куда входит вещество, блокирующее пищевую активность хищника, а также компонент, сходный с некоторыми успокоительными средствами. Будучи опрысканным таким «коктейлем», хищник (чаще всего, паук-волк) теряет интерес к добыче и засыпает на несколько дней.

Большинство представителей Diplopoda окрашены в черный или коричневый цвета, однако для некоторых характерна яркая расцветка с отчетливым металлическим отблеском. Многоножки могут быть оранжевыми, красными, желтыми, синими или зелеными. Бросающаяся в глаза яркая окраска предупреждает о том, что ее носитель опасен, например ядовит. Потенциальные хищники быстро научаются распознавать и избегать таких животных. **Апосематическая (отпугивающая) окраска**[10] широко распространена в природе — достаточно назвать пчел, бабочек, голожаберных моллюсков, тропических лягушек, змею королевский аспид. Многочисленные примеры отпугивающей окраски встречаются и среди Diplopoda. Одна калифорнийская многоножка способна светиться. Возможно, для ночного животного биолюминесценция играет роль апосематической окраски.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Большинство двупарноногих многоножек питается преимущественно или исключительно гниющими растительными остатками. Очень немногие используют живые растения. Выделения слюнных желез смачивают пищу, мандибулы перетирают или скоблят ее. У тропических многоножек из группы Siphonophoridae (Colobognatha) верхняя губа и гнатохилярий превратились в длинный «клюв», служащий для питания растительными соками. Некоторые представители Nematophora, обитающие на камнях, перешли к хищничеству или стали всеядными. Такие хищные двупарноногие довольно проворны. Они питаются сенокосцами, насекомыми, дождевыми червями и даже некоторыми губоногими. Поедая добычу, хищник удерживает ее передними ногами.

В большинстве лесных экосистем разложение растительных остатков осуществляется преимущественно дождевыми червями, но важный вклад в этот процесс вносят и двупарноногие. До 90 % поедаемого двупарноногой многоножкой детрита выводится наружу в виде фекалий. Обработка, ко-

http://jurassic.ru/

торой подвергаются растительные остатки во время прохождения по кишечнику многоножки, облегчает последующую ассимиляцию содержащейся в ней органической составляющей микроорганизмами. Двупарноногие обычно перерабатывают около 10 % листового опада, но эта цифра может достигать 25 %, если в лесной экосистеме нет дождевых червей. Копрофагия (поедание фекалий), которую можно рассматривать как механизм, позволяющий дополнительно извлекать питательные вещества из пищи, повторно пропускаемой через пищеварительную систему, также весьма обычна среди Diplopoda. Есть виды, например *Apheloria montana*, которые погибают, если не давать им поедать собственные экскременты. Некоторые Diplopoda заглатывают почву подобно дождевым червям и извлекают питательные вещества из содержащейся в ней органики.

Кишка представляет собой прямую трубку. Лучше всего развита средняя кишка. Слюнные железы открываются в ротовую полость. Переваривание и абсорбция протекают в средней кишке, которая, как у насекомых и ракообразных, выделяет обволакивающую пищу перитрофическую мембрану. Средняя кишка снаружи покрыта слоем ткани (иногда ее называют «печенью»), напоминающей хлорагогенную ткань кольчатых червей. В ее клетках запасается гликоген. Возможно, она играет роль также почки накопления, аккумулирующей в себе токсины. В жировом теле, локализованном в гемоцеле, откладываются гликоген, липиды, белки и мочевая кислота.

Газообмен осуществляется исключительно через трахеи. Каждый диплосегмент несет две пары дыхалец. Они расположены на стернитах (см. рис. 20.10, *Б*, *В*), что довольно необычно. Дыхальце открывается во внутренний атриум, от которого отходит пучок неветвящихся трахей, пронизывающих ткани. Атриумы представляют собой полые, жесткие аподемы, которые служат также местом прикрепления мышц. Дыхальца подавляющего большинства двупарноногих не способны закрываться. Исключение составляет лишь род *Glomeris*, у представителей которого дыхальца могут замыкаться.

Трубчатое сердце (см. рис. 20.11) залегает дорсально. Гемоцель подразделен на перикардиальный, перивисцеральный и перивневральный синусы. В каждом диплосегменте сердце несет по две пары остий. В передних сегментах, которые не являются диплосегментами, на сердечной трубке располагается лишь по две остии. На заднем конце сердце слепо замкнуто, а на переднем продолжается в короткую головную аорту.

Два мальпигиевых сосуда впадают в пищеварительный тракт в месте соединения средней и задней кишок. В большинстве случаев они длинные и извитые. Продуктами экскреции у двупарноногих, как у губоногих, являются и аммиак, и мочевая кислота. В максиллярных сегментах Diplopoda, как и у Chilopoda, залегают мешковидные нефридии, их функциональное назначение не очень понятно[11].

Хотя большинство Diplopoda не выдерживает высыхания, некоторые виды тем не менее заселяют аридные места обитания. Такие формы имеют небольшие, способные выворачиваться наружу коксальные мешочки. Предполагается, что эти органы способны поглощать влагу из окружающей среды, например капли росы. Способность сворачиваться в шар может сокращать испарение через вентральные дыхальца в период покоя животного. Неожиданное появление большого

http://jurassic.ru/

количества почвенных многоножек на стволах деревьев, скалах и стенах построек, вероятно, связано с изменением влажности. Животные покидают привычные места обитания и начинают двигаться наверх, на открытый воздух лишь тогда, когда влажность резко возрастает. Ночной и роющий образ жизни также способствуют сохранению влаги.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ОРГАНЫ ЧУВСТВ

ЦНС включает мозг, субэзофагальный ганглий и брюшной нервный ствол, по ходу которого располагаются сегментарные ганглии. Субэзофагальный ганглий образован невромерами мандибул и гнатохилярия. Четыре первых туловищных сегмента содержат по два ганглия каждый, диплосегменты — по две пары ганглиев.

У некоторых Diplopoda (например, Merochaeta) глаза отсутствуют. У других по бокам головы, у оснований усиков могут располагаться две рыхлые группы латеральных глазков, возникших из омматидиев. В каждой из них содержится от 2 до 80 глазков[12] (см. рис. 20.9). Иногда каждый глазок образован одним омматидем, а иногда — это результат слияния нескольких омматидиев. Для большинства двупарноногих характерен отрицательный фототаксис. Даже слепые многоножки избегают света. Подобная фоточувствительность обусловлена наличием фоторецепторов в покровах. Усики несут осязательные щетинки и уникальные сенсорные конусы. В последних в изобилии представлены рецепторы, которые, скорее всего, воспринимают химические сигналы, т. е. являются хеморецепторами. При движении многоножка постоянно постукивает усиками по субстрату. Многие двупарноногие имеют темешваровы органы. Они, вероятно, позволяют отслеживать колебания влажности воздуха, но, возможно, используются и как хеморецепторы[13]. У некоторых форм на голове имеются трихоботрии.

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ

Двупарноногие раздельнополы, непрямой перенос спермы осуществляется с помощью сперматофоров. У представителей обоих полов трубчатые гонады залегают вдоль туловища, начиная с третьего, полового, сегмента[14]. У самок пара длинных, слившихся яичников лежит между средней кишкой и брюшным нервным стволом. Два яйцевода тянутся вперед к половому сегменту, где каждый из них открывается в способную выдвигаться, мешкообразную вульву. Обе вульвы располагаются за тазиками ног второй пары (вторая пара ног расположена на третьем кольце, так как шейный сегмент безногий) (20.12, *В*, *Г*; см. рис. 20.11). Во втянутом состоянии вульва прикрыта, словно капюшоном, склеротизованной крышечкой (рис. 20.12, *В*). Желобок внутри вульвы ведет в семяприемник.

Семенники самца занимают то же положение, что яичники самки, однако в отличие от яичников они соединены поперечными комиссурами. На переднем конце тела, в районе полового сегмента, каждый семенник сужается, переходя в семяпровод. Последний открывается через пенис (или два пениса) на половом сегменте. Обращает на себя внимание тот факт, что половые отверстия двупарноногих (а также симфил и пауропод) расположены на переднем конце туловища. С этим обстоятельством свя-

http://jurassic.ru/

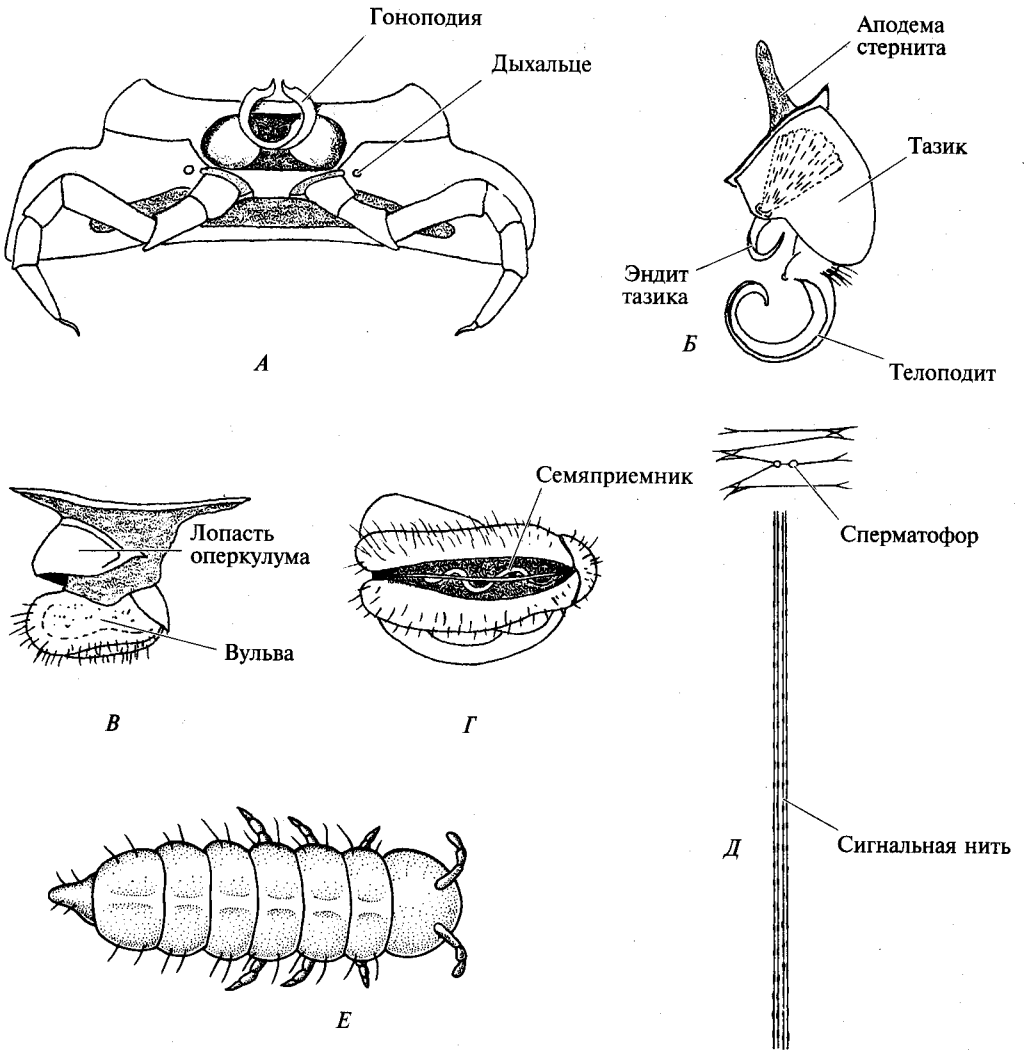


Рис. 20.12. Diplopoda, размножение:

А — седьмой диплосегмент самца *Apheloria*, несущий гоноподии и ноги, вид с вентральной стороны; *Б* — левая гоноподия *Apheloria*; *В* — правая вульва на третьем сегменте *Apheloria*, вид сбоку; *Г* — вульва, вид с вентральной стороны; *Д* — сигнальные нити, ведущие к сперматофорной паутинке *Polyxenus*; *Е* — только что вылупившаяся ювенильная особь Diplopoda (*А*—*Г* — по *Snodgrass, 1952*; *Д* — по *Schomann*; *Е* — по *Cloudsley-Thompson J. L. 1958. Spiders, Scorpions, Centipedes and Mites, Pergamon Press, New York*)

зано название объединяющего их таксона — Progoneata. Половые отверстия губоногих расположены на заднем конце туловища[15]. В отличие от прочих Myriapoda спермии двупарноногих лишены жгутиков.

Копулятивные органы представлены гоноподиями — видоизмененными конечностями седьмого кольца (рис. 20.12, *А*, *Б*). Как и у многих других членистоногих, строение гоноподий у двупарноногих видоспецифич-

http://jurassic.ru/

но и может служить удобным признаком при идентификации видов.

Многоножки из рода *Apheloria* (Merochaeta) характеризуются достаточно типичным для представителей рассматриваемого таксона брачным поведением. Самец подгибает передний конец тела вниз, на брюшную сторону; подносит гоноподии, расположенные на седьмом кольце, к двум пенисам (на третьем кольце) и наполняет спермой резервуары, находящиеся в основании гоноподий. Как правило, имеется одна, реже — две пары гоноподий.

Самцы сообщают самкам о своих намерениях разными способами. Представители Juliformia полагаются в основном на тактильные сигналы: самец забирается на спину самки, удерживаясь там за счет специальных подушечек на ногах. Сигналом к началу спаривания могут служить также постукивание усиками или головой и характерное стрекотание. Многие двупарноногие выделяют феромоны, стимулирующие брачное поведение или продлевающие ухаживание, инициированное другими сигналами.

Во время спаривания тело самца изгибается или вытягивается таким образом, что гоноподии на седьмом кольце оказываются напротив вульвы на третьем кольце тела самки. Самец удерживает самку ногами. При этом он вытягивает гоноподии и вводит их телоподиты в вульвы. Сперма переносится из резервуара в вульву, а затем в семяприемник. Самка таким образом подвергается осеменению, но оплодотворение яиц происходит позднее.

У двупарноногих встречаются и другие варианты полового поведения. Крошечные самцы *Polyxenus* выделяют сперму в небольшие паутинные гамачки (спермальные сети), а затем прядут специальную сигнальную нить, следуя по которой, самка находит сперматофор (рис. 20.12, *Д*) и сама подбирает его своей вульвой. Длина формируемой самцом сигнальной нити может в 14 раз превышать длину тела самки, размеры которой достигают 2 мм. Представители Pentazonia лишены гоноподий, самец переносит сперму ротовыми частями. Для представителей Penicillata обычно характерен партеногенез, и самцы встречаются редко.

Через некоторое время после спаривания самка откладывает яйца. У всех двупарноногих яйца оплодотворяются в процессе откладки. Одновременно может быть отложено от 10 до 300 яиц, что во многом определяется видовой принадлежностью конкретных многоножек. Некоторые двупарноногие откладывают кучки яиц прямо в почву, но многие строят для них гнездо. Многоножка *Narceus* отрыгивает часть пищи, формирует из нее чашечку, куда помещает одно яйцо, запечатывает ее и оставляет в почве или каком-нибудь ином укромном месте. Вылупившись, молодая многоножка поедает остатки чашечки. Представители *Glomeris* поступают сходным образом, но чашечку формируют из экскрементов. Некоторые представители Merochaeta и Colobognatha строят из экскрементов гнездо — тонкостенную камеру с куполообразным сводом и отходящей вверх трубой. В момент кладки самка располагается так, чтобы вульва оказалась над отверстием трубы и выходящие яйца падали в камеру. Затем многоножка запечатывает отверстие и прикрывает камеру травой и растительными остатками. Самка, а у некоторых форм и самец могут сворачиваться вокруг яиц и пребывать в таком состоянии несколько недель.

http://jurassic.ru/

Представители Nematophora откладывают яйца в шелковистые коконы.

Созревание яиц у большинства видов занимает несколько недель. Развитие непрямое. Ювенильные особи имеют только первые три пары ног и не более семи туловищных сегментов (см. рис. 20.12, *E*)[16]. С каждой линькой к туловищу прибавляются новые кольца и ноги. Многие двупарноногие линяют в специальных камерах, похожих на яйцевые гнезда. Тропические многоножки зачастую проводят засушливый период в линочных камерах, пребывая в них в состоянии покоя. После линьки многоножка обычно съедает экзувий — возможно, для того, чтобы не пропал содержащийся в нем кальций. Продолжительность жизни разных видов диплопод варьирует от одного года до десяти и более лет.

Филогенетическая система Diplopoda

- Diplopoda
  - Penicillata
    - Polyxenida
  - Chilognatha
    - Pentazonia
      - Glomeridesmida
      - Sphaerotheriida
      - Glomerida
    - Helminthomorpha
      - Colobognatha
        - Platydesmida
        - Siphonophorida
        - Polyzoniida
      - Eugnatha
        - Nematophora
          - Stemmiulida
          - Callipodida
          - Chordeumatida
        - Merochaeta
          - Polydesmida
        - Juliformia
          - Spirobolida
          - Spirostreptida
          - Julida

PAUROPODA[C]

Pauropoda — небольшой таксон, объединяющий мягкотелых животных, ведущих ночной образ жизни (рис. 20.13). Эти малоизвестные членистоногие широко распространены в умеренных и тропических районах. Они живут в лесной подстилке, почве, отсыревшей древесине, под камнями. Все они мелкие, 0,5—1,9 мм в длину. Раньше пауропод считали редкими животными, однако недавно было показано, что они весьма многочисленны в лесной подстилке. В настоящее время известно около 500 видов пауропод. В действительности их, несомненно, гораздо больше. Просто до сих пор эта группа многоножек очень слабо изучена.

Пауроподы относятся к группе Dignatha и по многим признакам напоминают двупарноногих. Туловище обычно состоит из 11 сегментов, 9 из которых несут по одной паре ног. Первый (шейный) сегмент, одиннадцатый сегмент и тельсон — безногие. Тергитов меньше, чем сегментов: некоторые дорсальные тергиты очень большие и перекрывают по два соседних сегмента. Пять тергитов несут по две длинные латеральные трихоботрии. В отличие от диплопод шейный сегмент пауропод со спинной стороны едва заметен, на брюшной стороне он, наоборот, сильно расширен.

По бокам головы расположены дисковидные **псевдоглазки**. Эти своеобразные органы чувств, возможно, гомологичны темешваровым органам других Myriapoda. Настоящие глаза у пауропод отсутствуют. Шестичлениковые усики разветвляются на три жгута. Эта особенность отличает пауропод от всех остальных трахейнодышащих. Одна из ветвей усиков несет булавовидный орган неизвестного назначения. Слабые, нерасчлененные мандибулы при-

http://jurassic.ru/

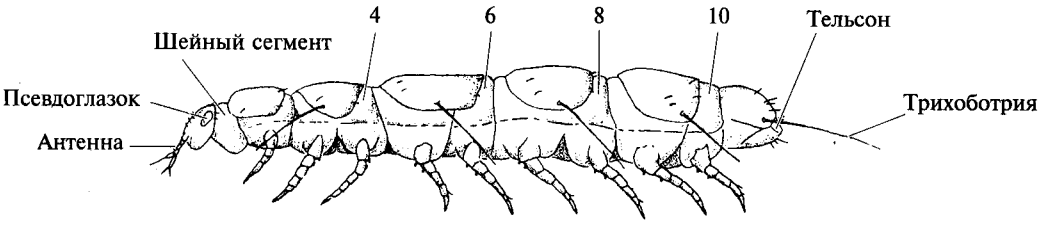


Рис. 20.13. Pauropoda. *Pauropus silvaticus*, вид сбоку (по *Tiegs* из *Snodgrass, 1952*)

способлены для того, чтобы перетирать или пронзать пищу. Нижняя губа тоже слабо развита. Вероятно, она образовалась в результате слияния максилл I и гомологична гнатохилярию двупарноногих. Как и у всех Dignatha, максиллы II отсутствуют. Кутикула обычно слабо склеротизована, мягкая, проницаемая. Пауроподы не переносят высыхания и полностью зависят от влажной среды.

Большинство пауропод питается грибами или разлагающимися растительными тканями, но среди них есть и хищники. Передняя кишка снабжена мышцами, позволяющими высасывать добычу. Известно, что некоторые пауроподы прокусывают гифы грибов и высасывают их содержимое. Сердце отсутствует, трахеи (за исключением представителей нескольких примитивных видов) тоже. Возможно, утрата этих органов обусловлена очень небольшими размерами тела. Имеются два мальпигиевых сосуда. В голове залегают две пары желез, ведущих свое происхождение от целомических мешков. По крайней мере одна пара этих желез, видимо, гомологична мешковидным максиллярным нефридиям остальных трахейнодышащих. Функция желез неясна. Мозг залегает в голове и первом туловищном сегменте. Субэзофагальный ганглий иннервирует только мандибулы и нижнюю губу.

Пауроподы раздельнополы. Как и у двупарноногих, третий туловищный сегмент является половым и несет гонопоры (два у самцов, один у самок), а у самцов также пенис. Перенос спермы непрямой, посредством сперматофоров. Самец откладывает их в отсутствие самки и прядет две сигнальные нити. Яйца откладываются в почву по одному или кучками. Развитие непрямое, молодь, как и у двупарноногих, вылупляется только с тремя парами ног. *Pauropus sylvaticus* достигает половой зрелости примерно за 14 недель.

ФИЛОГЕНИЯ TRACHEATA

Филогенетические отношения в пределах Tracheata (Atelocerata, Monoantennata) и даже валидность Tracheata как монофилетического таксона в настоящее время являются предметом тщательного рассмотрения. Tracheata делится на три таксона высокого ранга: Hexapoda, Chilopoda и Progoneata. Каждый из них, по общему мнению, монофилетичен. Однако родственные связи между ними разные систематики трактуют весьма различно. Были предложены три филогенетические схемы, отражающие три разные гипотезы: «мириаподная», «лабиофорная» и «опистогонеатная». Согласно «мириаподной» гипотезе, Chilopoda и Progoneata — сестринские таксоны в пределах единого таксона Myriapoda,

http://jurassic.ru/

а Myriapoda и Hexapoda — сестринские таксоны (рис. 20.14, *А*). Эта традиционная точка зрения принята в данной книге. В соответствии с «лабиофорной» гипотезой сестринскими таксонами являются Hexapoda и Progoneata. Они объединены в таксон Labiophora, который в свою очередь рассматривается как сестринский таксон Chilopoda (рис. 20.14, *Б*). По мнению сторонников «опистогонеатной» гипотезы, Chilopoda и Hexapoda — сестринские таксоны в пределах группы Opisthogoneata. Последняя в свою очередь занимает положение сестринского таксона Progoneata (рис. 20.14, *В*).

Принимая «мириаподную» гипотезу, мы неизбежно признаем монофилетичность Myriapoda, тогда как в соответствии с двумя остальными гипотезами многоножки в целом должны рассматриваться как парафилетическая группа. Хотя никто не оспаривает монофилетичность Hexapoda, Progoneata и Chilopoda по отдельности, монофилетичность Myriapoda вызывает большие сомнения. Данные, подтверждающие монофилию группы Myriapoda, гораздо менее убедительны, чем факты, подтверждающие монофилию составляющих ее таксонов.

Более того, современные молекулярные и морфологические данные о строении нервной системы, мозга и глаз вызывают серьезные сомнения в монофилетичности Tracheata (рис. 20.14, *Г*). Эти факты заставляют полагать, что сестринскими являются таксоны Hexapoda и Crustacea. Они более тесно связаны друг с другом, чем любой из них связан с многоножками (рис. 20.14, *Д*). В этом случае Tracheata должны рассматриваться как парафилетическая группировка. В настоящем учебнике мы изложили традиционную «мириаподную» гипотезу и рассматривали Myriapoda и Tracheata как монофилетические таксоны, однако следует иметь в виду, что в ближайшее время в классификации наземных Mandibulata могут произойти серьезные изменения, затрагивающие группы самого высокого ранга.

Таксон Tracheata характеризуется рядом аутапоморфий, многие из которых являются адаптациями к наземному образу жизни и конвергентны адаптациям паукообразных. Это, например, трахеи и мальпигиевы сосуды. Предполагается, что они возникли у предка трахейнодышащих. Сперматофоры и внутреннее оплодотворение Tracheata и Arachnida тоже приобрели независимо в процессе освоения наземного образа жизни. Трахейнодышащих объединяет также наличие только одной пары усиков и отсутствие придатков второго головного сегмента, представленного лишь рудиментом.

Myriapoda, сестринский таксон Hexapoda (рис. 20.14, *А*, *Г*), объединяются членением тела на две тагмы (голова и туловище), отсутствием срединных глазков и омматидиями без кристаллического конуса. Специализированные омматидии многоножек возникли из сложных глаз общего предка Mandibulata. Срединные глазки́ также были утрачены вторично. Древнейшие ископаемые трахейнодышащие — это наземные девонские формы, сходные с современными губоногими и двупарноногими. Это заставляет думать, что немногочисленные морские многоножки и насекомые и многочисленные пресноводные насекомые вторично колонизировали водную среду.

Myriapoda включает таксоны Chilopoda (губоногие), Diplopoda (двупарноногие), Symphyla (симфилы) и Pauropoda (пауроподы). В большинстве филогений Chilopoda обособлены от прочих таксонов многоножек. Мы считаем Chilopoda сестринским таксоном Progoneata (рис. 20.14, *А*; 20.15). Станов-

http://jurassic.ru/

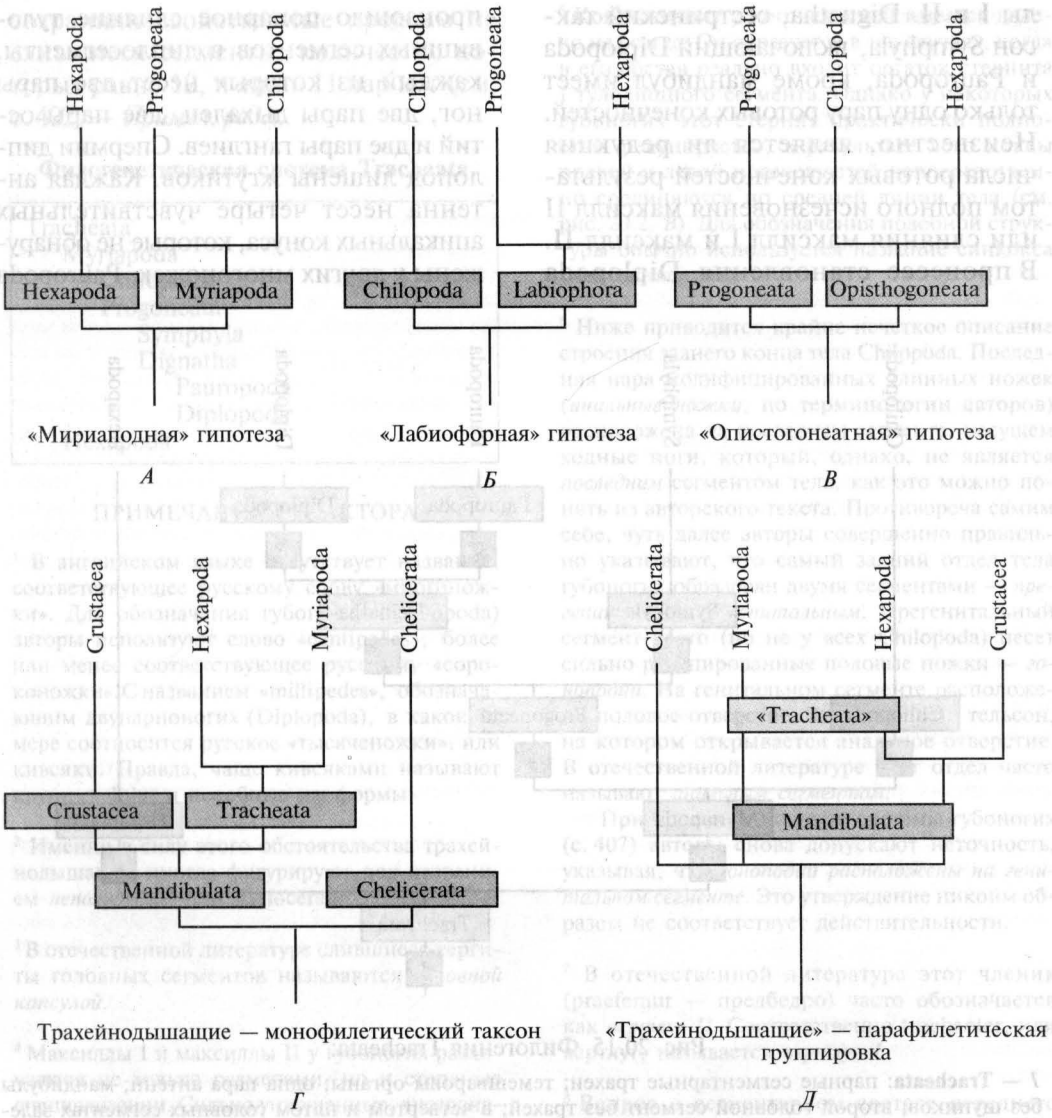


Рис. 20.14. Филогения Myriapoda и Tracheata:

А—В — альтернативные гипотезы эволюции Tracheata; *Г, Д* — альтернативные гипотезы эволюции Mandibulata (*А—В* — из *Ax, P. 2000. Multicellular Animals, II. Springer Verlag, Berlin*; *Г* — из *Wheeler et al., 1993*; *Д* — из *Friedrich M., Tautz D. 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of myriapods. Nature 376: 165—167*)

ление губоногих сопровождалось приобретением предковой формой ядовитых ногочелюстей — производных придатков первого туловищного сегмента. Остальные таксоны вместе образуют таксон Progoneata, название которого отражает смещение половых отверстий на передний конец тела — исходно у предковой формы они располагались на заднем конце тела. У Symphyla за мандибулами располагаются еще две пары ротовых конечностей — максил-

http://jurassic.ru/

лы I и II. Dignatha, сестринский таксон Symphyla, включающий Diplopoda и Pauropoda, кроме мандибул имеет только одну пару ротовых конечностей. Неизвестно, является ли редукция числа ротовых конечностей результатом полного исчезновения максилл II или слияния максилл I и максилл II. В процессе становления Diplopoda произошло попарное слияние туловищных сегментов в диплосегменты, каждый из которых несет две пары ног, две пары дыхалец, две пары остий и две пары ганглиев. Спермии диплопод лишены жгутиков. Каждая антенна несет четыре чувствительных апикальных конуса, которые не обнаружены у других многоножек. Pauropoda

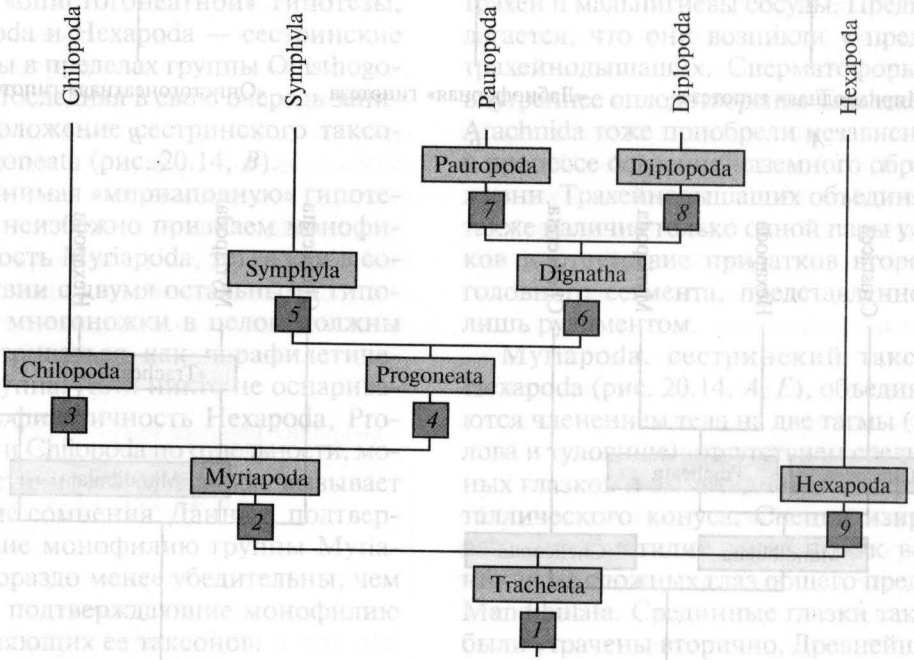


Рис. 20.15. Филогения Tracheata:

1 — **Tracheata**: парные сегментарные трахеи; темешваровы органы; одна пара антенн; мандибулы без щупиков; второй головной сегмент без трахей; в четвертом и пятом головных сегментах залегают мешковидные нефридии; мальпигиевы сосуды; наземные формы; *2* — **Myriapoda**: срединные глазки утрачены; в омматидиях сложных глаз отсутствует кристаллический конус; омматидии немногочисленные и расположены неплотно; *3* — **Chilopoda**: половые отверстия на заднем конце тела; ногочелюсти на первом туловищном сегменте; хищники; максиллы II зародыша несут шип, служащий для вылупления; *4* — **Progoneata**: половые отверстия на переднем конце тела; максиллы I без щупика; *5* — **Symphyla**: имеются максиллы I и нижняя губа; половые отверстия непарные; на голове одна пара дыхалец; сложные глаза отсутствуют; пара преанальных паутинных желез; *6* — **Dignatha**: за мандибулами располагается лишь одна пара головных придатков; у некоторых видов половые отверстия парные; дыхальца ведут в трахейный карман; *7* — **Pauropoda**: двенадцать туловищных сегментов; антенны ветвятся, состоят из шести члеников; сложные глаза отсутствуют; одна пара трахей и одна пара дыхалец; непарное женское половое отверстие; *8* — **Diplopoda**: последний придаток головы — гнатохилярий; большинство туловищных сегментов слиты по два и образуют диплосегменты; антенны неветвистые, состоят из восьми члеников и несут четыре апикальных конуса; женские половые отверстия парные; *9* — **Hexapoda**: туловище подразделяется на грудь и брюшко; на груди три пары конечностей (из *Ax P. 2000. Multicellular Animals, II. Springer Verlag, Berlin*)

http://jurassic.ru/

сохранили свойственные предкам не слившиеся сегменты, количество которых равно 12, и лишь 11 пар ног (см. с. 422. — *Примеч. ред.*).

Филогенетическая система Tracheata

Tracheata
- Myriapoda
  - Chilopoda
  - Progoneata
    - Symphyla
    - Dignatha
      - Pauropoda
      - Diplopoda
- Hexapoda

ПРИМЕЧАНИЯ РЕДАКТОРА

[1] В английском языке отсутствует название, соответствующее русскому слову «многоножки». Для обозначения губоногих (Chilopoda) авторы используют слово «centipedes», более или менее соответствующее русскому «сороконожки». С названием «millipedes», обозначающим двупарноногих (Diplopoda), в какой-то мере соотносится русское «тысяченожки», или кивсяки. Правда, чаще кивсяками называют крупных Julus и подобные им формы.

[2] Именно в силу этого обстоятельства трахейнодышащие иногда фигурируют под названием *неполноусые*, или Atelocerata.

[3] В отечественной литературе слившиеся тергиты головных сегментов называются *головной капсулой*.

[4] Максиллы I и максиллы II у губоногих различаются не только размерами, но и степенью специализации. Сильно уплощенные, листовидные коксы первой пары нижних челюстей сливаются по средней линии тела, хотя шов, маркирующий линию соединения правой и левой конечностей, остается хорошо заметным. В результате и образуется единая пластинка, ограничивающая сзади и снизу ротовую полость. Короткие придатки, которые несут коксы, представляют собой сильно редуцированные эндоподиты (телоподиты) (см. также примеч. 9 к гл. 17). Максиллы второй пары тоже объединяются, но не непосредственно друг с другом, а с лежащим между ними стернитом. В результате образуется узкая поперечная пластинка — коксостернит. Их довольно длинные телоподиты напоминают слабо специализированные конечности.

[5] Коксостернит у ногочелюстей имеется далеко не всегда. Он образуется в тех случаях, когда в его состав реально входит остаток стернита I туловищного сегмента. Однако у некоторых губоногих этот стернит практически полностью редуцируется, в результате чего коксы правой и левой ногочелюстей непосредственно соединяются по средней линии тела (см. рис. 20.2, *В*). Для обозначения подобной структуры обычно используется название синкокса (или синкоксит).

[6] Ниже приводится крайне нечеткое описание строения заднего конца тела Chilopoda. Последняя пара модифицированных длинных ножек (*анальные ножки*, по терминологии авторов) расположена на последнем сегменте, несущем ходные ноги, который, однако, не является *последним* сегментом тела, как это можно понять из авторского текста. Противореча самим себе, чуть далее авторы совершенно правильно указывают, что самый задний отдел тела губоногих образован двумя сегментами — *прегенитальным* и *генитальным*. Прегенитальный сегмент часто (но не у всех Chilopoda) несет сильно редуцированные половые ножки — *гоноподии*. На генитальном сегменте расположено половое отверстие. Замыкает тело тельсон, на котором открывается анальное отверстие. В отечественной литературе этот отдел часто называют *анальным сегментом*.

При описании половой системы губоногих (с. 407) авторы снова допускают неточность, указывая, что *гоноподии расположены на генитальном сегменте*. Это утверждение никоим образом не соответствует действительности.

[7] В отечественной литературе этот членик (praefemur — предбедро) часто обозначается как *вертлуг II*. Соответственно trochanter, или вертлуг, называется *вертлуг I*.

[8] Вопрос о сегментарном составе переднего конца тела Diplopoda до сих пор относится к числу дискуссионных. Кроме упомянутых авторами существует еще один вариант трактовки природы гнатохилярия. Основываясь на ряде эмбриологических данных, некоторые исследователи считали, что гнатохилярий принадлежит последнему головному сегменту, т.е. сегменту максилл II. В его состав кроме собственно второй пары нижних челюстей входят еще и остатки стернита этого сегмента. Что же касается сегмента максилл I, то сам этот сегмент закладывается на ранних этапах морфогенеза зародыша, однако позднее отстает в развитии и постепенно полностью исчезает. И хотя в настоящее время эту точку зрения практи-

http://jurassic.ru/

чески никто не разделяет, в более старых учебниках и сводках ее можно встретить.

[9] Вопрос о природе *шейного сегмента* также относится к числу дискуссионных. Если принимать первую из упоминавшихся выше гипотез и считать гнатохилярий крайне специализированными максиллами I, то приходится признать, что процесс цефализации у Diplopoda остановился очень рано. Последний сегмент головной тагмы (соответствующий сегменту максилл II других Mandibulata) фактически в состав головы еще не вошел и вторично превратился в шейный сегмент, или *коллум* (collum). Если же принимать вторую и тем более третью гипотезу, то коллум следует рассматривать как первый истинно туловищный сегмент, так как голова Diplopoda при такой трактовке имеет вполне традиционный сегментарный состав.

В первом случае дигнатичность двупарноногих отражает очень древнее, примитивное состояние признака, тогда как во втором случае это результат вторичного упрощения.

[10] В отечественной литературе подобная окраска чаще всего называется *предупреждающей*.

[11] Традиционно у Diplopoda описывают только так называемую *нижнегубную* (*лабиальную*) *почку*, соответствующую мешковидным нефридиям других членистоногих. Приурочена она только к сегменту гнатохилярия (см. также примеч. 8 и 9). У Chilopoda непарные сильно модифицированные мешковидные нефридии действительно залегают в обоих максиллярных сегментах.

[12] Ранее (с. 413) авторы указывали, что количество латеральных глазков у Diplopoda варьирует от 4 до 90. В действительности цифры, приводимые в разных источниках, часто не совпадают.

[13] Темешваровы органы Diplopoda представляют собой глубокие, сильно извитые, трубчатые впячивания покровов. Каждый такой канал заканчивается небольшой ампулой, на дне которой и располагается собственно сенсорный «диск», образованный многочисленными сенсорными окончаниями.

[14] Ниже приведена несколько упрощенная трактовка строения органов половой системы Diplopoda. То, что авторы называют двумя слившимися длинными яичниками, в действительности представляет собой непарный *яйцевой мешок*. Последний формируется на относительно ранних стадиях онтогенеза в результате слияния правых и левых целомов нескольких сегментов. Собственно гонады — два яичника — располагаются внутри яйцевого мешка и сохраняют обособленность на всем своем протяжении.

Мужская половая система демонстрирует разную степень интеграции органов правой и левой сторон тела. В одних случаях семенники (точнее семенные мешки) в значительной мере сохраняют самостоятельность, но при этом все-таки соединены короткими трубчатыми перемычками. Именно этот вариант и описывают авторы учебника. У других же формируется единый трубчатый проток, обычно трактуемый как vas deferens, на боковых поверхностях которого располагаются двумя плотными продольными рядами многочисленные семенные фолликулы. На переднем конце общий половой проток раздваивается.

[15] В силу этого обстоятельства многоножки традиционно подразделялись на два четко обособленных таксона (подкласса): **Progoneata**, объединяющий Symphyla, Pauropoda и Diplopoda, и **Opisthogoneata**, включающий только Chilopoda. Оба названия широко встречаются в отечественной зоологической литературе.

[16] У большинства Diplopoda из яйца выходит так называемая *пупоидная личинка*. Она явно недоразвита и не способна активно двигаться. Подвижность личинка приобретает лишь после первой постэмбриональной линьки. В учебнике приведено крайне схематичное изображение такой личинки (см. рис. 20.12, *E*). Обычно у личинки хорошо заметен лишенный конечностей *шейный сегмент* (на рисунке он почему-то не изображен), непосредственно за которым и располагаются три простых сегмента, несущих по одной паре функционирующих ножек. На следующих двух сегментах (V и VI) зачатки конечностей внешне неразличимы, однако они присутствуют, хотя скрыты в специальных карманах. Эти сегменты являются уже диплосегментами, и каждый из них несет по две пары зачатков ножек. Дальнейшее развитие протекает по типу анаморфоза — в процессе последующих линек добавляются новые диплосегменты и окончательно развиваются расположенные на них ножки.

http://jurassic.ru/

ГЛАВА
21

HEXAPODA[SC]

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
Внешнее строение
Крылья и полет
Питание
Внутренний транспорт
Дыхание
Выделение
Нервная система
Органы чувств
Размножение
Развитие
ЭКОЛОГИЯ
Коэволюция
Паразиты
Паразитоиды
Коммуникация
Общественные насекомые
РАЗНООБРАЗИЕ HEXAPODA

http://jurassic.ru/

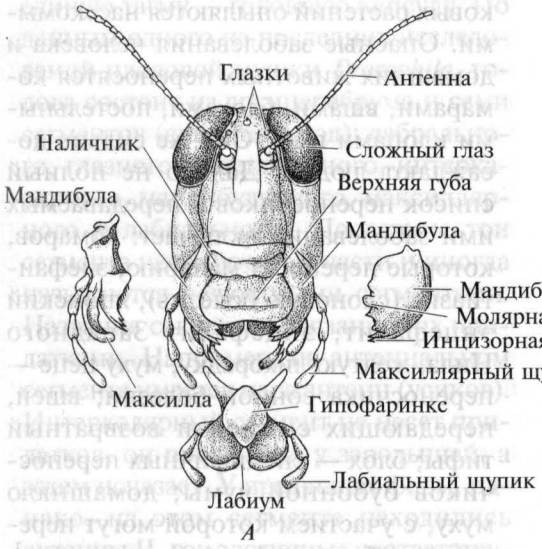
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

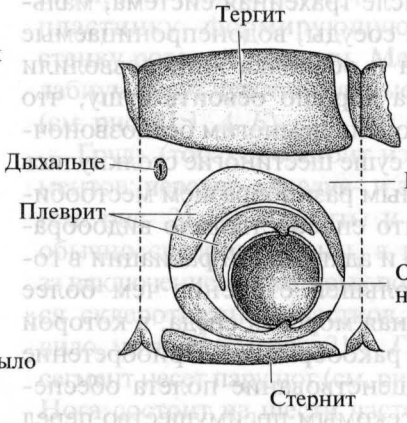
В свое время кто-то сказал, что в первом приближении все животные — это насекомые. Конечно, в этом высказывании есть элемент преувеличения, однако действительно именно к шестиногим относится большая часть известных видов животных. По самым скромным оценкам, таксон Hexapoda включает 870000 ныне живущих видов, а по некоторым данным их количество достигает 1200000[1]. Подавляющее большинство этих видов относится к собственно насекомым (Insecta) (подробнее см. с. 432. — *Примеч. ред.*). Hexapoda, безусловно, самый обширный таксон ранга надкласса, вдвое превышающий по численности прочие таксоны животных, вместе взятые. В рамках этой книги мы лишены возможности рассмотреть шестиногих столь же подробно, как другие группы, и ограничимся лишь довольно поверхностным обзором этого гигантского таксона. Материал этой главы отвечает требованиям университетских курсов «зоология беспозвоночных», включающих лишь краткий обзор насекомых.

Удивительное разнообразие шестиногих возникло в результате действия нескольких причин. Прежде всего, это приобретение ими разнообразных и весьма совершенных адаптаций к наземному образу жизни. Очень большую роль сыграло и освоение ими особой формы локомоции — полета. Немаловажно и то, что эволюция Hexapoda протекала параллельно с эволюцией цветковых растений. Есть все основания говорить о коэволюции этих двух групп живых организмов. И хотя шестиногие — это преимущественно наземные животные, занявшие практически все возможные экологические ниши на суше, не менее успешно они заселили и пресные воды. Они отсутствуют только в морских глубинах (которые, впрочем, занимают большую часть поверхности планеты). Эволюционный успех группы обусловлен несколькими факторами. Во-первых, это сохранение шестиногими плана строения, свойственного членистоногим животным; во-вторых, — приобретение удивительной устойчивости к высыханию, в-третьих, — упоминавшаяся выше способность к полету и, наконец, голометаболическое развитие (т. е. *полный метаморфоз* — подробнее см. с. 455. — *Примеч. ред.*). У насекомых с голометаболическим развитием личинки и взрослые особи различаются морфологически и экологически, что делает возможным распределение ресурсов между разными стадиями онтогенеза, исключает конкуренцию и позволяет разным стадиям играть различные, но комплементарные роли в жизненном цикле. Не случайно наиболее богатые видами таксоны насекомых — жуки, чешуекрылые, перепончатокрылые и двукрылые (в общей сложности, 740000 видов) — характеризуются голометаболическим развитием.

Hexapoda отличаются от прочих Tracheta рядом особенностей. Туловище подразделяется на голову, грудь и брюшко. Взрослые особи (ювенильные стадии, как правило, тоже) имеют три пары ног. Во взрослом состоянии представители большинства таксонов Insecta имеют две пары крыльев (рис. 21.1, *В*), однако наиболее примитивные шестиногие, как ныне живущие, так и ископаемые, исходно лишены крыльев.

http://jurassic.ru/





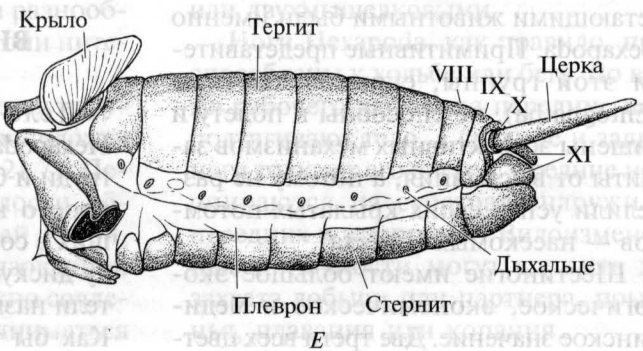


Рис. 21.1. Внешняя морфология:

А — голова кузнечика, вид спереди; хорошо видны ротовые части грызущего типа; *Б* — голова кузнечика, вид сбоку; *В* — кузнечик, вид сбоку; *Г* — бескрылый грудной сегмент, вид сбоку; *Д* — нога кузнечика; *Е* — брюшко самца сверчка, вид сбоку (*А*, *Б* — по *Snodgrass* из *Ross*; *Г*, *Д* — из *Snodgrass*, *1935*)

http://jurassic.ru/

Ноги и крылья всегда расположены на груди. Имеется только одна пара усиков (антенн)[2] (рис. 21.1, *А, Б*). Для дыхания используется трахейная система. Половые протоки открываются на заднем конце брюшка. Органы выделения представлены мальпигиевыми сосудами.

Прочная кутикула, в целом свойственная членистоногим, обеспечивает защиту от хищников, патогенных микроорганизмов и высыхания. К ней же прикрепляются скелетные мышцы. Приспособления к сохранению влаги, в том числе трахейная система, мальпигиевы сосуды, водонепроницаемые кутикула и оболочка яиц, позволили Hexapoda хорошо освоить сушу, что удалось очень немногим беспозвоночным. На суше шестиногие столкнулись с огромным разнообразием местообитаний, что способствовало видообразованию и адаптивной радиации в гораздо большей степени, чем более однородная морская среда, в которой обитают ракообразные. Приобретение и совершенствование полета обеспечили насекомым преимущество перед другими наземными беспозвоночными. Полет значительно облегчает расселение, увеличивает вероятность спасения от хищников и доступа к пище, и, наконец, позволяет обнаруживать и заселять оптимальные среды обитания. Активный полет появился в процессе эволюции также у рептилий, птиц и млекопитающих, но первыми летающими животными были именно Hexapoda. Примитивные представители этой группы, скрыточелюстные (Entognatha), не способны к полету и лишены эффективных механизмов защиты от высыхания, а потому не разделили успех своих крылатых потомков — насекомых (Insecta).

Шестиногие имеют большое экологическое, экономическое и медицинское значение. Две трети всех цветковых растений опыляются насекомыми. Опасные заболевания человека и домашних животных переносятся комарами, вшами, блохами, постельными клопами и др. Они же сильно досаждают людям. Далеко не полный список переносчиков и передаваемых ими заболеваний включает: комаров, которые переносят малярию, элефантиазис (слоновую болезнь), японский энцефалит, энцефалит Западного Нила, желтую лихорадку; муху цеце — переносчика сонной болезни; вшей, передающих сыпной и возвратный тифы; блох — специфичных переносчиков бубонной чумы; домашнюю муху, с участием которой могут передаваться брюшной тиф и дизентерия[3]. Травоядные виды насекомых вредят зерновым культурам. Чтобы избежать снижения урожая, на борьбу с вредителями ежегодно тратятся огромные суммы. Неумеренное использование пестицидов, однако, представляет опасность для окружающей среды и здоровья человека.

В настоящее время энтомологи подразделяют группу Hexapoda (шестиногие) на два сестринских таксона — Entognatha (скрыточелюстные) и Insecta (настоящие насекомые) (см. рис. 21.23)[4]. Примитивные Entognatha включают четыре таксона ранга отряда, а более продвинутые и многочисленные Insecta — 30 таких таксонов.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ

Тело типичного представителя Hexapoda состоит из трех тагм: головы, груди и брюшка (см. рис. 21.1, *В*). Вопрос о количестве сегментов, входящих в состав головы, относится к числу дискуссионных. Разные исследователи называют цифры от трех до семи. Как бы то ни было, все они слиты в

http://jurassic.ru/

единую тагму — головную капсулу. По данным одного из последних исследований плодовой мушки *Drosophila*, голова состоит из архицеребрума и семи сегментов (спереди назад): лабрального, глазного, антеннального, интеркалярного, мандибулярного, максиллярного и лабиального[5]. Последние три сегмента несут ротовые части и иногда называются челюстными сегментами. Названия сегментов связаны с их придатками. Например, на антеннальном сегменте имеется пара антенн (усиков). Интеркалярный сегмент не несет придатков, он появляется у зародышей, а затем исчезает. У предковых форм, однако, на этом сегменте находились антенны II, гомологичные соответствующим придаткам ракообразных. Современные Hexapoda полностью утратили эту пару головных конечностей (см. также гл. 20, с. 396 и примеч. 2 к гл. 20, с. 427. — *Примеч. ред.*).

Скелет головы представлен плотной **головной капсулой**, окружающей и защищающей мягкие внутренние ткани. Изнутри она укреплена сложной системой выступов — аподем, к которым прикрепляются мышцы. Совокупность аподем носит название **тенториум**.

Как правило, на голове находятся два сложных глаза и до трех простых глазков (оцелли). Это можно рассматривать как плезиоморфное состояние признака (см. рис. 21.1, *А*). Голова несет и две антенны (см. рис. 21.1, *А*, *Б*), морфология которых весьма разнообразна. В простейшем случае они нитевидные (см. рис. 21.1, *А*).

Ротовая полость открывается наружу ртом, вокруг которого расположены ротовые части (см. рис. 21.7). Передняя стенка ротовой полости образована лабрумом (верхней губой, рис. 21.1, *А*, *Б*) — склеротизованной пластинкой, которая подвижно сочленена с головой и может подниматься и опускаться с помощью специальных мышц. Гипофаринкс (язык) — хитиновое выпячивание дна ротовой полости (см. рис. 21.7; 21.1, *А*) — может способствовать проталкиванию пищи в рот. По бокам рта расположена пара сильно склеротизованных мандибул (верхних челюстей) (см. рис. 21.1, *А*, *Б*). Максиллы (максиллы I, или нижние челюсти) несут зубчики и могут участвовать в измельчении пищи. Это наименее видоизмененная пара ротовых частей. Максиллы II сливаются в лабиум, или нижнюю губу, — непарную пластинку, формирующую заднюю стенку ротовой полости. Максиллы и лабиум несут чувствительные щупики[6] (см. рис. 21.1, *А*, *Б*).

Грудь (торакс) состоит из трех сегментов: **передне-**, **средне-** и **заднегруди** (см. рис. 21.14). Тергиты и стерниты обычно склеротизованы, а плевриты, за исключением некоторых подвергшихся склеротизации участков, как правило, мягкие[7] (см. рис. 21.1, *Г*). Каждый сегмент несет пару ног (см. рис. 21.1, *В*). Нога состоит из шести частей (от основания к концу): **тазик**, **вертлуг**, **бедро**, **голень**, **лапка** (тарзус) и **претарзус** (см. рис. 21.1, *Д*). Лапка состоит из очень мелких члеников (максимум пяти). Претарзус образован двумя (реже одним) **коготками**, между которыми располагается напоминающий мягкую подушечку **аролиум**. Сочленения между члениками конечности могут быть одно- или двухмыщелковыми.

Ноги Hexapoda, как правило, приспособлены к ходьбе или бегу. Во время рабочего движения передние ноги подтягивают тело, а средние и задние ноги толкают его вперед. Средние ноги опираются на субстрат снаружи от передних и задних ног. Видоизмененные конечности могут служить для захвата добычи или партнера, прыганья, плавания или копания.

http://jurassic.ru/

Большинство взрослых насекомых (Insecta) имеют две пары крыльев, которые всегда расположены на грудных сегментах: **передние крылья** — на среднегруди, **задние** — на заднегруди (см. рис. 21.19, *Б*). Однако у представителей ряда таксонов одна или обе пары крыльев отсутствуют. Достаточно часто одна пара крыльев не принимает непосредственного участия в полете, а выполняет какую-либо иную функцию.

Брюшко состоит, как правило, из 9—11 сегментов (см. рис. 21.1, *Е*) и тельсона. Последний четко выражен только у зародышей и представителей некоторых примитивных таксонов. В типичном случае брюшко включает прегенитальные (I—VII), генитальные (VIII и IX) и постгенитальные (X и XI) сегменты. Женское половое отверстие находится на VIII, а мужское — на IX сегментах брюшка. Постгенитальные сегменты редуцированы и представлены небольшим числом мелких склеритов (см. рис. 21.1, *Е*; 21.11, *Б*; 21.12, *Б*).

Большинство сегментов брюшка не несет придатков. Прегенитальные сегменты высших насекомых никогда не несут придатков, у некоторых Entognatha иногда имеются маленькие чувствительные придатки, которые, возможно, произошли от конечностей[8]. На одиннадцатом сегменте брюшка взрослых особей располагаются **церки** (см. рис. 21.1, *Е*), выполняющие функции органов чувств. У некоторых насекомых на брюшке имеются наружные гениталии. Брюшные придатки личинок разнообразны.

КРЫЛЬЯ И ПОЛЕТ

Наличие крыльев — характерная черта настоящих насекомых, хотя необходимо помнить, что в целом среди Hexapoda есть немало и бескрылых форм. Например, муравьи и термиты имеют крылья только в определенные периоды жизни, а у рабочих особей крыльев нет вообще. Некоторые паразитические насекомые (например, вши и блохи) полностью утратили крылья. Это примеры вторичной бескрылости. Примитивные Hexapoda (все Entognatha, а среди насекомых Zygentoma и Archaeognatha; см. рис. 21.18) исходно лишены крыльев. Их часто называют **первичнобескрылыми** шестиногими (apterygotes). В то же время подавляющее большинство насекомых имеют крылья либо произошли от крылатых предков. Их часто объединяют под общим названием **крылатые** насекомые (pterygotes).

Не являясь истинными сегментарными придатками, т. е. конечностями, крылья не гомологичны ногам и ротовым частям. Они представляют собой очень тонкие складки стенки тела и, следовательно, состоят из двух слоев, каждый из которых образован эпидермисом и кутикулой. Складки эти укреплены склеротизованными полыми **жилками** (см. рис. 21.19, *Б*), в которые продолжается гемоцель и заходят трахеи и нервы. Крылья сочленяются с тергитами и плевритами средне- и заднегруди. Полностью развитые, функционирующие крылья имеются только у взрослых насекомых[9], у личинок в лучшем случае могут присутствовать лишь мягкие **зачатки крыльев**.

Возникновение и эволюция крыльев и полета у насекомых служат предметом нескончаемой дискуссии. Самое древнее ископаемое шестиногое животное — не имевшая крыльев щетинохвостка из раннего девона. Крылатые насекомые появились позже, однако какие-либо промежуточные формы между бескрылыми и крылатыми Hexapoda не обнаружены. Согласно одной

http://jurassic.ru/

из наиболее широко принимаемых гипотез, исходно крылья возникли как плоские выросты боковых концов тергитов. Они помогали насекомому приземляться на ноги после прыжка. Последующее увеличение площади этих выростов позволило в дальнейшем использовать их для планирующего полета. И наконец, развитие специализированных мышц и особых сочленений обеспечили крыльям подвижность.

В примитивном случае крылья направлены в стороны и не могут складываться (например, у стрекоз — см. рис. 21.19, *Б*). Появление способности складывать крылья вдоль брюшка (за счет изменения склеритов в основании крыла) стало важным эволюционным событием. Это новоприобретение обусловило возможность освоения насекомыми таких мест обитания, как узкие пространства под корой и камнями, в толще почве, экскрементах, древесине — словом, всюду, куда с расправленными крыльями проникнуть невозможно. Вероятно, механизм складывания крыльев насекомые приобретали одновременно с уменьшением размеров тела, что имеет место у представителей многих специализированных таксонов.

Крыло сочленено с краем торакального тергита и опирается на вертикальный, склеротизованный отросток плеврита — столбик (рис. 21.2, *А*). Эта конструкция напоминает детские качели с опорой, расположенной не посередине, а ближе к одному из концов[10]. Крыло приводится в движение **крыловыми мышцами**, которые могут заполнять бóльшую часть груди насекомого. Крыловые мышцы делятся на мышцы **прямого действия**, которые прикреплены непосредственно к крылу, и **мышцы непрямого** действия. **Вертикальные мышцы непрямого действия** тянутся от стернита к тергиту, антагонистичные им **продольные мышцы непрямого действия** соединяют аподемы, расположенные на переднем и заднем концах груди (см. рис. 21.2, *А*, *Б*). **Задние мышцы прямого действия** прикреплены к заднему краю основания крыла, дистально относительно столбика, а **передние мышцы прямого действия** — к переднему краю основания крыла, но тоже дистально по отношению к столбику.

Первые летающие насекомые не имели мышц непрямого действия, и работа крыльев обеспечивалась только мышцами прямого действия. У наи-

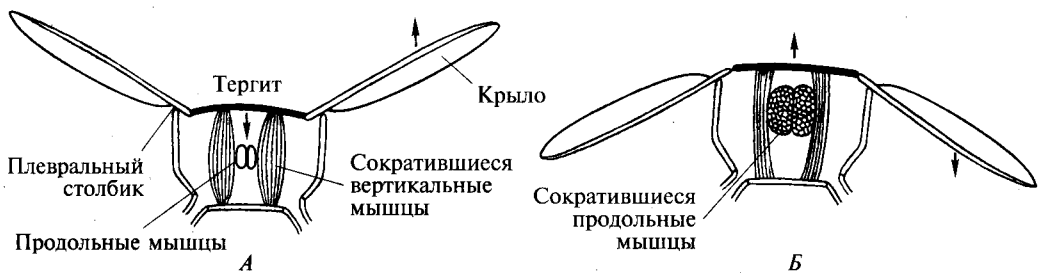


Рис. 21.2. Полет. Схема, демонстрирующая взаимодействие крыльев с тергитом и плевритами и механизм их работы:

А — поднятие крыла (возвратное движение) совершается в результате сокращения вертикальных мышц, которые опускают тергит; *Б* — опускание крыла (рабочий удар) происходит в результате того, что тергит поднимается вверх, это движение тергита вызывается сокращением продольных мышц (по *Ross H. H. 1965. A Textbook of Entomology. 3rd Edition. John Wiley and Sons, New York*)

http://jurassic.ru/

более продвинутых современных насекомых, напротив, работу крыльев обеспечивают в первую очередь мышцы непрямого действия; мышцы прямого действия контролируют лишь поворот крыла относительно его продольной оси. В результате сокращения вертикальных мышц непрямого действия тергит вместе с прикрепленным к нему основанием крыла опускается вниз, но при этом большая часть крыловой пластинки поднимается вверх (см. рис. 21.2, *А*). Механизмы опускания крыла различны у представителей разных таксонов, достигших разного уровня эволюции полета. У относительно примитивных насекомых (например, стрекоз, тараканов) крыло опускается исключительно за счет работы мышц прямого действия. У более продвинутых (например, кузнечиков и жуков) опускание крыла обеспечивается совместной работой мышц прямого действия и продольных мышц непрямого действия. У самых продвинутых насекомых (осы, пчелы, мухи), у которых продольные и вертикальные мышцы непрямого действия выступают в роли антагонистов, сокращение продольных мышц укорачивает грудь. В результате опустившийся ранее тергит выдвигается наверх и тянет за собой основание крыла, свободный конец которого при этом опускается вниз (см. рис. 21.2, *Б*). Таким образом, подъем и опускание крыльев осуществляются только за счет работы мышц непрямого действия.

Однако простое движение крыльев вверх и вниз не может обеспечить полет. Необходимо, чтобы крыло еще двигалось вперед и назад, и при этом определенным образом изменялся угол атаки. За эти движения отвечают передние и задние мышцы прямого действия. При опускании свободная часть крыла расположена горизонтально и движется вниз и вперед, при движении вверх и назад крыло располагается вертикально. Насекомые способны не только изменять угол наклона крыла. Они могут также регулировать подъемную силу, изменяя профиль крыла и его контуры. Это достигается за счет того, что не все жилки располагаются на одном горизонтальном уровне. Определенные жилки немного приподнимаются вверх, тогда как другие, наоборот, опускаются вниз[11].

У разных насекомых полет заметно различается и характеризуется своими специфическими особенностями. Многим бабочкам и равнокрылым стрекозам свойственны довольно низкая частота взмахов крыла и ограниченная маневренность. А вот некоторые мухи, пчелы и моли — прекрасные летуны. Во время полета комнатная муха демонстрирует такую маневренность, какая недоступна ни одной птице. Мало того, что муха быстро летит по прямой и мгновенно переходит к стоячему полету, но она еще может летать «вверх ногами» и совершать поворот на участке траектории, равном одной длине тела. Самый быстрый полет — у бражников и оводов (до 40 км/ч). Пчела развивает скорость до 24 км/ч. Парящий полет, столь широко распространенный у птиц, встречается только у некоторых крупных насекомых.

Горизонтальная устойчивость в полете отчасти обеспечивается **дорсальной реакцией на свет**. Суть ее заключается в том, что насекомое старается сохранять такое положение тела в пространстве, при котором дорсально расположенные омматидии сложных глаз получают сверху максимальное количество света. Любые отклонения от исходного положения корректируются незначительными изменениями положения крыла. Многие насекомые

http://jurassic.ru/

демонстрируют положительный фототаксис и летят на источник света[12]. И в этом случае постоянное направление движения поддерживается за счет того, что летящее насекомое сохраняет положение, при котором оба глаза освещены одинаково.

У представителей Diptera задние крылья редуцированы и представлены булавовидными **жужжальцами** (см. рис. 21.22, *Г*). Они колеблются с той же частотой, что и передние крылья, и, выполняя функцию гироскопов, повышают устойчивость тела в полете. Рецепторы, расположенные в основании жужжалец, выявляют практически любые отклонения от курса. Они регистрируют, если пользоваться морской терминологией, килевую и бортовую качки и рыскание по курсу. При возникновении подобных возмущений в положение крыльев вносятся коррективы.

Крыловые мышцы насекомых относятся к категории поперечнополосатых[13]. Они образованы большими и мощными мышечными волокнами, которые содержат много крупных митохондрий. Для них характерна очень высокая интенсивность дыхания. Повышенная потребность в кислороде удовлетворяется за счет большого количества трахей.

ПИТАНИЕ

Способы питания и ротовые аппараты Hexapoda исключительно разнообразны. Многие питаются растительной пищей, но среди них есть также немало хищников, паразитов и паразитоидов (подробнее см. с. 463). Исходно ротовой аппарата Hexapoda был приспособлен для откусывания и пережевывания пищи, что и предопределило его название — ротовой аппарат грызущего типа. Однако в таксонах, представители которых перешли к питанию жидкой пищей, он подвергся глубоким изменениям.

Ротовой аппарат грызущего типа (см. рис. 21.1, *А, Б*) встречается у представителей многих таксонов, включая первичнобескрылых насекомых (Archaeognatha и Zygentoma), стрекоз, сверчков, кузнечиков, жуков, ос, муравьев и термитов. Верхние челюсти (мандибулы) сильно склеротизованы, каждая челюсть на своем дистальном конце несет инцизорную (резцовую) и молярную (коренную) части. Первая предназначена для откусывания кусочка пищи, вторая — для его перетирания. Молярная часть лучше развита у растительноядных насекомых, инцизорная — у хищников. Мандибулы Insecta — двухмыщелковые, мандибулы Entognatha — одномыщелковые[14]. Двухмыщелковые мандибулы двигаются в плоскости, перпендикулярной продольной оси тела (на рис. 21.1, *А* в плоскости страницы, на рис. 21.1, *Б* — перпендикулярно к ней). Резцовые и коренные части двух мандибул соприкасаются по средней линии перед ртом.

Многие насекомые питаются жидкой пищей — соками растений или животных. Для этого ротовой аппарат исходного типа совершенно не годится. Ротовые части таких насекомых крайне специализированы — они прекрасно приспособлены к поглощению жидкой пищи, и к ним добавляется еще мощный мышечный насос. В процессе эволюции Hexapoda переход к сосанию у представителей разных таксонов осуществлялся совершенно независимо несколько раз. Соответственно ротовые части подобного типа представлены несколькими морфологическими вариантами. Более того, они часто способны выполнять не одну, а,

http://jurassic.ru/

как минимум, две или более разных функций: сосание нередко сочетается с перетиранием более плотной пищи, довольно часто сосанию предшествует разрезание или прокалывание, и, наконец, есть формы, способные только сосать жидкую пищу.

Сосущий ротовой аппарат молей и бабочек (Lepidoptera)[15] приспособлен к поглощению жидкой пищи без прокалывания пищевого субстрата. Сильно видоизмененные максиллы образуют длинную трубку — хоботок (рис. 21.3). В покоящемся состоянии он свернут под головой в крутую спираль, в расправленном виде бабочка вводит его внутрь цветка и высасывает нектар. За исключением крупных лабиальных (нижнегубных) щупиков, прочие ротовые части сильно редуцированы либо вообще отсутствуют[16]. Строение и функции ротовых частей и пищеварительного тракта Hexapoda могут заметно меняться на разных стадиях развития. Так, личинки чешуекрылых (гусеницы) растительноядны; они имеют грызущие ротовые части, их кишка способна переваривать плотную растительную пищу. Взрослые чешуекрылые имеют сосущие ротовые части и кишку, приспособленную для переваривания жидкой пищи. Обычная пища взрослых бабочек — цветочный нектар. Он богат углеводами, но беден азотом и солями. Чтобы восполнить недостаток этих веществ, бабочки пьют разнообразные жидкости: слезные выделения, мочу, слизь, выделяемую слизняками, жидкости, содержащиеся в фекалиях и трупах, воду из грязных луж.

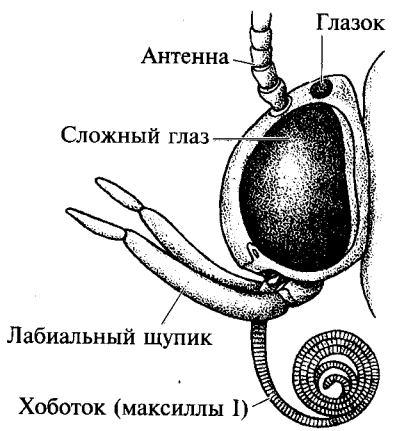


Рис. 21.3. Сосущий ротовой аппарат Lepidoptera. Голова бабочки, вид сбоку (по *Snodgrass, 1935*)

Колюще-сосущий ротовой аппарат характерен для растительноядных насекомых (тли, цикадки, клопы-щитники и т.д.), а также для некоторых питающихся кровью хищников (клопы-хищнецы, комары). Строение ротовых аппаратов колюще-сосущего типа заметно варьирует. В целом ротовой аппарат состоит из **«клюва»**, который поддерживает тонкий колющий **«стилет»**[17]. У клопов (Hemiptera) стилет залегает в желобе массивной нижней губы (максиллы II) (рис. 21.4). Он образован видоизмененными максиллами (максиллы I) и мандибулами. В нем проходят **слюнной канал**, по которому слюна выводится наружу, и **пищевой канал**, через который пища засасывается внутрь. При питании только стилет протыкает покровы добычи и вводится в нее. Нижняя губа остается снаружи.

Многие двукрылые (комары, слепни, мошки, мокрецы и др.) хотя бы раз в жизни питаются кровью позвоночных животных. Представители разных таксонов используют и разные способы добывания крови. Как правило, кровь сосут самки — это необходимо для развития яиц. Самцы (и самки в определенные периоды жизни) питаются соками растений.

Колюще-сосущий ротовой аппарат комаров включает следующие элементы. Удлиненная верхняя губа образует

http://jurassic.ru/

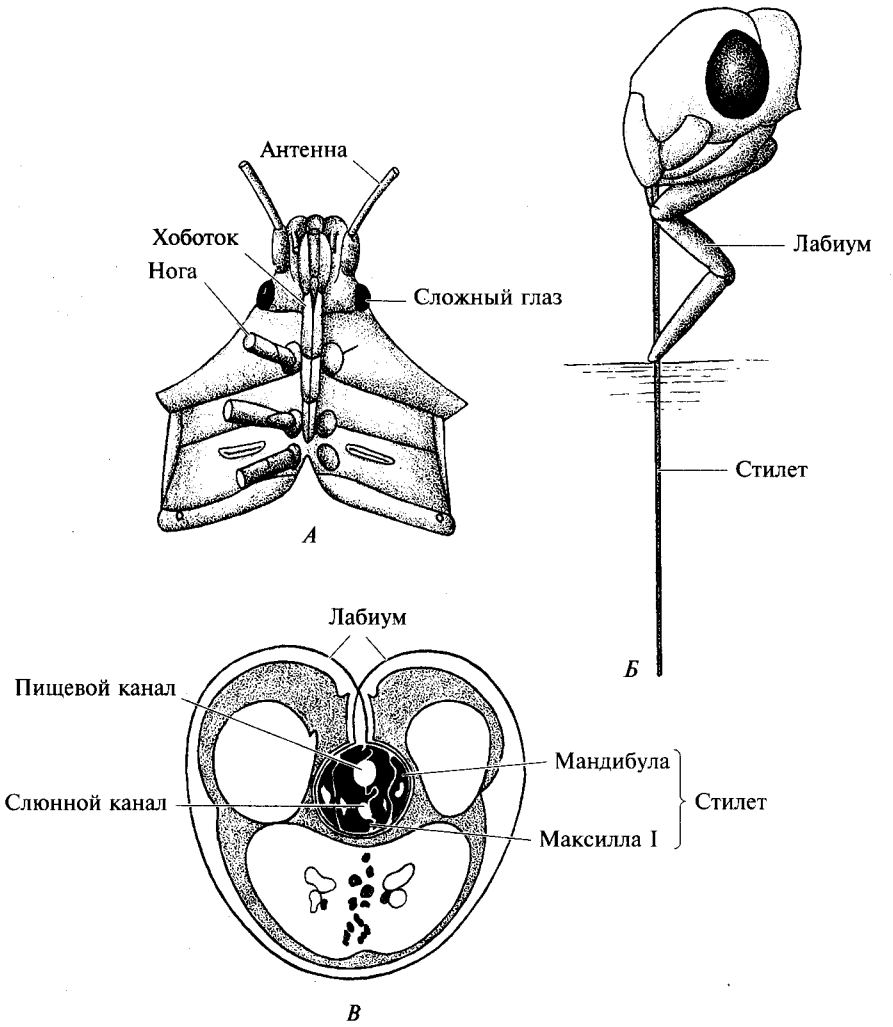


Рис. 21.4. Колюще-сосущий ротовой аппарат Hemiptera:

А — передняя половина тела клопа, вид снизу; *Б* — клоп прокалывает «стилетом» растительные ткани, нижняя губа, в покое защищающая «стилет», остается снаружи; *В* — поперечный разрез через хоботок клопа; пищевой и слюнной каналы образованы максиллами и мандибулами, «стилет» окружен нижней губой (*А* — по *Hickmann*; *Б* — по *Kullenberg*; *В* — по *Poisson*)

пищевой канал, по которому кровь поступает в пищеварительную систему. Мандибулы и максиллы I (рис. 21.5) представляют собой тонкие колющие стилеты. Нижняя губа (максиллы II) образует футляр для прочих ротовых частей. В гипофаринксе проходит узкий канал для выведения слюны. Последняя содержит антикоагулянт, препятствующий свертыванию крови. Зуд, вызываемый укусом комара, обусловлен аллергической реакцией организма на белки, содержащиеся в слюне.

Слепни и мошки имеют **режуще-лижущие ротовые части**[18]. Их укусы

http://jurassic.ru/

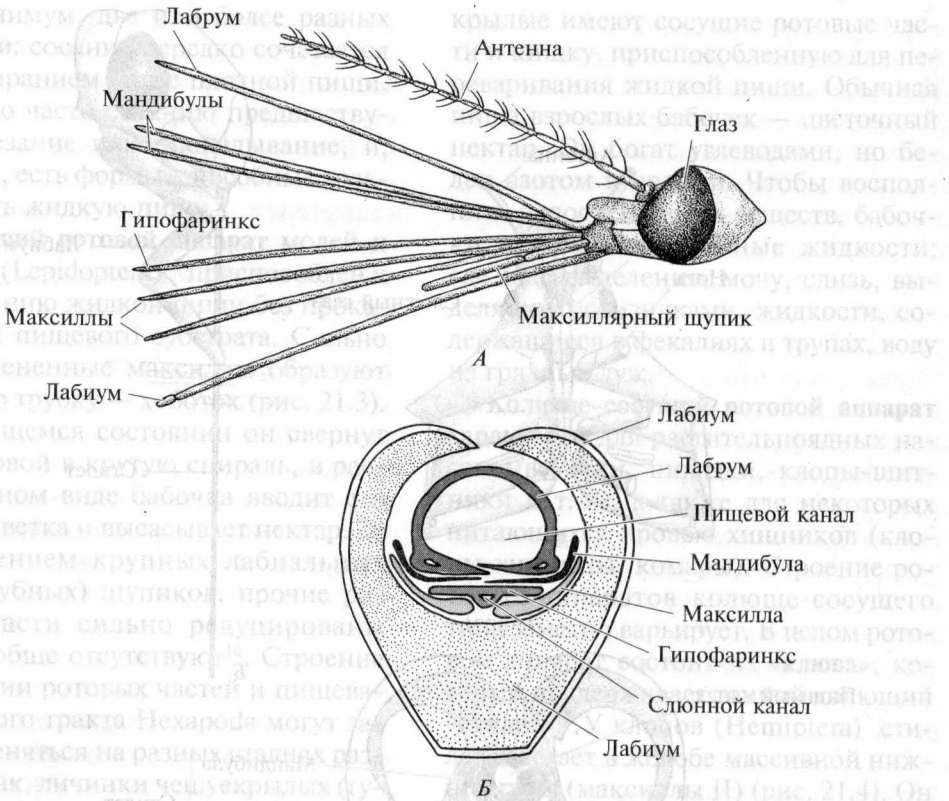


Рис. 21.5. Колюще-сосущий ротовой аппарат Diptera:
А — голова комара, вид сбоку; ротовые органы расправлены; *Б* — поперечный разрез через хоботок комара в рабочем состоянии (колющие части собраны в «стилет») (по *Waldbauer*, из *Ross*)

даже более болезненны, чем укусы комаров. Мандибулы — крошечные скальпели (рис. 21.6, *А*) — прорезают кожу добычи, а лабиум (максиллы II) (рис. 21.6, *Б*), подобно губке, впитывает сочащуюся из ранки кровь. Далее кровь попадает в рот по короткой трубке, образованной гипофаринксом и верхней губой.

Лижущий ротовой аппарат в чистом виде встречается у некоторых мух, включая *Musca domestica* (домашняя муха) (рис. 21.6, *Б*) и *Sarcophaga* (серая мясная муха). Их мандибулы и максиллы редуцированы. Хорошо развитые псевдотрахеи лабиума впитывают «соки» животного и растительного происхождения, если они доступны без разрезания покровных структур. Как все двукрылые, эти мухи могут питаться только жидкой пищей. Но они могут и разжижать плотные пищевые продукты, выделяя на их поверхность слюну, содержащую очень активные пищеварительные ферменты. Слюна выводится через лабиум, через него же всасывается и образующаяся жидкая пищевая масса.

Ротовой аппарат пчел и ос содержит как **грызущие**, так и **сосущие** элементы. Например, пчела сосет нектар через удлиненные максиллы и лабиум, а верхней губой и мандибулами грызет пыльцу и разминает воск.

http://jurassic.ru/

Гипофаринкс разделяет ротовую полость насекомых на две части (рис. 21.7). Передний участок, залегающий между верхней губой и гипофаринксом, называется **цибарием**, а задний, лежащий между гипофаринксом и нижней губой, — **саливарием**. Рот расположен на дорсальной стенке цибария. В саливарий открывается проток слюнных желез. У многих насекомых, питающихся жидкой пищей, мышцы цибария образуют **цибариальный насос**.

Пищеварение начинается в ротовой полости — здесь пища смешивается со слюной, а иногда и с ферментами средней кишки. Рот ведет в переднюю кишку (стомодеум), которая обычно делится на глотку, пищевод, зоб и более узкий провентрикулюс, или преджелудок (см. рис. 16.9; 21.8, *А*). Пища перемещается по кишечнику за счет перистальтических сокращений кольцевой мускулатуры. У сосущих насекомых глотка может служить мышечным насосом. Узкий пищевод соединяет глотку с провентрикулюсом. У многих насекомых задняя часть пищевода расширена и образует зоб для хранения пищи. У насекомых, которые поглощают твердую пищу, провентрикулюс обычно превращается в мускулистый, специализированный жевательный «желудок», снабженный сложными кутикулярными зубами для размалывания пищевых частиц (рис. 21.8, *Б*). У насекомых, поглощающих жидкую пищу, провентрикулюс преобразуется в простой клапан на границе со средней кишкой (рис. 21.8, *В*). Иногда преджелудок служит фильтром. У питающихся кровью блох из передней кишки в среднюю выдаются специальные шипы, которые служат для разрушения клеток крови.

У большинства Hexapoda под средней кишкой залегают две слюнные (лабиальные) железы. Их общий проток открывается в саливарий (рис. 21.7; 21.8, *А*). У первичнобескрылых шестиногих и небольшого числа крылатых форм помимо слюнных желез имеются также мандибулярные железы. (Слюнные железы не гомологичны лабиальным нефридиям Entognatha.) Слюнные железы выполняют разнообразные функции, главная из которых — выделение слюны для увлажнения ротовых частей и пищи. Они могут также продуцировать пищеварительные ферменты и в первую очередь амилазу, которая смешивается с пи-

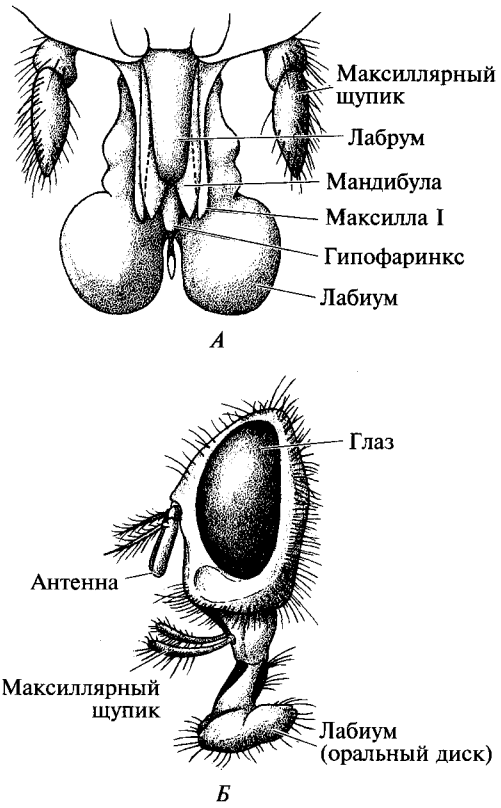


Рис. 21.6. Ротовые аппараты Diptera:

А — режуще-лижущий аппарат мошки; *Б* — голова и лижущий ротовой аппарат домашней мухи, вид сбоку (*А* — по *Ross H. H. 1965. A Textbook of Entomology.. 3rd Edition. John Wiley and Sons, New York*; *Б* — по *Snodgrass, 1935*)

http://jurassic.ru/

щевой массой еще до того, как последняя будет проглочена. К продуктам секреции слюнных желез относятся также шелк, слизь, гиалуронидаза, необходимая для разрушения соединительной ткани, пектиназа (у тлей), используемая для гидролиза пектина, входящего в состав клеточных стенок, яд (у некоторых хищников), агглютинины и антикоагулянты.

У многих чешуекрылых, ручейников, сеноедов и перепончатокрылых секрет специализированных слюнных желез имеет вид шелковой нити. Он используется для постройки куколочных камер, коконов, фильтров, сигнальных нитей и различного рода убежищ. Шелк выделяется через непарную срединную пору, расположенную на конце нижней губы. В дополнение к слюнным железам, шелк иногда выделяют видоизмененные придаточные половые железы, тарзальные железы и мальпигиевы сосуды.

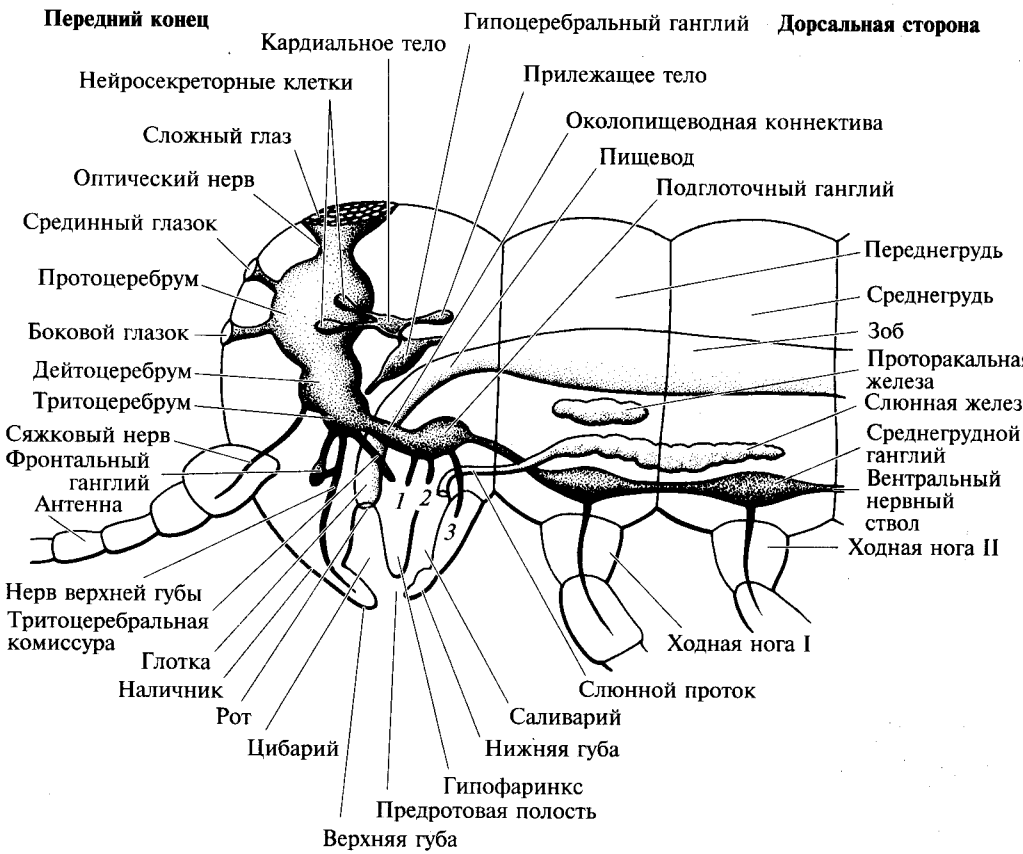


Рис. 21.7. Анатомия насекомых.

Голова и передняя часть груди насекомого, вид слева сбоку. Мандибула и максилла удалены, так что видны гипофаринкс и ротовая полость. Сложный глаз смещен на спинную сторону. *1* — мандибулярный нерв; *2* — максиллярный нерв; *3* — лабиальный нерв (с изменениями из нескольких источников, включая: *Klausnitzer B. 1996. Insekta (Hexopoda), Insekten*; в кн.: *Westheide, W. and Rieger R. M. (Eds.): Spezielle Zoologie, Erster Tiel: Einzeller und Wirbellose Tiere. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Pp. 601—681*; *Snodgrass R. E. 1935. Principles of Insect Morphology. McGraw-Hill, New York. 667 pp.*)

http://jurassic.ru/

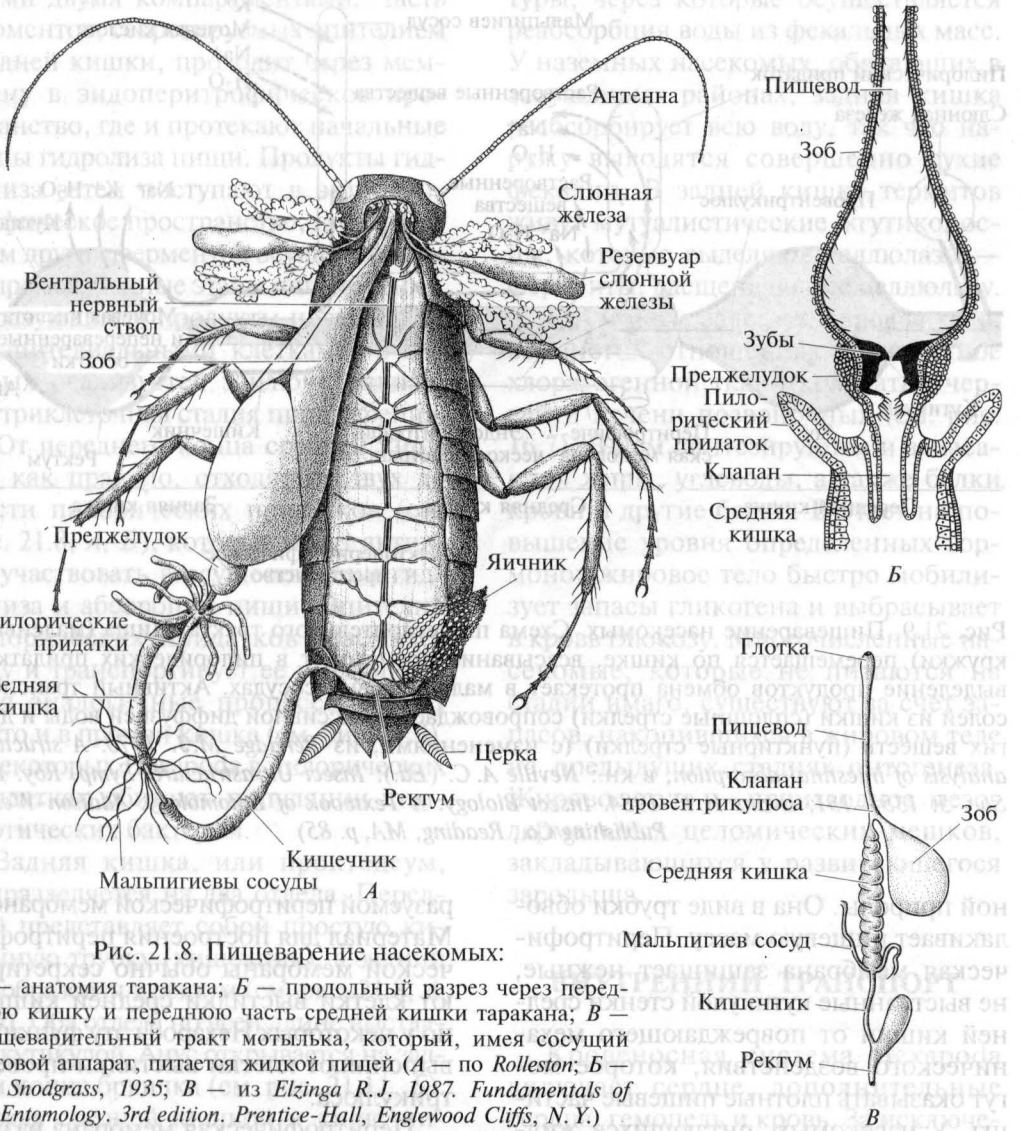


Рис. 21.8. Пищеварение насекомых:

А — анатомия таракана; *Б* — продольный разрез через переднюю кишку и переднюю часть средней кишки таракана; *В* — пищеварительный тракт мотылька, который, имея сосущий ротовой аппарат, питается жидкой пищей (*А* — по *Rolleston*; *Б* — по *Snodgrass, 1935*; *В* — из *Elzinga R.J. 1987. Fundamentals of Entomology. 3rd edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.Y.*)

Переднюю кишку от средней отделяет клапан (рис. 21.8, *Б*). Средняя кишка (желудок) имеет трубчатую форму. Как и у других членистоногих, это основной участок пищеварительного тракта, в котором осуществляются синтез и секреция ферментов, гидролиз и всасывание пищи. Средняя кишка представителей Entognatha, как и у большинства других животных, имеет энтодермальное происхождение. В то же время есть серьезные данные, позволяющие думать, что у Insecta этот отдел пищеварительного тракта формируется из эктодермы.

В средней кишке большинства Hexapoda, как и у многих других членистоногих, образуется перитрофическая мембрана (рис. 21.9). Это тонкая, пористая, неклеточная пленка секретор-

http://jurassic.ru/

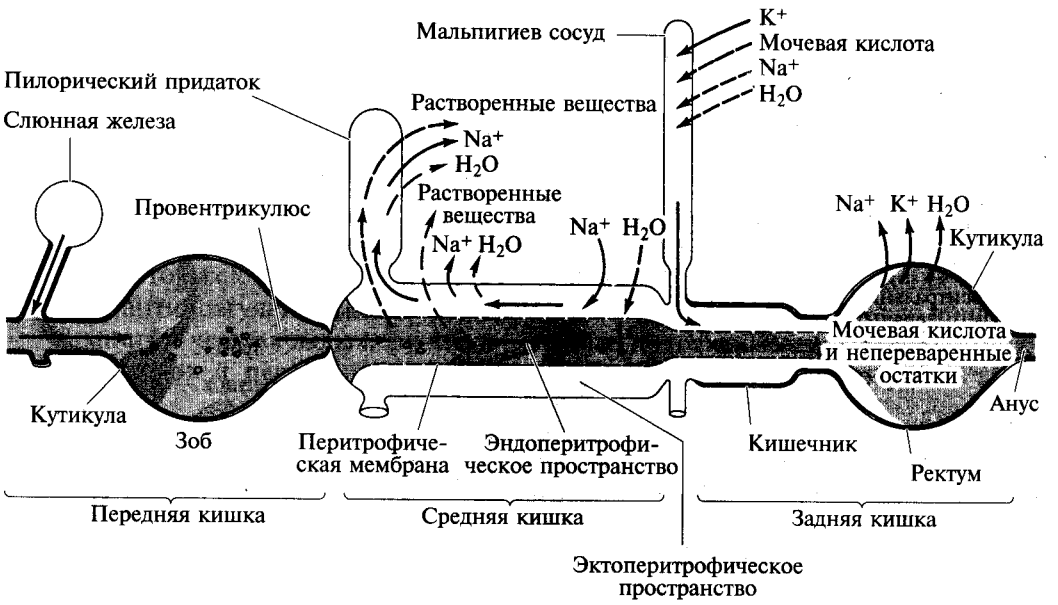


Рис. 21.9. Пищеварение насекомых. Схема пищеварительного тракта. Пища (маленькие кружки) перемещается по кишке, всасывание происходит в пилорических придатках, выделение продуктов обмена протекает в мальпигиевых сосудах. Активный транспорт солей из кишки (сплошные стрелки) сопровождается пассивной диффузией воды и других веществ (пунктирные стрелки) (с изменениями, из *Berridge M.J. 1970. A structural analysis of intestinal absorption*; в кн.: *Neville A.C. (Ed.): Insect Ultrastructure. Symp. Roy. Ent. Soc. 5: 135—151*; *Evans H.E. 1984. Insect Biology: A Textbook of Entomology. Addison-Wesley Publishing Co., Reading, MA, p. 85*)

ной природы. Она в виде трубки обволакивает пищевую массу. Перитрофическая мембрана защищает нежные, не выстланные кутикулой стенки средней кишки от повреждающего механического воздействия, которое могут оказывать плотные пищевые частицы. У насекомых, питающихся жидкой пищей, перитрофическая мембрана развита плохо или отсутствует.

Перитрофическая мембрана состоит из основного вещества (белки, гликопротеины и протеогликаны), пронизанного хитиновыми микрофибриллами. Обычно она перфорирована регулярно расположенными порами диаметром около 0,2 мкм. Через них микроворсинки эпителия средней кишки иногда выдаются внутрь полости, образуемой перитрофической мембраной. Материал для построения перитрофической мембраны обычно секретируют клетки выстилки средней кишки, но у некоторых Hexapoda эту функцию выполняют клетки выстилки провентрикулюса.

Перитрофическая мембрана разделяет полость кишки на два компартмента: эндоперитрофическое пространство, представленное полостью перитрофической трубки, и промежуток между перитрофической мембраной и стенкой кишки, который называется эктоперитрофическим пространством (см. рис. 21.9). Вероятно, мембрана играет важную роль в процессах пищеварения, ибо обеспечивает распределение разных ферментов между

http://jurassic.ru/

этими двумя компартментами. Часть ферментов, секретируемых эпителием средней кишки, проходит через мембрану в эндоперитрофическое пространство, где и протекают начальные этапы гидролиза пищи. Продукты гидролиза затем поступают в эктоперитрофическое пространство, где с участием других ферментов осуществляются промежуточные этапы пищеварения. Образующиеся продукты поглощаются эпителиальными клетками, в которых реализуется заключительная, внутриклеточная стадия пищеварения.

От переднего конца средней кишки, как правило, отходят от двух до шести пилорических придатков (см. рис. 21.8, *А*, *Б*), которые могут активно участвовать в осуществлении гидролиза и абсорбции пищи. Эпителий пилорических придатков всасывает воду и транспортирует ее в гемоцель, хотя аналогичные процессы имеют место и в прямой кишке (см. рис. 21.9). У некоторых Hexapoda в пилорических придатках обитают популяции симбиотических бактерий.

Задняя кишка, или проктодеум, подразделяется на два отдела. Передний представляет собой простую кишечную трубку (кишечник), а задний преобразован в ректум (см. рис. 21.8, *А*; 21.9). Оба отдела по всей длине выстланы кутикулой. Анус открывается на заднем конце брюшка (см. рис. 21.11, *Б*). Между средней кишкой и кишечником обычно залегает мускулистый пилорический сфинктер. Через заднюю кишку удаляются непереваренные остатки пищи и продукты обмена; кроме того, она принимает активное участие в поддержании водно-солевого баланса в организме. У большинства Hexapoda имеются **ректальные железы** (или какие-то другие сходные органы), которые формируются из эпителия задней кишки. Это главные структуры, через которые осуществляется реабсорбция воды из фекальных масс. У наземных насекомых, обитающих в засушливых районах, задняя кишка реабсорбирует всю воду, так что наружу выводятся совершенно сухие фекалии. В задней кишке термитов живут мутуалистические жгутиконосцы, которые выделяют целлюлазы — ферменты, расщепляющие целлюлозу.

В гемоцеле залегает **жировое тело**, во многих отношениях аналогичное хлорагогенной ткани кольчатых червей и печени позвоночных (см. рис. 16.7). В нем синтезируются и запасаются жиры, углеводы, а также белки крови и другие белки. В ответ на повышение уровня определенных гормонов жировое тело быстро мобилизует запасы гликогена и выбрасывает в кровь глюкозу. Многочисленные насекомые, которые не питаются на стадии имаго, существуют за счет запасов, накопившихся в жировом теле на предыдущих стадиях онтогенеза. Жировое тело — производное мезодермальных целомических мешков, закладывающихся у развивающегося зародыша.

ВНУТРЕННИЙ ТРАНСПОРТ

Кровеносная система Hexapoda включает сердце, дополнительные сердца, гемоцель и кровь. За исключением аорты, какие-либо другие кровеносные сосуды отсутствуют. Подобно другим членистоногим в брюшке над кишечником, в перикардиальном синусе залегает сократимая трубка — сердце (см. рис. 16.7). Сердце несет 1—12 пар остий. На переднем конце сердце сужается и продолжается вперед в виде головной аорты. От сердца к стенке тела тянутся парные крыловидные мышцы (см. рис. 16.7), расширяющие

http://jurassic.ru/

полость сердца во время диастолы. Систола возникает в результате сокращения миоэпителиальных клеток самого сердца. Она в виде перистальтической волны пробегает вдоль сердечной трубки.

Для Hexapoda характерна периодическая смена направления движения крови. У чешуекрылых, двукрылых и жесткокрылых кровь попеременно накачивается то в гемоцель головы, то в брюшной гемоцель. Когда кровь движется в обратном направлении, она покидает сердце через специальные парные выводящие остии, расположенные на заднем конце сердца.

В отсутствие артерий различного рода узкие выросты на поверхности тела, такие как антенны, ротовые части, ножки, крылья и церки, снабжаются кровью с помощью мускулистых **дополнительных сердец**. Каждое такое мешковидное сердце накачивает кровь в тот придаток, в основании которого оно расположено.

Многие шестиногие, обитающие в умеренных широтах, способны накапливать в крови ряд веществ (глицерин, сорбитол и трегалозу), которые, понижая точку замерзания крови, действуют как антифриз. У некоторых видов кровь и клеточные жидкости могут охлаждаться до −30 °C без замерзания. У ряда видов процесс замерзания внутренних жидкостей контролируется. У таких форм кристаллы льда формируются только во внеклеточных пространствах, где специальные белки служат центрами кристаллизации.

ДЫХАНИЕ

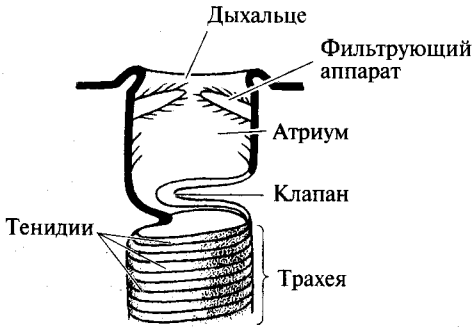
Газообмен осуществляется в системе воздухоносных трахей. Последние открываются наружу дыхальцами и доставляют кислород непосредственно к тканям, совершенно независимо от кровеносной системы. Для типичной (голопнейстической) дыхательной системы характерно наличие десяти пар дыхалец: 2 пары расположены на грудных сегментах и 8 пар на брюшных (см. рис. 21.1, *Г*, *Е*; 21.10, *Б*). Дыхальца связаны двумя главными **продольными трахейными стволами**, от которых отходят более тонкие трахеи. Последние неоднократно ветвятся, постепенно истончаются и в конце концов достигают головы, сердца, нервного ствола, мышц и кишечника. Продольные стволы соединены поперечными перемычками. Количество трахей, подводящих кислород к определенному органу, зависит от его метаболической активности и соответственно потребности в кислороде.

Наиболее примитивные дыхальца, встречающиеся у некоторых Entognatha, представляют собой простые отверстия в покровах. У большинства насекомых каждое дыхальце ведет в атриум, от которого и берет начало трахея (рис. 21.10, *А*). Дыхальца обычно снабжены особыми замыкательными аппаратами и фильтрами. Закрытие дыхалец уменьшает потери влаги, а фильтры препятствуют попаданию пыли и проникновению паразитов в трахейную систему.

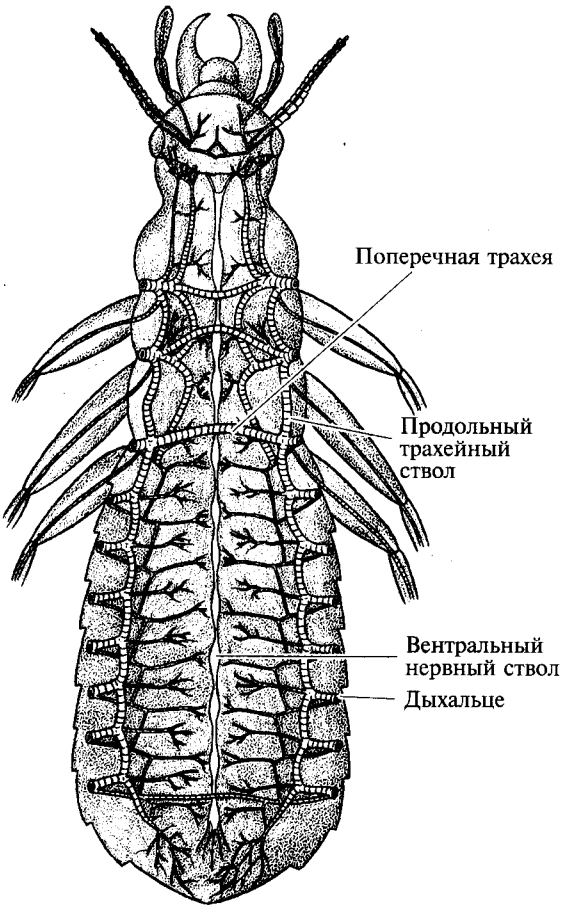
Кутикулярная выстилка трахей несет утолщения, имеющие вид правильных спиральных нитей, или **тенидиев** (рис. 21.10, *А*). Тенидии придают трахеям эластичность и препятствуют спадению их стенок. Эпикутикула трахей лишена воскового гидроизолирующего слоя, в целом типичного для экзоскелета. Иногда трахеи образуют местные расширения — воздушные мешки.

Самые концевые и наиболее узкие участки трахей называются **трахеолами** (рис. 21.10, *В*). Их диаметр состав-

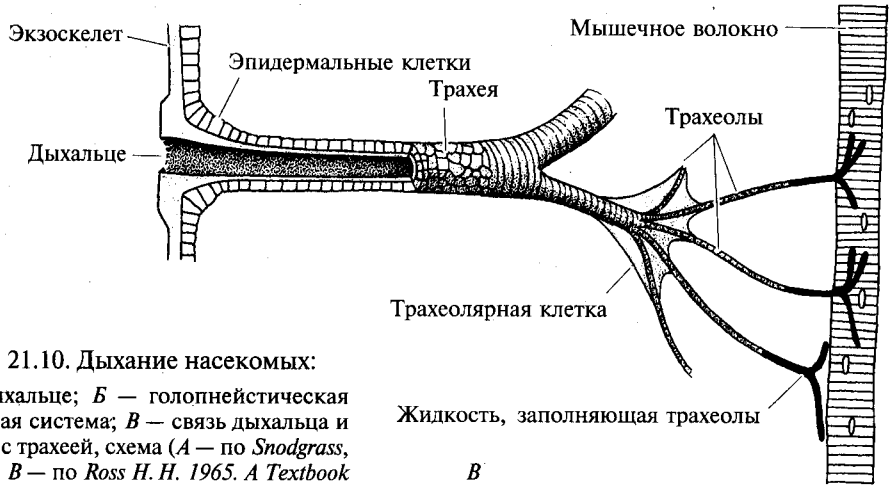
http://jurassic.ru/



А



Б



В

Рис. 21.10. Дыхание насекомых:

А — дыхальце; *Б* — голопнейстическая трахейная система; *В* — связь дыхальца и трахеол с трахеей, схема (*А* — по *Snodgrass, 1935*; *Б, В* — по *Ross H. H. 1965. A Textbook of Entomology. 3rd Edition. John Wiley and Sons, New York*)

http://jurassic.ru/

ляет около 1 мкм. Эти тончайшие, выстланные кутикулой внутриклеточные трубочки пронизывают цитоплазму специальных трахеолярных клеток[19]. Трахеолы направляются к конкретным клеткам-мишеням и вступают с ними в непосредственный контакт. В некоторых случаях, как это имеет место в летательных мышцах, трахеолы проникают даже в цитоплазму этих клеток и отдают кислород уже не просто клетке, а ее митохондриям. Кутикулярная выстилка трахей сбрасывается при линьке после гидролиза тенидиев. Так как трахеолы являются внутриклеточными образованиями, их тончайшая кутикулярная выстилка в процессе линьки сохраняется.

Движение газа по трахеям осуществляется за счет простой диффузии и мышечной вентиляции. Благодаря активной вентиляции воздух перемещается по крупным трахеям на небольшое расстояние от дыхалец, а диффузия обеспечивает транспорт газов в тончайших трахеолах, непосредственно по соседству с тканями-потребителями. Поскольку Hexapoda должны поддерживать баланс между удовлетворением потребности в кислороде и стремлением минимизировать потери влаги, дыхальца должны оставаться закрытыми настолько долго, насколько это возможно. Мелкие Hexapoda, обитающие во влажной среде (протуры, некоторые коллемболы), лишены трахей, и газообмен осуществляется через поверхность тела. Отсутствуют трахеи и у самых ранних стадий развития (нимф) некоторых водных насекомых, но у большинства крылатых форм трахейная система хорошо развита.

Обитающие в воде ювенильные стадии развития Insecta, как правило, все-таки обладают трахеями, водные взрослые насекомые имеют их всегда. Личинки веснянок и поденок имеют **замкнутую трахейную систему** без дыхалец (апнейстическую) и способны дышать под водой. Слепо заканчивающиеся, но заполненные воздухом трахеи начинаются в трахейных жабрах, которые имеют вид нитей или лепестков, расположенных по бокам тела. Кислород диффундирует из воды в жабру и попадает в трахеи. Некоторые водные личинки (например, личинки комаров) имеют открытую трахейную систему с одним или двумя дыхальцами на конце особой дыхательной трубки[20]. Личинка периодически поднимается к поверхности за атмосферным воздухом. Взрослые водные насекомые с открытой трахейной системой вынуждены для дыхания периодически всплывать на поверхность. Некоторые виды при этом пополняют запас свежего воздуха в воздушном пузыре, который удерживается на поверхности тела с помощью специальных, несмачиваемых волосков[21]. В этот воздушный пузырь открываются дыхальца, так что насекомое дышит, даже находясь под водой. В некоторых случаях, когда запас кислорода в пузыре заканчивается, кислород начинает поступать туда за счет диффузии из воды, что делает некоторых водных насекомых, обладающих открытой трахейной системой, практически независимыми от атмосферного воздуха.

ВЫДЕЛЕНИЕ

Катаболизм белков и нуклеотидов приводит к образованию аммиака, но у наземных видов он в жировом теле преобразуется в мочевую кислоту или нерастворимые соли аммония. Мочевая кислота нерастворима, относительно нетоксична, и для ее удаления из орга-

http://jurassic.ru/

низма требуется лишь небольшое количество воды. Главными же органами выделения являются мальпигиевы сосуды и ректум. Мальпигиевы сосуды отсутствуют или находятся в зачаточном состоянии у Entognatha, но имеются у всех насекомых, кроме тлей. От 2 до 250 сосудов свободно залегают в гемоцеле, где их омывает кровь, содержащая мочевую кислоту (см. рис. 21.8, *А*; 21.9) (подробнее см. гл. 16 и примеч. 24 к гл. 16. — *Примеч. ред.*).

Мальпигиевы сосуды — секреционные почки, неизбирательно поглощающие ионы, мочевую кислоту, воду и токсины из гемолимфы. В просвет сосуда выделяется первичная моча, которая затем перемещается в заднюю кишку. Некоторые ионы, сахара и вода реабсорбируются ректальным эпителием[22] и возвращаются в гемолимфу (см. рис. 21.9), а мочевая кислота с минимумом воды остается в прямой кишке и выводится через анус с фекалиями.

У некоторых первично бескрылых шестиногих, со слабо развитыми мальпигиевыми сосудами или совсем их не имеющими, важную роль играют «почки накопления», представленные специализированными клетками. Иногда эти структуры функционально дополняют мальпигиевы сосуды. В состав жирового тела входят специальные клетки, где накапливается мочевая кислота. Нефроциты, обычно расположенные по бокам сердца (см. рис. 16.7), поглощают ненужные вещества путем пиноцитоза. Поглощенные продукты накапливаются или после предварительной детоксикации возвращаются в кровь.

У некоторых примитивных шестиногих (Collembola из Entognatha, Zygentoma из Insecta) имеются два мешковидных нефридия (лабиальные почки), залегающих в голове. Лабиальная почка состоит из концевого мешочка с подоцитами и трубчатого протока. Нефридиопор открывается в основании нижней губы. Так как у многих Hexapoda, исходно лишенных крыльев, мальпигиевы сосуды развиты плохо или вообще отсутствуют, мешковидные нефридии могут играть важную роль в реализации экскреторной функции.

Из всех наземных членистоногих именно насекомые лучше всего сохраняют влагу. Восковой слой эпикутикулы препятствует испарению воды с поверхности тела, а способность значительную часть времени держать дыхальца закрытыми уменьшает потерю паров воды через трахейную систему. Выделение мочевой кислоты сокращает потери воды, которые обычно связаны с белковым обменом и дезаминированием. Реабсорбция воды в ректуме также обеспечивает эффективное сохранение воды, которая иначе неизбежно была бы потеряна в процессе экскреции и удаления непереваренных остатков пищи. Hexapoda — один из немногих таксонов, который объединяет беспозвоночных животных, способных производить мочу, которая гиперосмотична по отношению к крови. Как можно догадаться, водные насекомые выделяют не мочевую кислоту, а аммиак, и в ректуме у них всасываются преимущественно соли.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система насекомых в целом напоминает нервную систему остальных членистоногих (см. рис. 21.7; 16.11). Тенденция к слиянию сегментарных ганглиев выражена не очень сильно. Протоцеребрум иннервирует глаза, дейтоцеребрум — антенны, тритоцеребрум — верхнюю губу[23]. Подглоточный ганглий всегда состоит по

http://jurassic.ru/

крайней мере из трех слившихся парных ганглиев, контролирующих мандибулы, максиллы (I), лабиум (максиллы II), слюнные железы и некоторые цервикальные мышцы. Мозг и подглоточный ганглий соединены окологлоточными коннективами (см. также примеч. 30 к гл. 16; с. 88). У некоторых первично бескрылых и многих личинок крылатых насекомых брюшная нервная цепочка включает три грудных и восемь брюшных ганглиев, последний из которых — **терминальный ганглий** — образован тремя или четырьмя слившимися нервными узлами (см. рис. 16.11; 21.8, *А*). У продвинутых насекомых нервная система подверглась цефализации, и обособленных сегментарных ганглиев, расположенных по ходу брюшного нервного ствола, у них меньше. У некоторых видов концентрация нервной системы заходит еще дальше: все грудные и брюшные ганглии сливаются и формируют крупный **торакоабдоминальный ганглий**.

Висцеральная нервная система состоит из соматогастрической системы, непарных вентральных нервов и каудальной симпатической системы. Соматогастрическая система включает гипоцеребральный ганглий (см. рис. 21.7), фронтальный ганглий и нервы, идущие к передней кишке и средней кишке. Вентральные непарные нервы отходят по средней линии тела от сегментарных ганглиев и иннервируют дыхальца. Каудальная симпатическая система образована нервами, отходящими от терминального ганглия брюшной нервной цепочки к задней кишке и половым органам.

Основные компоненты **эндокринной системы** — группы нейросекреторных клеток в протоцеребруме, кардиальные тела, прилежащие тела и проторакальные железы (см. рис. 21.7). Линька, размножение, всасывание воды, биение сердца и метаболические процессы находятся под эндокринным контролем.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

На теле Hexapoda располагаются многочисленные и разнообразные сенсиллы. Особенно много их на усиках (сяжках), щупиках и ногах. Разные типы сенсилл, имеющих вид тонких волосков, «колышков», чешуек, крошечных куполов, пластинок, возникли в результате модификации всего одного исходного типа, представленного простыми чувствительными щетинками. С функциональной точки зрения сенсиллы Hexapoda представлены различными механорецепторами, колоколовидными органами, хеморецепторами, тимпанальными органами, проприоцепторами, хордотональными органами, гигрорецепторами и терморецепторами. Более подробно они рассмотрены в гл. 16: Введение в Arthropoda.

Сяжки, или антенны (антенны I), — это, пожалуй, главные «органы» чувств Hexapoda. У большинства представителей они несут обонятельные и вкусовые сенсиллы, механо-, термо- и гигрорецепторы. Многочисленные сенсиллы, в том числе вкусовые и осязательные, располагаются и на лапках ходных ног. Можно сказать, что мухи пробуют пищу на вкус ногами.

К фоторецепторам относятся простые глазки́ (оцелли) и сложные глаза. Глазки́ отсутствуют у многих взрослых насекомых. Если они все же имеются, то обычно два или три глазка локализуются на переднедорсальной поверхности головы (см. рис. 21.1, *А*). Фоторецепторные клетки глазка располагаются примерно так же, как и

http://jurassic.ru/

клетки отдельного омматидия сложного глаза. Глазки́ регистрируют изменения интенсивности света. Очень часто они демонстрируют высокую чувствительность при самом слабом освещении. Они играют определенную роль при ориентации организма в пространстве и, видимо, оказывают общее стимулирующее воздействие на сенсорные функции, повышая чувствительность других рецепторов. Число фасеток в сложных глазах наиболее велико у летающих хищников, которые ищут добычу при помощи зрения. Фасетки ночных насекомых крупнее, чем у дневных.

Воспринимаемая шестиногими часть спектра по сравнению с человеком сильно смещена в коротковолновую область. Большинство насекомых чувствительны к ультрафиолетовым лучам, с длиной волны 300—400 нм. Именно ультрафиолетовое излучение часто становится сигналом для демонстрации насекомым фототаксиса — как положительного, так и отрицательного. Представители высших групп насекомых имеют цветное зрение. Некоторые насекомые способны воспринимать поляризованный свет.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Hexapoda раздельнополы. Оплодотворение внутреннее, перенос спермы (за исключением некоторых первичнобескрылых форм) обычно прямой и осуществляется в процессе копуляции. Использование сперматофоров шестиногими следует рассматривать как плезиоморфный признак. Образование сперматофоров характерно для всех первичнобескрылых и очень многих крылатых форм. Половая система залегает в брюшке.

Типичная женская половая система включает два дорсолатеральных яичника, от которых отходят яйцеводы (рис. 21.11, *А*). Каждый яичник

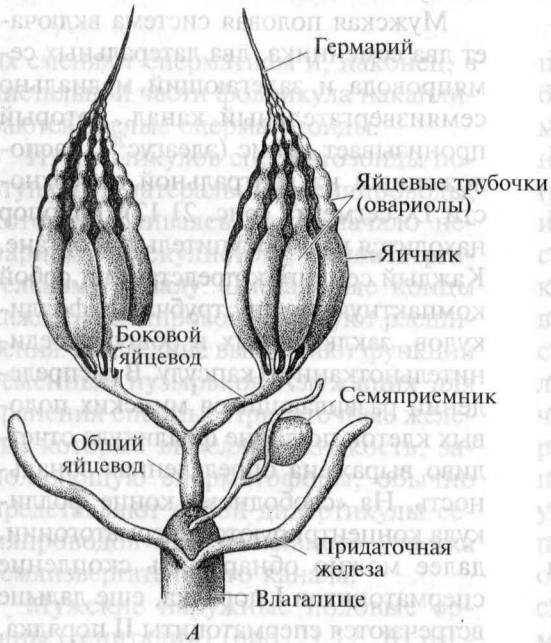


Рис. 21.11. Половая система самки насекомого:

А — строение; *Б* — конец брюшка, вид сбоку. Заметны половые отверстия и придатки, образующие яйцеклад. Римские цифры обозначают сегменты брюшка (по *Snodgrass, 1935*)

http://jurassic.ru/

представляет собой пучок **яйцевых трубок**[24]. Обычно общая оболочка, одевающая весь яичник, отсутствует, но при этом каждая яйцевая трубка покрыта клеточным слоем, в котором залегают собственные мышцы. Внедряются в этот слой и трахеолы. Яйцевая трубка состоит из узкого, занимающего проксимальное положение гермария, в котором зачатковые герминальные клетки митотически делятся и дают начало новым оогониям. За гермарием в дистальном направлении следует более широкий вителлярий, в котором в ооцитах откладывается желток. Каждый ооцит расположен в своем фолликуле. Фолликулярный эпителий выделяет водонепроницаемую яйцевую оболочку (хорион). У большинства насекомых, развивающихся с полным превращением, желток поступает к ооцитам из фолликулярных клеток-нянек; у примитивных шестиногих клетки-няньки отсутствуют[25]. Мейоз завершается, когда ооцит покидает яйцевую трубочку, а иногда — только после оплодотворения[26].

Латеральные яйцеводы объединяются в один общий яйцевод, ведущий во влагалище[27]. Влагалище в свою очередь заканчивается вентральным половым отверстием, расположенным на восьмом сегменте. Во влагалище открывается семяприемник, служащий для хранения спермы или сперматофоров. Имеются также парные придаточные железы, выполняющие разнообразные функции, включая секрецию клейкого материала для прикрепления яиц к субстрату. Оплодотворение происходит во время прохождения яйца по влагалищу. Для этого используется запасенная в семяприемнике сперма. В природе, у конкретных видов эта генерализованная схема реализуется в огромном количестве вариантов.

На VIII и IX сегментах самок нередко присутствуют наружные половые придатки (рис. 21.11, *Б*). У представителей Odonata, Orthoptera, Hemiptera, Hymenoptera и некоторых других таксонов эти придатки формируют трубчатый яйцеклад. В процессе откладки оплодотворенные яйца, вышедшие из полового отверстия, дальше перемещаются по просвету яйцеклада. Яйцеклад служит для откладки яиц в почву, приклеивания к поверхности листьев, введения их в тело другого насекомого или в древесину. У некоторых перепончатокрылых яйцеклад может преобразоваться в ядовитое жало. В таких случаях для откладки яиц он не используется. Жало имеют только самки. У представителей некоторых отрядов, лишенных настоящего яйцеклада, задние сегменты брюшка (обычно с VI по IX) могут телескопически складываться или, наоборот, сильно раздвигаться. В совокупности они образуют так называемый телескопический яйцеклад. В состоянии покоя он втянут в V сегмент.

Мужская половая система включает два семенника, два латеральных семяпровода и залегающий медиально семяизвергательный канал, который пронизывает пенис (эдеагус[28]), расположенный на вентральной поверхности IX сегмента (рис. 21.12). Гонопор находится на совокупительном органе. Каждый семенник представляет собой компактную группу трубчатых фолликулов, заключенных в общую соединительнотканную капсулу. В распределении развивающихся мужских половых клеток по длине фолликула отчетливо выражена определенная зональность. На «свободном» конце фолликула концентрируются сперматогонии, далее можно обнаружить скопление сперматоцитов I порядка, еще дальше встречаются сперматоциты II порядка,

http://jurassic.ru/

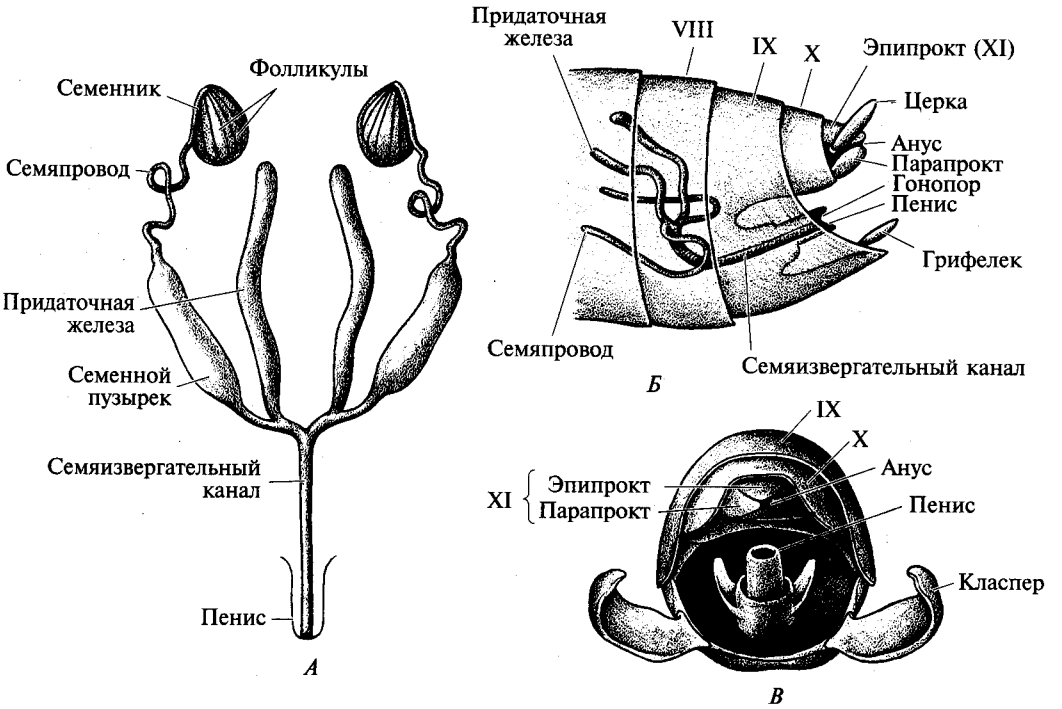


Рис. 21.12. Половая система самца насекомого:

А — строение; *Б* — конец брюшка, вид сбоку; заметны половые отверстия и другие структуры; *В* — брюшко, вид сзади; заметны пенис и класперы. Римские цифры обозначают сегменты брюшка (по *Snodgrass, 1935*)

их сменяют сперматиды и, наконец, в дистальной части фолликула накапливаются зрелые сперматозоиды.

Из фолликулов сперматозоиды поступают в латеральные семяпроводы, которые, сливаясь, дают начало непарному мускулистому **семяизвергательному каналу**. Дистальные концы каждого семяпровода образуют расширения. Последние выполняют функции семенных пузырьков, служащих для хранения спермы. Придаточные железы, которые выделяют жидкость, заполняющую сперматофоры, обычно представляют собой дивертикулы семяпроводов или начального участка семяизвергательного канала.

Мужские наружные половые органы (гениталии) (рис. 21.12, *Б*) расположены преимущественно на IX брюшном сегменте. Самцы стрекоз, мух, разных бабочек и многих других насекомых обладают класперами[29] (рис. 21.12, *В*), которые используются ими для удержания самки во время спаривания. Обычно считается, что класперы представляют собой сильно видоизмененные придатки (конечности) IX сегмента, однако их принадлежность к X сегменту тоже не исключается. Класперы самцов чрезвычайно разнообразны, и эта вариабельность проявляется на всех таксономических уровнях. Различия в строении этих придатков обычно используются как определительные признаки. Пенис служит для введения спермы или сперматофоров в половые пути самки. Хотя

http://jurassic.ru/

все эти структуры обычно называются «наружными гениталиями», обычно в состоянии покоя они втянуты в задний конец брюшка и снаружи незаметны.

Во время спаривания самец удерживает самку класперами и вводит совокупительный орган во влагалище. Для большинства шестиногих характерна передача спермы в сперматофорах. Однако у некоторых первичнобескрылых форм (например, Zygentoma и Collembola) спаривание отсутствует: самец откладывает сперматофор на землю, а самка сама подбирает его. Тем не менее в подавляющем большинстве случаев сперматофоры оказываются во влагалище самок в результате настоящего спаривания. По завершении спаривания сперма выводится из сперматофоров и сохраняется в семяприемнике. Яйца оплодотворяются практически в момент откладки, когда они проходят по яйцеводам и влагалищу. При каждом спаривании в семяприемник попадает большое количество спермы, достаточное для оплодотворения более чем одной порции яиц. Большинство Hexapoda за свою жизнь спаривается только один раз, в разных группах встречаются виды, которые спариваются несколько раз. Форм же, которые спаривались бы многократно, среди Hexapoda не существует.

Когда яйцо достигает яйцевода, оно уже одето плотным, мембрановидным хорионом, материал для построения которого секретируется фолликулярными клетками яичника. Хорион пронизан одним или несколькими отверстиями, которые называются **микропиле**. Через них сперма поступает внутрь этой оболочки. Хорион водонепроницаем и соответственно хорошо предохраняет развивающееся яйцо от высыхания. Эта особенность защитной оболочки оказалась важной адаптацией, во многом способствовавшей эволюционному успеху Hexapoda в освоении суши. Шестиногие откладывают яйца на самые разнообразные субстраты, в зависимости от того, какую пищу и какие места обитания предпочитают их личинки.

РАЗВИТИЕ

Для подавляющего большинства Hexapoda характерно поверхностное дробление. Яйца обычно макро- и центролецитальные. Как правило, яйца более специализированных видов содержат меньше желтка, чем яйца примитивных форм. Яйца ос-паразитоидов и некоторых других насекомых полностью лишены желтка и получают питательные вещества из окружающей среды. Выходящие из яиц личинки очень различаются по уровню развития, которого они достигли к моменту вылупления.

Основные стадии[30] жизненного цикла — яйцо, личинка и взрослая особь. Стадии в своем развитии могут проходить несколько «подстадий», или **возрастов**, которые разделены линьками. Взрослая стадия, или **имаго**, обычно представлена только одним возрастом. Имаго достигает половой зрелости и имеет функционирующие крылья. После вылупления из яйца ювенильная особь первого возраста проходит череду сменяющих друг друга возрастных стадий, которые чередуются с линьками. Завершается вся эта серия достижением взрослого состояния.

У представителей многих таксонов ювенильные особи «отвечают» за питание и рост, а взрослые — за размножение и расселение. У некоторых Hexapoda большая часть жизни (иног-

http://jurassic.ru/

да речь идет о нескольких годах) приходится на ювенильные возрасты, а продолжительность жизни имаго при этом составляет лишь несколько часов. В таких случаях ювенили аккумулируют в себе значительный пищевой резерв, за счет которого и существует имаго. У взрослых особей могут отсутствовать ротовые части, кишечник, и они вообще не питаются.

Развитие Hexapoda осуществляется по одному из четырех возможных вариантов. Простое **аметаболическое развитие** свойственно первичнобескрылым шестиногим. Молодь этих животных идентична взрослым особям во всем, кроме размеров тела и половой зрелости. Особи всех возрастов не имеют крыльев, поэтому единственные видимые различия проявляются лишь в размерах и степени половой зрелости. Взрослая стадия достигается очень постепенно, в результате серии последовательных линек. Каждый возраст (а их может быть более 50) немного крупнее предыдущего. Зрелые особи, достигшие взрослого состояния (возраста), наиболее крупные и имеют функционирующую половую систему. В отличие от остальных Hexapoda виды, для которых характерно аметаболическое развитие, продолжают линять и расти и после достижения половой зрелости. Взрослые особи и ювенили занимают одну и ту же экологическую нишу и соответственно конкурируют за ресурсы.

Гемиметаболическое развитие характерно для поденок, стрекоз и веснянок. Ювенильные особи лишены крыльев, неполовозрелы и внешне не очень похожи на взрослых. Ювенилей гемиметаболических и паурометаболических насекомых называют **нимфами**. Они имеют зачатки крыльев, которые постепенно увеличиваются в размере и становятся функционирующими крыльями только после заключительной линьки. Взрослые особи имеют крылья, могут размножаться, не линяют и не растут. (Единственное исключение представляют собой поденки, которые имеют две крылатые взрослые стадии — неполовозрелое субимаго и половозрелое имаго.) Нимфы живут в воде, в то время как взрослые особи обитают в воздушной среде. Таким образом, ювенильные и взрослые особи занимают разные экологические ниши[31] и не конкурируют за ресурсы.

Паурометаболическое развитие (постепенный, или неполный[32], метаморфоз) присуще кузнечикам, тараканам, уховерткам, клопам и ряду других насекомых. Оно во многом напоминает гемиметаболическое развитие. Главное различие сводится к тому, что в этом случае нимфы и взрослые демонстрируют отчетливо выраженное внешнее сходство. Взрослые особи крупнее личинок, имеют крылья и функционирующую половую систему (рис. 21.13). Личинка превращается в имаго в результате серии линек, число которых обычно фиксировано (четыре или пять), и линьки прекращаются, как только развивающийся организм достигает стадии половой зрелости. Взрослые особи не линяют и не растут. Внешне различимые зачатки крыльев появляются у ювенилей последних возрастов и увеличиваются с каждой линькой (рис. 21.13). Взрослые особи и нимфы, по-видимому, конкурируют друг с другом за пищу и другие ресурсы.

Голометаболическое развитие (полный метаморфоз, непрямое развитие) существенно отличается от прочих типов. Оно характерно для пчел, ос, муравьев, мух, бабочек, ручейников, жуков и ряда других насекомых. В жиз-

http://jurassic.ru/

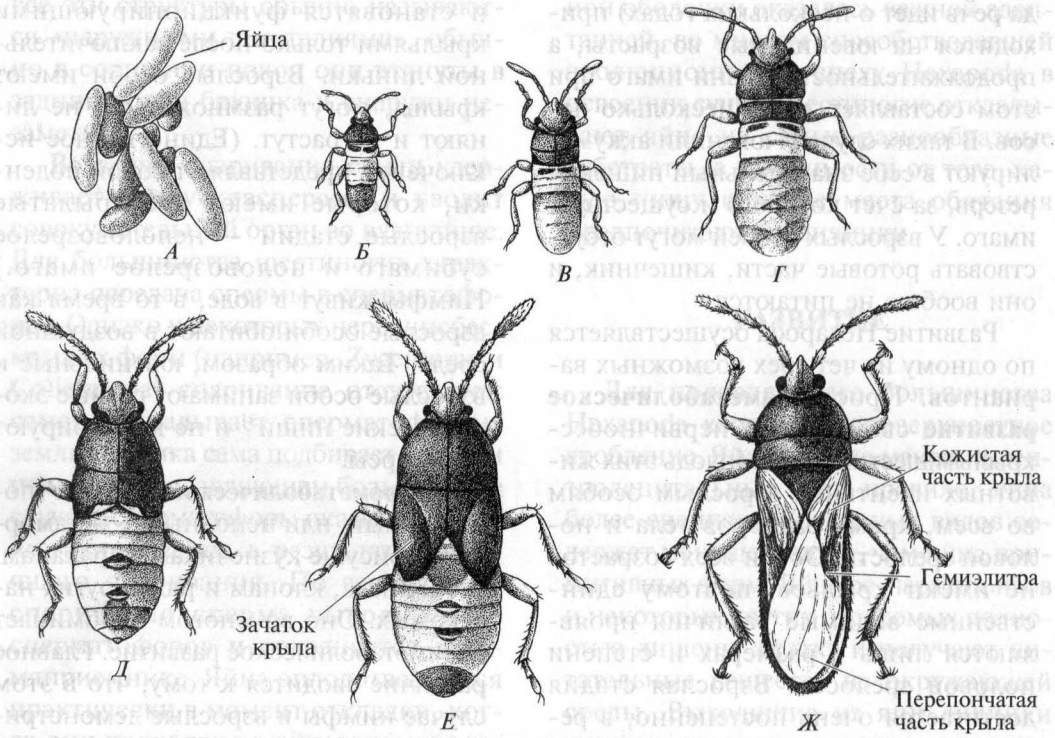


Рис. 21.13. Развитие насекомых: буквами обозначены стадии неполного превращения на примере клопа *Blissus leucopterus* (Hemiptera) (по *Ross H. H. 1965. A Textbook of Entomology. 3rd Edition. John Wiley and Sons, New York*)

Рис. 21.14. Развитие насекомых: стадии голометаболического развития на примере жука (Coleoptera) (по *Ross H. H. 1965. A Textbook of Entomology. 3rd Edition. John Wiley and Sons, New York*)

http://jurassic.ru/

ненном цикле голометаболических насекомых появляется дополнительная стадия — **куколка**, которая вклинивается между ювенилью последнего возраста и имаго (рис. 21.14). Куколку можно рассматривать как сильно измененную ювенильную особь, достигшую завершающего этапа развития. Имаго крылаты, половозрелы, не линяют и не растут. Червеобразные ювенили, которых часто называют «личинками» (см. также гл. 16, с. 79 и примеч. 43 к гл. 16, с. 91), совсем непохожи на взрослых особей (см. рис. 21.14; 21.21, *Г*). Личинки никогда не имеют зачатков крыльев. В своем развитии они проходят несколько возрастов. Переход от возраста к возрасту осуществляется в результате линьки. При этом личинки заметно вырастают, но никаких признаков сходства с имаго не приобретают. Пища личинок может весьма отличаться от того, чем питаются взрослые; ротовые части личинок и взрослых различны. Это исключает конкуренцию за пищевые ресурсы. Например, гусеницы (личинки бабочек) имеют грызущий ротовой аппарат, а взрослые бабочки — сосущий. Число линек варьирует в зависимости от таксона. В частности, личинки мух проходят в развитии четыре, реже три, возраста.

По завершении последнего личиночного возраста ювенильный организм, перелиняв, превращается в куколку. Куколки не питаются и обычно неподвижно лежат в защищенных местах. Это, в частности, может быть специальный кокон или вырытая в земле пещерка. Под покровами куколки бывшая личинка претерпевает метаморфоз, в процессе которого личиночные органы разрушаются, а структуры, свойственные будущему взрослому организму, воссоздаются заново из **имагинальных дисков**. Последние представляют собой скопления эмбриональных резервных клеток. В частности, из имагинальных дисков внутри организма формируются зачатки крыльев. Никаких «предшественников» крыльев у личинок нет, поэтому, когда из куколки выходит имаго с крыльями, можно говорить, что последние сформировались *de novo*.

Высокоспециализированные личинки голометаболических насекомых, вероятно, возникли вторично. Это произошло в результате того, что у них подавлялось формирование признаков, свойственных имаго. Появление этого типа развития имело большое адаптивное значение в эволюции насекомых, в частности потому, что позволило личинкам использовать иные источники пищи, осваивать другие места обитания и, наконец, вести совершенно иной образ жизни, нежели тот, который ведут взрослые насекомые. Таким образом, конкуренция между ними оказалась сведена к минимуму. Из 33 таксонов современных Hexapoda только для 11 (Coleoptera, Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Hymenoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Strepsiptera, Diptera, Siphonaptera и Mecoptera) характерно голометаболическое развитие, но именно они оказались самыми эволюционно успешными. На долю этих 11 таксонов приходится более 80 % всех видов.

Линька и метаморфоз находятся под эндокринным контролем. По аксонам от нейросекреторных центров протоцеребрума доставляется гормон **экдизиотропин**[33] к кардиальным телам (corpora cardiaca) (см. рис. 21.7; 21.15), представляющим собой нейрогемальные органы, связанные с аортой. Они накапливают экдизиотропин, а затем выделяют его в кровь, где он оказывает двойной эффект. Экдизиотропин

http://jurassic.ru/

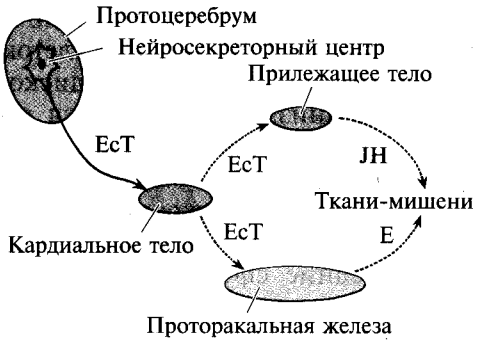


Рис. 21.15. Эндокринная система насекомых (схема).

Транспорт в аксонах показан сплошными стрелками, транспорт в крови — пунктирными стрелками; ЕсТ — экдизиотропин; Э — экдизон; ЮН — ювенильный гормон. Объяснения в тексте

заставляет **прилежащие тела** (corpora allata) синтезировать и выделять в кровь **ювенильный гормон**, а **проторакальные железы — экдизон**. Экдизон инициирует новую линьку, а ювенильный гормон определяет ее характер.

Под влиянием экдизона в эпидермисе начинаются изменения, связанные с процессом линьки. Прилежащие тела выделяют в кровь ювенильный гормон во время линьки. Таким образом, действие ювенильного гормона может проявиться лишь после начала линьки. Соответственно его активность проявляется лишь в сочетании с экдизоном. Конечный результат начавшейся линьки определяется уровнем содержания ювенильного гормона в крови. Ювенильный гормон подавляет экспрессию генов, управляющих развитием признаков, присущих взрослому организму. Если уровень его содержания в крови высок, то перелинявшая личинка останется личинкой; если он характеризуется промежуточными значениями, то личинка превратится в куколку; если он очень низок, то куколка перелиняет на имаго. В отсутствие ювенильного гормона ничто не препятствует формированию признаков взрослого организма и соответственно может осуществиться метаморфоз. Кроме того, без ювенильного гормона дегенерируют проторакальные железы, а как только исчезает этот источник экдизона, прекращается линька. Но это означает, что прекращается и влияние ювенильного гормона, эффект от присутствия которого проявляется только во время линьки.

Начало линьки может быть инициировано внешними (экологическими) факторами или какими-то внутренними (физиологическими) причинами. И те и другие могут стимулировать или ингибировать высвобождение экдизиотропина. Растяжение стенки кишки во время питания, колебания температуры или изменение фотопериода (длины дня) могут стимулировать выход экдизиотропина в кровь и соответственно начало линьки.

Жизненный цикл многих Hexapoda включает диапаузу — период физического и метаболического покоя, который позволяет животному пережить неблагоприятные условия, например длительную засуху или продолжительное похолодание. Диапауза находится под гормональным контролем. В состояние диапаузы организм может входить на любой стадии развития — яйца, личинки, куколки или имаго. Это определяется прежде всего видовой принадлежностью и конкретными условиями среды. Обычно для диапаузы организм использует какие-либо укрытые места: норки в грунте, коконы. Многие Hexapoda осенью в ответ на сокращение фотопериода перестают линять и входят в состояние диапаузы. Весной, когда фотопериод начи-

http://jurassic.ru/

нает увеличиваться, животные выходят из диапаузы, и линьки возобновляются.

Конкретные особенности размножения шестиногих в действительности очень разнообразны. Тли (Hemiptera[34]), например, большую часть сезона размножаются партеногенетически, а ближе к его окончанию переходят к половому размножению. Они продуцируют яйца, которые в состоянии диапаузы зимуют, а весной из них выходит молодь. Среди Hexapoda довольно много живородящих форм, которые относятся к самым разным отрядам. В основе простейшей формы живорождения лежит лецитотрофия — в организме самки фактически «самостоятельно» развиваются богатые желтком яйца. При матротрофии самка обеспечивает зародышей питательными веществами через плаценту. Это, несомненно, более совершенная форма живорождения. Самки серых мясных мух вынашивают эмбрионы в себе. На трупы и разлагающееся мясо они откладывают не яйца, а личинок первого возраста. Последние сразу же начинают питаться, что позволяет в полной мере использовать источник пищи, срок существования которого очень ограничен. **Полиэмбриония**, при которой первичный зародыш, состоящий из массы недифференцированных клеток делится и дает начало по крайней мере нескольким эмбрионам, широко распространена у некоторых паразитоидов из числа Hymenoptera. В теле насекомого-хозяина из одного яйца развиваются от двух до нескольких сотен личинок. Такие яйца обычно лишены желтка, развивающиеся зародыши питаются за счет хозяина. Крошечная хальцида *Litomastix* откладывает в тело большой гусеницы несколько яиц, из которых разовьются более тысячи личинок.

ЭКОЛОГИЯ

КОЭВОЛЮЦИЯ

Жизнь насекомых тесно связана с растениями. Между ними существуют сложные отношения, жизненно важные для тех и других. В этих взаимоотношениях можно выделить два главных аспекта: во-первых, насекомые в массе своей растительноядны, т.е. питаются растениями; во-вторых, многие растения опыляются насекомыми. В эволюционном плане эта взаимозависимость двух групп выражается в том, что растения изменяются в ответ на приобретение насекомыми определенных адаптаций, а насекомые точно так же реагируют на изменения растений. Подобные эволюционные взаимоотношения разных организмов носят название **коэволюции**. В рамках такой системы каждый из партнеров превращается для другого в важнейший селективный фактор. В случае с растительноядностью события разыгрываются по следующему сценарию: когда насекомые какого-то вида питаются определенными растениями, последние приобретают вполне конкретные защитные адаптации. Это в свою очередь приводит к появлению у насекомых новых, эффективных адаптаций, позволяющих преодолевать более совершенную «защиту» растений. Такие изменения следуют постоянно и напоминают гонку вооружений. Иначе складываются отношения между растениями и насекомыми-опылителями. Участие насекомых в опылении выгодно обоим партнерам. Тем не менее каждый из них стремится к извлечению максимальной выгоды для себя, стараясь при этом свести к минимуму собственные энергетические затраты.

http://jurassic.ru/

Многие Hexapoda являются облигатными фитофагами, для которых растения служат главным или даже единственным пищевым ресурсом, при этом насекомые становятся и наиболее опасными вредителями растений. Растения обладают двумя главными способами защиты от насекомых — химическими и механическими. К средствам химической защиты относится целый «арсенал» ядов и репеллентов, таких, как никотин, кофеин, сердечные гликозиды, атропин, соланин, танины, цианид, горчичные масла, различные алкалоиды и т.д. Иногда ткани растения содержат в высоких концентрациях трудно перевариваемые вещества — танины, смолы, кремнезем. К механическим средствам защиты относятся шипы, колючки и мелкие волоски. Для преодоления этих защитных барьеров насекомые выработали ряд ответных стратегий, в том числе и поведенческих. Например, они используют в пищу менее питательные, но зато и нетоксичные части растений. Многие насекомые, питающиеся растениями одного или нескольких видов, приобрели в процессе эволюции определенные ферментные системы, разрушающие растительные токсины. Некоторые насекомые, питающиеся растениями с млечным соком, сначала перерезают сосудистый пучок, по которому течет сок, а затем поедают те участки ткани, куда больше не поступает ядовитый алкалоид. У многих насекомых реализация жизненных циклов приурочена к сезонам, когда наиболее доступны кормовые растительные ресурсы.

Иногда складывается парадоксальная ситуация: довольно часто то или иное вещество, синтезируемое в растении для отпугивания вредителя, может служить аттрактантом для другого фитофага, приобретшего средства защиты от этого конкретного токсина. Как правило, такие виды узко специализированы на питании каким-то одним видом растений, ибо у них очень мало пищевых конкурентов, а иногда они полностью отсутствуют. Например, растения, относящиеся к зонтичным (сем. Apiaceae — морковь, тмин, петрушка, укроп и др.), содержат линейные фуранокумарины, отпугивающие большинство насекомых. Однако самок бабочки *парусника Papilio polyxenes* эти вещества привлекают — они откладывают яйца только на растениях этого семейства. Их гусеницы имеют ферменты, которые быстро обезвреживают токсичные фуранокумарины. На следующем этапе коэволюционных преобразований некоторые зонтичные приобрели способность синтезировать ангулярные фуранокумарины, которые, в отличие от линейных, токсичны для гусениц *парусников*. Некоторые растения семейства пасленовых (Solanaceae) — табак, томат, картофель, белладонна, дурман, паслен лжеперечный и др. — содержат сильнодействующие токсины, например никотин, которые отпугивают большинство насекомых. Однако есть виды, способные обезвреживать эти яды и соответственно кормящиеся исключительно на этих растениях. Гусеницы двух разных видов *бражников* поселяются на табаке и на томате, личинки *колорадского жука* — на картофеле.

Многие поселяющиеся на растениях насекомые вызывают образование **галлов**. В Северной Америке встречается приблизительно 2000 видов галлообразующих насекомых. Самки орехотворок (Hymenoptera) и галлиц (Diptera) откладывают яйца в ткани растения, которые в этом месте разрастаются, формируя вздутие — галл. Галлы хорошо заметны невооружен-

http://jurassic.ru/

ным глазом, их форма и размеры, как правило, видоспецифичны. По строению галла можно определить вид насекомого галлообразователя. Галл служит защитной камерой для развивающихся яиц, личинок и куколок; личинки питаются тканями галла. Образование галла стимулируют вещества, выделяемые сначала самкой при откладке яиц, а позже — личинками.

Самые яркие примеры коэволюции можно найти, изучая взаимные адаптации цветковых растений и насекомых-опылителей. Насекомые опыляют почти 70 % цветковых растений. Поразительное разнообразие строения цветков в значительной степени отражает многочисленные адаптации растений, облегчающие процесс опыления. К насекомым-опылителям относятся прежде всего пчелы, осы, бабочки и мухи.

Яркая окраска, запахи и сахаристые вещества, выделяемые нектарниками, используются растениями для привлечения насекомых и последующей «оплаты» выполненной ими работы. В цветке образуются нектар и пыльца — пища, привлекающая насекомых, которые потом перелетают на другие цветы и переносят пыльцу. Цветы разных видов растений, как правило, устроены таким образом, чтобы вероятность их опыления насекомыми, причем чаще всего относящихся к какому-то определенному виду, оказалась максимальной. Нектарники обычно находятся в глубине цветка, что заставляет опылителя пробираться мимо пыльников (и таким образом собирать пыльцу) или касаться рыльца (и переносить на него необходимую для оплодотворения пыльцу). Окраска цветков делает их как можно более заметными для опылителя. Многие цветы отражают ультрафиолетовые лучи, что позволяет растениям использовать способность насекомых воспринимать волны этой части спектра[35]. Растения, опыляемые ночными бабочками, часто имеют большие, бледные цветы, которые хорошо заметны лунными ночами. Контрастные цветные метки на цветке представляют собой настоящие указатели направления, используя которые насекомое может найти нектарники. Массовый вылет насекомых-опылителей совпадает с периодом цветения опыляемого растения, а период наивысшей суточной активности — со временем дня, когда раскрываются цветки.

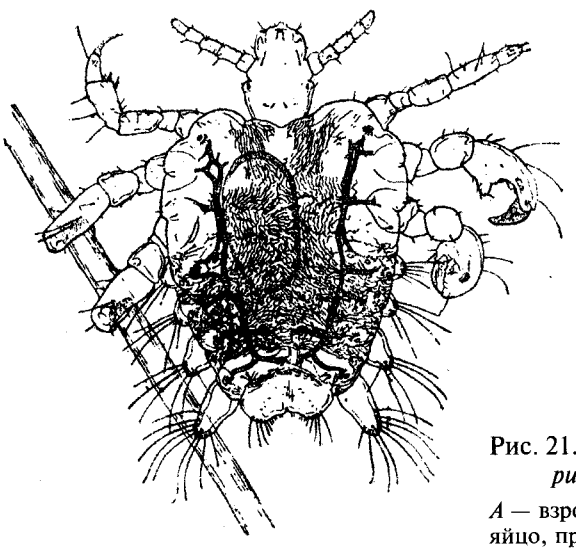
ПАРАЗИТЫ

Паразитизм весьма распространен среди насекомых. В процессе эволюции они переходили к паразитическому образу жизни неоднократно. Обычно паразитом становится какая-то одна стадия жизненного цикла — либо ювениль, либо взрослая особь. Благодаря этому организмы одного вида, но находящиеся на разных стадиях развития, используют разные пищевые ресурсы и разные места обитания. В таких случаях конкуренция между ювенильными формами и имаго сведена к минимуму. Многие виды насекомых паразитируют на стадии имаго, а их личинки, хотя прямо и не питаются на хозяевах, но опосредованно связаны с ними. Например, взрослые блохи (см. рис. 21.22, *А*) — это кровососущие эктопаразиты птиц и млекопитающих, личинки же блох, хотя и не живут на хозяине, но все свое развитие проходят в гнезде или норе последнего. Взрослые мухи, относящиеся к нескольким разным семействам, включая мух-кровососок и муху цеце, также являются гематофагами, пита-

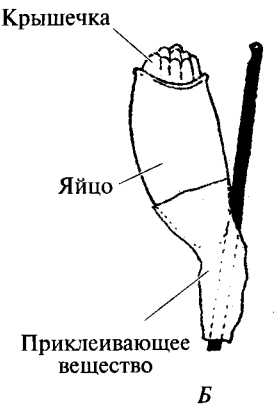
http://jurassic.ru/

ющимися на птицах и млекопитающих. Живородящие самки этих мух отрождают личинок последнего возраста, которые немедленно покидают хозяина и окукливаются. Таким образом, формально сами личинки непосредственно на хозяине не питаются, но при этом их вынашивает и «выкармливает» самка, которая поглощает кровь хозяина.

Встречается и обратная ситуация, когда паразитируют личинки[36]. Это характерно для многих ос и мух. Заболевания домашнего скота, диких млекопитающих, а иногда и людей, вызываемые личинками мух, представляющих несколько разных семейств, известны в ветеринарии под названием миазы (энтомозы). *Мясная муха Callitroga hominivorax* — опасный паразит животных и человека — откладывает яйца в раны; личинки питаются живыми тканями хозяина. *Желудочный овод Gasterophilus*[37] вызывает желудочно-кишечный миаз лошадей и других млекопитающих. Взрослая самка откладывает яйца на шерсть животного. Когда же потенциальный хозяин вылизывает свою шкуру, личинки вылупляются из яиц и попадают в пищеварительный тракт. Они развиваются, прикрепившись к стенке желудка или кишечника. В конце концов личинки вместе с фекалиями выходят наружу, где и окукливаются. Личинки *кожных оводов* (Cuterebridae) живут в подкожных опухолях млекопитающих, где питаются тканями и жидкостями. Личинки дышат через маленькое отверстие в коже. Самки *Dermatobia hominis* используют для заражения подходящих хозяев (человека, крупный рогатый скот, собак) необычную стратегию. Сначала самка овода ловит *муху-жигалку*[38] или комара, которые питаются кровью млекопитающих. Отложив яйца на захваченном насекомом, она выпускает его целым и невредимым. В отложенных на «переносчика» яйцах развиваются личинки первого возраста. Когда муха-переносчик нападает на млекопитающее животное и начинает питаться на нем, личинки освобождаются, переходят на поверхность тела



А



Б

Рис. 21.16. Phthiraptera: лобковая вошь, *Phthirus pubis*, паразитирующая на человеке:

А — взрослая особь, прицепившаяся к волоску; *Б* — яйцо, прикрепленное к волосу (*А*, *Б* — по Е. Н. Павловскому, 1948. Руководство по паразитологии человека. Т. II)

http://jurassic.ru/

позвоночного животного. Чуть позже они проникают в кожу последнего, используя для этого крошечное отверстие в покровах хозяина, оставшееся на месте укуса. Вокруг личинки образуется небольшой абсцесс, внутри которого и протекает ее последующее развитие, включающее смену трех возрастов. Созревшие личинки покидают хозяина, падают на землю и окукливаются.

Лишь у относительно небольшого числа видов все стадии жизненного цикла являются паразитами. Вши, большинство которых питаются кровью птиц и млекопитающих (рис. 21.16), постоянно находятся в контакте с хозяином. Постельные клопы сосут кровь на всем протяжении жизненного цикла, но контактируют с хозяином лишь эпизодически.

ПАРАЗИТОИДЫ[39]

Мы только что обсудили случаи «обычного» паразитизма, когда маленький паразит питается на крупном хозяине, но при этом, как правило, не убивает его. Паразит и хозяин контактируют друг с другом достаточно длительное время. Иначе складываются отношения между хищником и жертвой. Крупный хищник съедает убитую им более мелкую добычу; при этом контакт между ними весьма непродолжителен. Ряд насекомых, в частности представители трех крупных семейств — наездники-бракониды (Braconidae, Hymenoptera), наездники-ихнеумониды (Ichneumonidae, Hymenoptera) и ежемухи (Tachinidae, Diptera) — и некоторые другие, вступают с другими насекомыми в сложные отношения, в которых сочетаются признаки и паразитизма, и хищничества. Такие организмы называются **паразитоидами**. Паразитоиды меньше своих хозяев и сохраняют с ними контакт в течение длительного времени. Однако в конце концов они все-таки убивают и съедают своих хозяев. Не исключено, что большинство, а может быть и все ныне существующие виды Hexapoda, имеют по меньшей мере хотя бы одного специфичного паразитоида. Если это действительно так, то таких паразитоидных видов должно быть по крайней мере столько же, сколько всех прочих шестиногих вместе взятых. Паразитоидный тип взаимоотношений настолько широко распространен в природе, что, возможно, является самым важным механизмом контроля численности популяций насекомых. **Гиперпаразитоидами** называются формы, которые используют для своего развития других паразитоидов.

Самки паразитоидов откладывают яйца на поверхность тела или внутрь хозяина. Развивающиеся из яиц личинки поедают хозяина постепенно, оставляя нетронутыми жизненно важные органы. Таким образом, хозяин остается живым и даже продолжает питаться до полного завершения развития паразитоидов. Появление взрослых особей последних сопровождается гибелью хозяина. Среди паразитоидов есть как экто-, так и эндопаразиты. Они могут питаться любыми стадиями развития насекомого-хозяина, включая его яйца. Многочисленные крошечные паразитоиды очень сильно уступают по размерам яйцам насекомых-хозяев, в которых они развиваются и которыми они питаются. Взрослые особи обычно поглощают нектар или соки растений. Самки некоторых ос-паразитоидов имеют тонкий, похожий на иглу яйцеклад, которым прокалывают покровы хозяина. Некоторые наездники-ихневмониды (Ichneumonidae) (см. рис. 21.21, *Б*) от-

http://jurassic.ru/

кладывают яйца в личинок жуков-древоточцев, просверливая древесину при помощи длинного яйцеклада. Некоторые ежемухи (Tachinidae) лишены яйцеклада и откладывают яйца на субстрат, вылупившиеся из них личинки первого возраста сами находят хозяина и проникают в него.

Огородникам хорошо знакомы белые коконы наездника *Apanteles* (Braconidae), которые появляются на поверхности гусениц бражника *Manduca quinquemaculata*, поселяющихся на томатах. Самка наездника откладывает яйца в гусеницу, внутри нее в дальнейшем питаются и развиваются до 500 крошечных личинок. Завершая развитие, они выходят наружу, проделывая маленькие отверстия в кутикуле гусеницы, и плетут на ее поверхности коконы около 3 мм длиной. Из каждого кокона впоследствии вылетает маленький наездник. Другие наездники, бракониды, паразитируют в тлях, гусеницах *платяной моли* (*Tineola biselliella*), *непарного шелкопряда* (*Lymantria dispar*) и *бабочки-капустницы* (*Pieris brassicae*). Эти наездники являются важным средством биологической борьбы с вредителями.

КОММУНИКАЦИЯ

И общественные насекомые, и все остальные Hexapoda для связи с другими особями своего вида используют химические, осязательные, зрительные и слуховые сигналы. Биологически активные вещества, выделяемые животными в окружающую среду и специфически влияющие на особей того же вида, называются **феромонами**. Они часто служат для привлечения особей противоположного пола. Классическим примером может служить *непарный шелкопряд* (*Lymantria dispar*). Самки этого вида выделяют слабо концентрированный феромон, содержание которого в воздухе еще многократно снижается по мере того, как он разносится ветром. Однако самцы непарного шелкопряда способны улавливать этот химический сигнал даже тогда, когда концентрация феромона достигает предельно низких значений — 1 молекула на 10^{17} молекул атмосферных газов. Самцы находят самку, ориентируясь по направлению ветра и градиенту концентрации.

Некоторые насекомые феромонами маркируют тропы, по которым перемещаются, или занимаемые территории. Например, муравьи, возвращающиеся к муравейнику после успешной вылазки за пищей, метят поверхность грунта определенными веществами. Таким способом они отмечают путь, по которому другие муравьи могут добраться до только что обнаруженного источника пищи. Вещества, накапливающиеся в теле погибшего муравья, сигнализируют рабочим муравьям о необходимости удалить труп из муравейника. Если нанести на живого муравья экстракт, извлеченный из тельца мертвой особи, другие муравьи вынесут его — живого и сопротивляющегося — из гнезда. Некоторые феромоны вызывают тревожную реакцию у других особей, образующих как простое скопление, так и специализированную семью насекомых.

В некоторых случаях выделение феромонов может оказаться вредным для организмов, которые их производят, но оказывается весьма полезным организмам, которым адресован этот сигнал. Хищники и паразиты ищут добычу и животных-хозяев, используя для этого хеморецепцию, но потенциальные жертвы могут избежать своей участи, если запах хищника послужит им предупреждением. Некоторые насеко-

http://jurassic.ru/

мые-паразитоиды определяют местонахождение гусеницы, в которую им нужно отложить яйца, по веществам, выделяемым ее мандибулярными железами. Самки насекомых, личинки которых питаются растениями, ищут кормовые растения для откладки яиц, используя для этого хеморецепцию. По веществам, которые растения выделяют в воздух, самки бабочки *Melittia cucurbitae* находят кабачки, самки *зерновой совки* (*Apamea*) — молодые колоски зерновых культур, парусники *Papilio polyxenes* — петрушку, а жуки коровки (*Epilachna*) — бобы.

Вырабатываемые организмом вещества, оказывающие пагубное действие на представителей других видов, называются **алломонами**. Личинки некоторых сетчатокрылых способны выделять специальный газ, который обездвиживает жертву. Большинство перепончатокрылых выделяют яд, убивающий или парализующий добычу.

К визуальным сигналам относятся, в частности, биолюминесцентные вспышки светляков (Lampyridae). Они обеспечивают встречу самцов и самок. Например, летающие самцы *Photinus* вспыхивают через определенные, видоспецифичные промежутки времени. Самки, сидящие на растениях, вспыхивают в ответ. После взаимного «перемигивания» самец находит самку и осуществляется копуляция.

Насекомые издают звуки, используя для этого либо особые стридуляционные органы, либо специализированные, способные вибрировать мембраны[40]. Например, стрекотание прямокрылых (кузнечиков, сверчков и т.д.) вызывается трением друг о друга соответствующим образом видоизмененных участков покровов: твердый, зазубренный «кант» («скрепер») взаимодействует с жестким «напильником». Для каждого вида сверчков, например, характерна своя «песня», которая отличается от песен, издаваемых сверчками близких видов. Основное назначение этого «пения» — привлечение особей другого пола своего вида. Кроме того, оно предупреждает возможного соперника об агрессивных намерениях поющего насекомого. Для восприятия звуков служат специальные, мембранные тимпанальные органы. Цикады издают звуки за счет быстрого колебания хитиновых «мембран», расположенных в основании брюшка. Поющие цикады привлекают особей своего вида, благодаря чему формируются многочисленные агрегации насекомых (и самцов, и самок) в одном месте.

ОБЩЕСТВЕННЫЕ НАСЕКОМЫЕ

Колониальная организация, характеризующаяся интеграцией и взаимодействием морфологически объединенных или сохраняющих обособленность специализированных зооидов или особей одного вида, возникла у многих животных. Правда, функциональная взаимозависимость особей при их полной морфологической обособленности встречается только у некоторых насекомых, позвоночных и нескольких видов пауков. Общественная организация, или настоящая социальность, представляет собой высший этап развития колониальности. Среди насекомых она возникла у представителей лишь двух таксонов — Isoptera (термиты) и Hymenoptera (перепончатокрылые), но, по-видимому, именно этим обстоятельством можно объяснить эволюционный успех этих двух групп. К общественным насекомым относятся все термиты и муравьи, а также многие пчелы и осы. Хотя

http://jurassic.ru/

общественная организация развилась у термитов и перепончатокрылых независимо, ее высшие проявления очень сходны у представителей этих двух таксонов.

Настоящие общественные объединения насекомых характеризуются тремя основными признаками. Во-первых, члены такого сообщества[41] совместно заботятся о приплоде. Во-вторых, между ними существует разделение репродуктивных усилий: бесплодные особи выполняют всю физическую работу, необходимую для нормального существования семьи, тогда как фертильные обеспечивают размножение и воспроизведение сообщества. Обычно в составе семьи представлены по крайней мере две генерации, так что родителям помогает их потомство. И в-третьих, ни одна особь не может существовать вне семьи и не может быть членом никакой другой семьи кроме той, в которой она появилась на свет. Для общественных насекомых в той или иной степени характерен полиморфизм. Особи разных типов, встречающихся в составе семьи, образуют **касты**. Основные касты — фертильный самец, фертильная самка (царица, или матка), стерильные рабочие и стерильные солдаты. Самцы осеменяют матку, главное назначение которой воспроизводство членов семьи. Рабочие поддерживают существование семьи, а солдаты обеспечивают ее защиту. Каста определяется плоидностью яйца, а также качеством и количеством пищи, которую получает развивающаяся личинка.

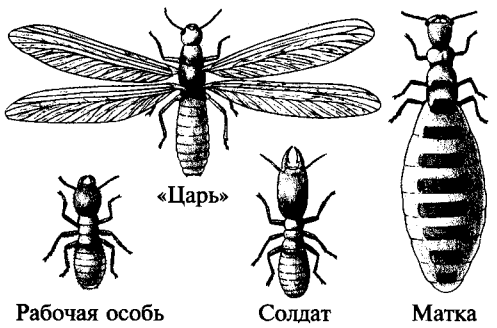


Рис. 21.17. Isoptera: касты распространенного в Северной Америке термита *Reticulitermes flavipes.*

Обратите внимание на простые четковидные усики, расположенные в основании крыльев линии, по которым обламываются крылья самцов, и склеротизованные тергиты, выделяющиеся на фоне мягких покровов остальной поверхности тела матки (по *Lutz*)

Термиты обычно строят гнезда в почве или древесине, однако иногда огромные, сложно устроенные гнезда возвышаются более чем на два метра над поверхностью земли. Семья состоит из репродуктивных и стерильных особей. Последние представлены рабочими и солдатами (рис. 21.17). В отличие от общественных перепончатокрылых рабочие и солдаты термитов могут быть и самцами и самками. Кроме того, поскольку развитие термитов протекает по паурометаболическому типу, в числе рабочих и солдат можно найти и ювенильных, и взрослых особей. Способный к размножению самец («царь») является постоянным членом семьи. Он периодически совокупляется с «царицей» — фертильной самкой. «Царица» в семье одна, однако ее яичники гипертрофированы, а вмещающее их брюшко заметно увеличено. Она способна производить до 3000 яиц в день. Рабочие строят гнездо и поддерживают в нем порядок. Защищающие колонию солдаты имеют большие, сильно склеротизованные головы, а также либо мощные мандибулы, либо фронтальную железу. Последняя секретирует липкую, ядовитую или отпугивающую жидкость, которая выделяется из поры или специального хоботовидного выроста, расположенного на переднем

http://jurassic.ru/

конце головы[42]. Рабочие и солдаты бескрылы. Представители репродуктивных каст имеют крылья, но используют их только для краткого брачного полета, в течение которого происходит спаривание и осуществляется расселение.

Примитивные термиты строят простые туннели и галереи в пнях и стволах, погруженных в почву или лежащих на ее поверхности. Они могут использовать и куски дерева, лишенные непосредственного контакта с почвой, но в этом случае между грунтом и этим куском дерева должен обязательно присутствовать какой-то изолированный «канал связи», обеспечивающий постоянный доступ к влаге. Многие тропические термиты строят подземные гнезда, конические верхушки которых возвышаются на несколько метров над землей. Наземные части состоят из смеси почвы и секрета фронтальной железы рабочих особей. Наконец, некоторые виды не создают подземных гнезд и не нуждаются в постоянной связи с грунтом. Они строят галереи в древесине над поверхностью земли. Когда такие термиты поселяются в зданиях, бороться с ними бывает очень непросто.

Значительная часть энергии, получаемой растениями в результате фотосинтеза, идет на образование целлюлозы и лигнина — полимеров, входящих в состав клеточных стенок. Потенциально эти два вещества являются богатым источником энергии, однако переваривать их исключительно трудно. Синтезировать ферменты, гидролизующие лигнин или целлюлозу, способны лишь немногие животные. К числу этих немногих относятся термиты, которые специализировались на использовании в качестве пищи древесины, травы, листьев, перегноя и экскрементов травоядных животных. Видимо, термиты способны синтезировать некоторые целлюлазы самостоятельно, но в основном они полагаются на жгутиконосцев, бактерий и грибы, которые поселяются в их пищеварительном тракте. Главным источником целлюлаз для большинства термитов являются эндосимбиотические жгутиконосцы, обитающие в задней кишке (подробнее см. Т. I, гл. 3, раздел «Разнообразие Axostylata». — *Примеч. ред.*). В результате анаэробного расщепления целлюлозы жгутиконосцы производят уксусную кислоту, которая поглощается эпителием задней кишки и с током крови доставляется клеткам, где расщепляется аэробным способом. Считается, что термиты близки к тараканам: некоторые тараканы также содержат переваривающих целлюлозу симбионтов[43]. Известный энтомолог Эдвард Уилсон как-то назвал термитов «общественными тараканами».

В кишке ряда термитов живут не жгутиконосцы, а анаэробные бактерии. Иногда термиты специально выращивают грибы базидиомицеты в специальных «грибных садах» на разлагающихся растительных остатках и фекалиях. Грибы расщепляют лигнин, а затем термиты поедают эти «сады». Продукты метаболизма лигнина усваиваются кишечными бактериями, превращаясь в питательные вещества, доступные термиту. Молодые термиты заражаются симбионтами (бактериями или простейшими) в процессе **проктодеального питания** — вылупившиеся из яиц ювенильные особи слизывают из ануса взрослой особи выделяемые ею фекалии. Этот процесс предполагает определенные социальные взаимодействия. Можно предположить, что наличие у термитов симбионтов оказалось важным фактором развития общественного поведения.

http://jurassic.ru/

Организация общественных перепончатокрылых основана, как и у термитов, на кастовой системе и разделении труда, но есть и различия. Солдаты и рабочие перепончатокрылых всегда представлены стерильными, диплоидными самками. Они могут быть крылатыми или бескрылыми. Диплоидны и репродуктивные самки. Репродуктивные самцы развиваются из неоплодотворенных яиц и, следовательно, гаплоидны. После копуляции с маткой, которая спаривается лишь однажды, самец, сыграв свою роль, погибает и никогда не входит в состав семьи как постоянный функционирующий элемент. Достаточно часто размножение осуществляется путем партеногенеза.

Семьи муравьев напоминают семьи термитов. Они обычно создают в почве, древесине или под камнями сложную систему галерей и туннелей. Рабочие и солдаты бескрылы. Репродуктивные особи имеют крылья, но теряют их после брачного полета. Некоторые муравьи совершают набеги на гнезда других видов и уносят оттуда их личинок и куколок, которые затем становятся «рабами» муравейника. Перепончатокрылым свойственно голометаболическое развитие, соответственно их личинки беспомощны и не могут существовать самостоятельно. Активными членами семьи являются только взрослые особи. Они кормят беспомощных личинок и тщательно ухаживают за ними и за куколками вплоть до завершения метаморфоза. Питание муравьев разнообразно. Многие из них — падальщики, но некоторые, например муравьи-жнецы, питаются семенами и запасают их. Муравьи-листорезы затаскивают кусочки свежих листьев в свои подземные «сады» и используют их как субстрат для выращивания грибов, которыми питаются. Способность возделывать «грибные сады» возникла у муравьев и термитов совершенно независимо. Тропические муравьи-кочевники не строят постоянных гнезд, временные стоянки они образуют на открытых местах. Во время массовых кочевок эти хищные муравьи поедают практически всех беспозвоночных на своем пути. Как правило, муравьи составляют 10—15 % животной биомассы наземных сообществ.

По сравнению с муравьями полиморфизм у пчел и ос выражен не столь отчетливо: каста солдат отсутствует, а рабочие особи крылаты. Тем не менее многие из этих насекомых приобрели удивительно совершенные адаптации к общественному образу жизни. Медоносная пчела *Apis mellifera* — хорошо изученное общественное насекомое. Полагают, что родина этого вида — Африка, а в области умеренного климата по всему миру он был интродуцирован относительно недавно. В отличие от других общественных пчел и ос умеренных широт семьи медоносной пчелы переживают зиму. Число семей увеличивается в процессе **роения** — деления исходной семьи. Одним из стимулов для роения служит превышение определенного числа рабочих особей в составе семьи (20 000—80 000). Тогда матка («царица»), а с ней и многие рабочие покидают улей. В старой колонии развивается новая матка, которая совершает несколько брачных полетов и спаривается с самцами (трутнями), запасая, таким образом, достаточно спермы на всю жизнь. Трутни после брачного полета погибают, так как в процессе копуляции их органы размножения буквально взрываются внутри самки.

Колонии медоносной пчелы очень велики. Рабочие пчелы живут недолго,

http://jurassic.ru/

однако их число постоянно пополняется; матка может откладывать в день до 1000 яиц. Рабочие пчелы строят шестиугольные восковые ячейки (соты), в которых личинки развиваются в бесплодных самок — будущих рабочих пчел. Характер развития личинок определяется тем, какой пищей их выкармливают рабочие пчелы. А выбор пищи, предлагаемой рабочими особям личинкам, определяется феромоном, выделяемым мандибулярными железами матки. Когда приближается роение или снижается жизнеспособность матки, продукция феромона снижается. В результате рабочие особи строят большие маточники — специальные ячейки для выведения будущих маток. Они помещают туда яйца, большое количество пищи и «маточное молочко», секретируемое гипофарингеальными железами. Питающиеся им личинки заканчивают свое развитие и превращаются в маток приблизительно за 16 дней. В это же время из неоплодотворенных яиц, помещенных в ячейки, сходные с ячейками для выведения рабочих пчел, развиваются гаплоидные трутни.

РАЗНООБРАЗИЕ HEXAPODA

Entognatha[C] (скрыточелюстные). Первичнобескрылые формы. Ротовые части погружены в углубление головной капсулы. Плохо переносят высыхание, большинство обитает во влажных местах. Аметаболическое развитие.

Collembola[O] (ногохвостки; рис. 21.18, *А*). Мелкие, лишены крыльев. На брюшке прыгательная вилка; имеется коллофор — приспособление для поглощения воды. Многочисленные, хотя и малозаметные обитатели лесной подстилки, почвы, гниющей древесины. Некоторые ногохвостки устойчивы к отсутствию влаги[44]. Как правило, пита-

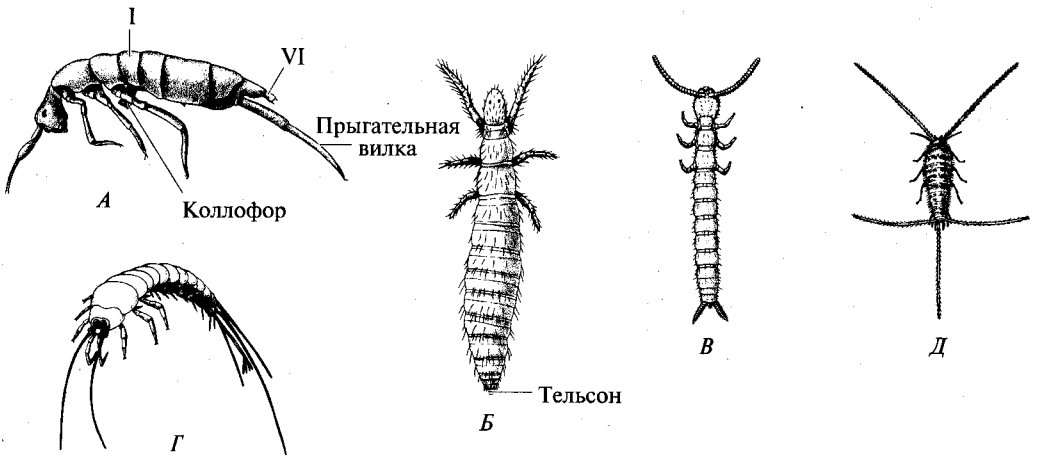


Рис. 21.18. Первичнобескрылые Hexapoda:

А—В — Entognatha; *А* — ногохвостка (Collembola); *Б* — *Acerentulus barberi* (Protura); *В* — *Anajapyx vesiculosus* (Japygina); *Г, Д* — первичнобескрылые Insecta: *Г* — прыгающая щетинохвостка (Archaeognatha), *Д* — чешуйница (Zygentoma) (*А* — по *Willem*; *Б* — по *Ewing, 1940*, из *Ross*; *В, Г* — по *Borror*; *Д* — по *Lutz*)

http://jurassic.ru/

ются разлагающимися растительными остатками и грибами. Из всех Entognatha ногохвостки меньше всего похожи на «насекомых» в обычном понимании этого слова. *Anurida*, *Hypogastrura*, *Isotoma*, *Neelus*, *Onychiurus*, *Podura*, *Sminthurus*, *Tomocerus*.

Protura[O] (протуры, или бессяжковые; рис. 21.18, *Б*). Небольшой таксон. Мелкие (менее 2 мм в длину). Усики и глаза утрачены. Передние ноги выполняют чувствительную функцию и направлены вперед, внешне напоминая усики. Голова конической формы. Не переносят высыхания и потому приурочены к влажным местам (влажные почвы лесной подстилки). Питаются, вероятно, грибами. *Acerentulus*, *Eosentomon*.

Campodeina[O]. Как и представители Japygina (иногда их объединяют с Campodeina в таксон Diplura), имеют длинные, многочлениковые усики, грифельки на большинстве брюшных сегментов, коксальные органы на некоторых из них. В длину едва достигают несколько миллиметров. Обитают во влажном перегное, гниющей древесине, под камнями и корой. *Campodea*.

Japygina[O] (рис. 21.18, *В*). Хищники, использующие клешневидные церки на конце брюшка для захватывания добычи. *Anajapyx*, *Japyx*.

Insecta[C] (насекомые). Таксон включает подавляющее большинство представителей Hexapoda (см. рис. 21.23). Успешно освоили наземные и пресноводные места обитания. Открыточелюстные (ectognathous), т. е. ротовые части расположены непосредственно на поверхности головы и не погружены в карман. Обычно имеются сложные глаза и глазки́.

Archaeognatha[O] (прыгающие щетинохвостки; рис. 21.18, *Г*)[45]. Цилиндрическое, чешуйчатое тело. Мандибулы одномыщелковые. На заднем конце брюшка три придатка. Бескрылые. Обитают во влажных местах — под корой и камнями, в лесной подстилке. Если их потревожить, прыгают. Питаются водорослями, лишайниками, мхом. Аметаболическое развитие. *Machilis*, *Petrobius*.

Zygentoma[O] (чешуйницы; рис. 21.18, *Д*). Бескрылые. Грифельки на большинстве брюшных сегментов. Мандибулы двухмыщелковые (как у всех насекомых, кроме Archeognatha). Три брюшных придатка. Обитают во влажных местах — в лесной подстилке и древесине, под камнями. Представители некоторых видов поглощают атмосферную влагу и могут населять сухие местообитания. Чешуйницы встречаются в жилых помещениях, где могут вредить книгам и одежде. *Atelura*, *Lepisma*, *Nicoletia*, *Thermobia*, *Tricholepidion*.

Pterygota[sC] (крылатые насекомые). Произошли от общего крылатого предка. Взрослые особи, как правило, крылаты. У представителей некоторых таксонов крылья модифицированы или утрачены. Прямой перенос спермы в процессе спаривания.

Ephemeroptera[O] (поденки; рис. 21.19, *А*). Взрослые особи — нежные, изящные насекомые с сетчатыми крыльями и двумя-тремя хвостовыми нитями на конце брюшка. Нимфы обладают расположенными на брюшке трахейными жабрами. Взрослые особи не питаются и живут очень недолго. Гемиметаболическое развитие; нимфы ведут водный образ жизни, взрослые особи — воздушный. Имаго представлено двумя возрастами; среди крылатых насекомых это единственный случай. *Baetis*, *Ephemerella*, *Hexagenia*.

http://jurassic.ru/

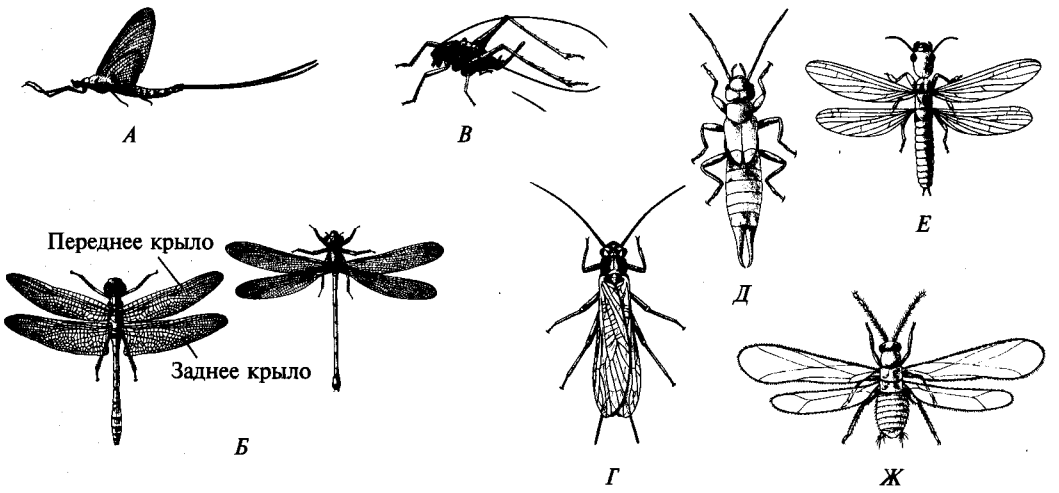


Рис. 21.19. Примитивные Pterygota:

А — поденка (Ephemeroptera); *Б* — стрекозы (Odonata): разнокрылая (слева) и равнокрылая (справа). «Polyneoptera»: *В* — рафидофорида (Orthoptera, Ensifera); *Г* — веснянка (Plecoptera); *Д* — уховертка *Forficula auricularia* (Dermaptera); *Е* — самец *Embia sabulosa* (Embioptera); *Ж* — *Zorotypus hubbardi* (Zoraptera) (*А* — по *Ross*; *Б* — по *Kennedy* из *Ross*; *В* — по *Lutz*; *Г* — по *Ross* из *Illinois Nat. Hist. Survey*; *Д* — по *Fulton* из *Borror and De Long, 1971*; *Д* — по *Enderlein* из *Comstock, 1930*; *Ж* — по *Caudell, 1920, Proc. Ent. Soc. Wash. Vol. 22* из *Comstock, 1930*)

Odonata[O 46] (стрекозы; рис. 21.19, *Б*). Как взрослые стрекозы, так и их нимфы — прожорливые хищники. Развитие гемиметаболическое. Нимфы ведут водный образ жизни, взрослые особи — воздушный. Личинки (нимфы) имеют хорошо развитую хватательную «маску», представляющую собой модифицированную нижнюю губу.

Anisoptera[sO] (разнокрылые стрекозы). Крупные, массивные насекомые, способны быстро летать. В состоянии покоя крылья направлены в стороны и располагаются горизонтально. *Anax*, *Cordulegaster*, *Gomphus*, *Macromia*.

Zygoptera[sO] (равнокрылые стрекозы). Стройные, изящные, полет порхающий. В состоянии покоя крылья сложены над брюшком. *Calopteryx*, *Coenagrion*, *Lestes*.

Neoptera[iC]. Все остальные насекомые. В состоянии покоя крылья сложены плоско вдоль брюшка. Утратили грифельки и коксальные органы.

«Polyneoptera» (ортоптероидные, или низшие Neoptera). Искусственная группа. Представители имеют церки, грызущие ротовые части и многочисленные мальпигиевы сосуды. Как правило, паурометаболическое развитие.

Orthoptera[O] (прямокрылые; см. рис. 21.1; 21.19, *В*). Крупные насекомые с хорошо развитой переднеспинкой и большими сложными глазами. Задние ноги обычно прыгательные. Яйцеклад самок большой, гениталии самцов снаружи незаметны. Как правило, имеются стридуляционные органы и органы слуха. Около 20000 видов. Широко распространенные насекомые, особенно многочисленны в тропиках. Растительноядны. Среди прямокрылых имеются опасные вредите-

http://jurassic.ru/

ли сельского хозяйства, например саранча.

Ensifera[sO 47]. Длинноусые прямокрылые. Кузнечики, катидиды, медведки, рафидофориды (рис. 21.19, *В*), сверчки. *Anabrus*, *Ceuthophilus*, *Conocephalus*, *Gryllus*, *Scudderia*.

Caelifera[sO]. Короткоусые прямокрылые. Настоящие саранчовые (см. рис. 21.1), триперстовые. *Melanoplus*, *Romalea*.

Phasmida[O] (палочники). Малоподвижные, скрытные насекомые с криптической формой тела и окраской. Имитируют стебли и листья растений. Тело обычно удлиненное, цилиндрическое. Крылья частично или полностью редуцированы, или же крупные, листовидные. Имеют отпугивающие железы. В основном растительноядные формы. Наиболее многочисленны и разнообразны в тропиках. Некоторые палочники достигают 30 см в длину. *Anisomorpha*, *Aplopus*, *Diapheromera*, *Timema*.

Grylloblattaria[O] (гриллоблаттиды). Удлиненные, вторично бескрылые насекомые. Живут в холодном и влажном климате, часто в горах. Обитают в лесной подстилке, под камнями, в почве, также под снегом. Хищники. Двадцать видов. *Grylloblattaria*.

Mantophasmatodea[O] (гладиаторы). Эта группа описана только в 2002 г. (предыдущее описание нового таксона насекомых ранга отряда относится к 1914 г.!). Взрослые насекомые вторично бескрылые. Нежное, удлиненное туловище. Хищники, передние ноги хватательные. Вероятно, родственны Mantodea и Phasmida. Четыре вида (два из них — вымершие), объединяемые в два рода (один вымерший). *Mantophasma*, *Raptophasma* (вымерший).

Dermaptera[O] (уховертки; рис. 21.19, *Д*). Тело удлиненное и уплощенное. Внешне напоминают некоторых жуков. Космополиты. Большие, иногда клешневидные церки используются для защиты и поимки добычи. Ведут ночной образ жизни, всеядны. *Doru*, *Forficula*, *Labia*.

Plecoptera[O] (веснянки; рис. 21.19, *Г*). Взрослые особи ведут воздушный образ жизни, нимфы обитают в воде. Две многочлениковые церки, медиальная нить отсутствует. Трахейные жабры нимф (если имеются) обычно на грудных сегментах. Личинки обитают только в чистой, прохладной, насыщенной кислородом воде; их присутствие наряду с личинками поденок и ручейников служит хорошим показателем качества воды. Гемиметаболическое развитие. *Allocapnia*, *Peltoperla*, *Perla*, *Pteronarcys*.

Embioptera[O] (эмбии; рис. 21.19, *Е*). Питаются растениями. В увеличенных лапках передних ног залегают прядильные железы. Несколько особей совместно плетут разветвленную сеть шелковистых трубок и живут в ней, но социальная организация отсутствует. Преимущественно обитатели тропиков. В Северной Америке встречается около 10 видов. *Anisembia*, *Embia*, *Oligembia*, *Oligotoma*.

Isoptera[O] (термиты; см. рис. 21.17). Мягкое тело, покровы слабо склеротизованы, светлые или темноокрашенные. На границе груди и брюшка перетяжка отсутствует. Усики многочлениковые. Передние и задние крылья одинакового размера. Отличить термитов от муравьев легко: последние имеют более темную окраску, коленчатые усики и тонкую «талию», а задние крылья у них меньше передних. *Cryptotermes*, *Nasutitermes*, *Reticulitermes*, *Zootermopsis*.

http://jurassic.ru/

Mantodea^{O} (богомолы). Крупные, удлиненные, медлительные насекомые. Защитная окраска. Передние ноги хватательные. Хищники, охотятся из засады. Удлиненная переднегрудь, очень подвижная голова, хорошо развитые глаза и глазки́. *Brunneria*, *Mantis*, *Stagmomantis*, *Tenodera*.

Blattaria^{O} (тараканы). Подвижные, обычно ночные насекомые. Всеядны. Некоторые питаются древесиной и подобно термитам содержат в кишечнике эндосимбиотических жгутиконосцев (см. примеч. 43. — *Примеч. ред.*). Тараканы близки к термитам и богомолам. *Blaberus*, *Blatta*, *Blatella*, *Periplaneta*, *Parcoblatta*.

Zoraptera^{O} (зораптеры; рис. 21.19, *Ж*). Редкие. Около 30 видов, объединяемых в один род *Zorotypus*. Напоминают мелких термитов. Встречаются в теплых районах. Образуют поселения[48] под древесными остатками, часто в кучах опилок. Вероятно, питаются спорами грибов и трупами мелких членистоногих.

Eumetabola (высшие Neoptera). Мальпигиевых сосудов очень мало. Личиночные глазки у взрослых особей не сохраняются.

Paraneoptera^{SO} (гемиптероидные, родственные настоящим клопам). Сосущий ротовой аппарат. Предковые формы, вероятно, напоминали сеноедов. Паурометаболическое развитие.

Psocoptera^{O} (сеноеды; рис. 21.20, *Д*). Мелкие, нежные, слабо пигментированные насекомые. Вероятно, примитивные, сходны с предковыми формами гемиптероидных насекомых. Грызущие, а не сосущие ротовые части. Используя гипофаринкс, могут извлекать влагу из атмосферного воздуха. В основном растительноядные. Живут под корой, под камнями, в листве. Книжная вошь (*Liposcelis*) обитает в старых книгах и питается плесенью. *Archipsocus*.

Phthiraptera^{O} (пухоеды и вши; рис. 21.20, *А*, *Б*)[49]. Эктопаразиты птиц и млекопитающих. Уплощенное тело. Вторично бескрылые. Цепкие ноги (см. рис. 21.1, *А*). Грызущий или сосущий ротовой аппарат. Все стадии жизненного цикла протекают на хозяине. Передача паразитов осуществляется при контакте с зараженной особью, в том числе при половом контакте. Вероятно, произошли от сеноедоподобных предков.

Anoplura^{sO} (вши; см. рис. 21.16, *А*; 21.20, *Б*). Эктопаразиты млекопитающих. Питаются кровью, используя для этого сосущий ротовой аппарат и глоточный насос. Некоторые виды переносят возбудителей опасных заболеваний. *Лобковая вошь*, или *площица* (*Phthirus pubis*), *платяная вошь* (*Pediculus humanus*), *головная вошь* (*Pediculus capitis*).

«Mallophaga»^{sO} (пухоеды; рис. 21.20, *А*). Преимущественно паразитируют на птицах. Ротовые части грызущие, мандибулы хорошо развиты. Питаются кожей, волосками, кусочками перьев. *Cuclotogaster*, *Felicola*, *Menacanthus*, *Menopon*. *Trichodectes canis* — промежуточный хозяин ленточных червей, паразитирующих у собак.

Hemiptera^{O} (клопы) (см. примеч. 34. — *Примеч. ред.*). Самый большой отряд среди насекомых с геми- и паурометаболическим развитием (80 000 видов). Сосущий ротовой аппарат (см. рис. 21.4), питаются жидкой пищей растительного или животного происхождения. Представляют практический интерес как

http://jurassic.ru/

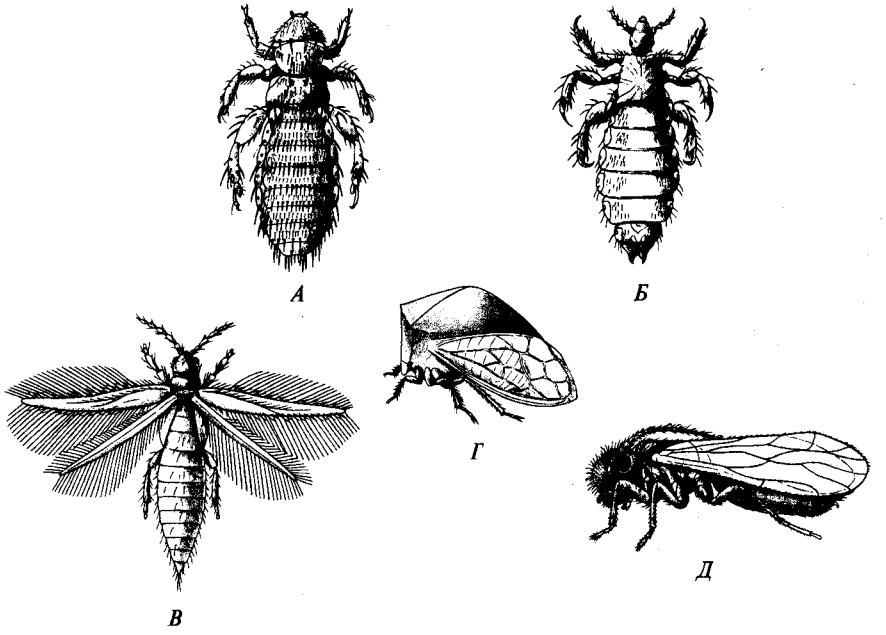


Рис. 21.20. Гемиптероидные насекомые (Paraneoptera):

А — пухоед (Phthiraptera, «Mallophaga»); *Б* — головная вошь, *Pediculus humanus* (Phthiraptera, Anoplura); *В* — трипс (Thysanoptera); *Г* — горбатка буйвол *Ceresa bubalus* (Hemiptera, «Homoptera»); *Д* — сеноед (Psocoptera) (*А, Б* — из *Grassé P. (Ed.)*: *Traite de Zoologie*; *В* — по Moulton из *Grassé P. (Ed.)*: *Traite de Zoologie*; *Г* — по *Irving* из *Curran H. 1954. Golden Playbook of Insect Stamps. Simon and Schuster, New York*; *Д* — по *Sommerman* из *Ross*)

вредители и переносчики заболеваний растений и животных.

Heteroptera[sO] (разнокрылые, или полужесткокрылые: щитники, хищнецы, водомерки, постельные клопы и многие другие; см. рис. 21.13). Передние крылья представляют собой гемиэлитры: проксимальная часть склеротизована, дистальная — перепончатая. Задние крылья целиком перепончатые. У большинства имеются отпугивающие железы. В основном наземные, но несколько важных таксонов представлены полуводными и водными формами. *Corixa*, *Dysdercus*, *Gerris*, *Lygaeus*, *Murgantia*, *Notonecta*, *Reduvius*, *Triatoma*.

Homoptera[sO] (равнокрылые: тли, хермесы, цикады, цикадки, горбатки; рис. 21.20, *Г*). Растительноядны, питаются исключительно растительными соками. Обе пары крыльев перепончатые. *Adelges*, *Aetalion*, *Aphis*, *Magicicada*, *Philaenus*, *Stictocephala*, *Tibicen*.

Thysanoptera[O] (трипсы, или бахромчатокрылые; рис. 21.20, *В*). Мелкие (0,5—5 мм). Ротовые части сосущие, имеется цибариальный насос. Часто представляют серьезный практический интерес — среди трипсов есть вредители и переносчики заболеваний растений, а также опылители. Крылья узкие, опушенные, жилок мало. *Aeolothrips*, *Heterothrips*, *Idolothrips*, *Merothrips*, *Thrips*.

Holometabola[SO] (насекомые с голометаболическим развитием). Наиболее эволюционно успешная группа

http://jurassic.ru/

шестиногих. Включает бабочек (200000 видов), ручейников (9000 видов), комаров и мух (100000 видов), ос, пчел и муравьев (130000 видов), жуков (300000 видов) и ряд других групп. Имеется стадия куколки, на которой личинка претерпевает глубокие перестройки и превращается в имаго.

Coleoptera^{O} (жуки; см. рис. 21.14). Самый большой отряд насекомых. Морфология и экология жуков исключительно разнообразны. Покровы сильно склеротизованы. Передние крылья представляют собой жесткие надкрылья (элитры), задние крылья гибкие, перепончатые. Многие жуки и их личинки растительноядны, но есть среди них и хищники (например, *божьи коровки*). В основном наземные, но представители нескольких групп играют важную роль в пресноводных экосистемах. *Copris*, *Dermestes*, *Dytiscus*, *Gyrinus*, *Photinus*, *Popillia*, *Rodolia*, *Stenelmis*.

Neuroptera^{O} (сетчатокрылые: муравьиные львы, златоглазки, сизириды, мантиспы; рис. 21.21, *А*). Взрослые сетчатокрылые — изящные, нежные, хищные насекомые. Ротовой аппарат грызущий. Большие глаза, длинные усики. Sisyridae — водная группа, личинки питаются пресноводными губками. Личинки муравьиных львов поджидают добычу (мелких членистоногих) на дне воронки в сухом песке. *Chrysopa*, *Climacia*, *Climaciella*, *Mantispa*, *Myrmeleon*, *Oliarces*, *Sisyra*.

Megaloptera^{O} (вислокрылки, или большекрылые). Довольно крупные. Грызущий ротовой аппарат, длинные усики. Передние и задние крылья одинаковые, перепончатые, с примитивным жилкованием, в покое крышеобразно сложены над брюшком. Сложные глаза хорошо развиты. Личинки хищные, живут в воде, имеют трахейные жабры. *Corydalus*, *Sialis*.

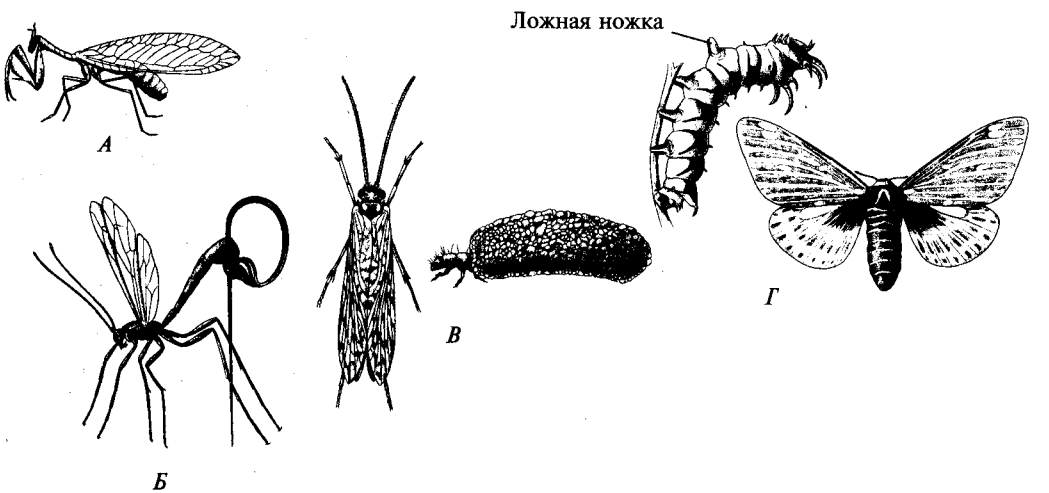


Рис. 21.21. Holometabola:

А — *Mantispa cincticornis* (Neuroptera); *Б* — самка наездника (Hymenoptera); обратите внимание на длинный яйцеклад; *В* — ручейники (Trichoptera): имаго и личинка в домике; *Г* — цитерония королевская (*Citheronia regalis*) и ее гусеница (Lepidoptera) (*А* — по *Banks* из *Borror and De Long, 1971*; *Б* — по *Lutz*; *В* — по *Mohr*; *Illinois Nat. Hist. Survey* из *Ross*; *Г* — по *Lutz*)

http://jurassic.ru/

Raphidioptera[O] (верблюдки). Напоминают вислокрылок, однако голова и переднегрудь сильно вытянуты и выдаются далеко вперед по отношению к конечностям и крыльям. Взрослые особи — хищники, живут среди растений. Личинки тоже хищники, живут под корой хвойных деревьев. *Raphidia.*

Hymenoptera[O] (перпончатокрылые: пилильщики, муравьи, пчелы, осы, наездники; рис. 21.21, *Б*). Большой и разнообразный таксон. Ротовой аппарат грызущий, иногда сосущий. Крылья прозрачные, перепончатые, в некоторых случаях отсутствуют (например, у рабочих муравьев). У некоторых перепончатокрылых второй сегмент брюшка сужен и образует стебелек. Самки с яйцекладом, который иногда преобразуется в жало. Личинки большей частью лишены конечностей, ротовые части грызущие. Среди перепончатокрылых много опылителей. *Apanteles*, *Aphidius*, *Apis*, *Bombus*, *Eciton*, *Solenopsis*, *Vespa*, *Vespula*, *Xylocopa.*

Trichoptera[O] (ручейники; рис. 21.21, *В*). Четыре крыла, покрытые мелкими волосками, в покое сложены на спине. Ротовые части развиты слабо. Взрослые ручейники живут относительно недолго и либо не питаются вообще, либо пьют воду и нектар. Личинки водные, часто приурочены к определенным микробиотопам. Наиболее разнообразны в быстрых, холодных горных ручьях. Личинки, используя секрет прядильных желез, строят «домики» из частиц растений, песчинок и т. п. С помощью паутинных нитей они закрепляются на камнях. Некоторые виды сооружают из паутины «фильтры» для сбора взвешенных в воде частиц. *Beraea*, *Helicopsyche*, *Hydropsyche*, *Polycentropus*, *Sericosloma.*

Lepidoptera[O] (бабочки, или чешуекрылые; рис. 21.21, *Г*). Крылья, тело и конечности покрыты пигментированными чешуйками и волосовидными щетинками. Мандибулы отсутствуют (см. примеч. 16. — *Примеч. ред.*), максиллы образуют длинный хоботок (см. рис. 21.3) для высасывания нектара и соков растений, представители некоторых видов во взрослом состоянии не питаются. Личинки бабочек (гусеницы) питаются растениями. Выделяемый слюнными железами шелк используется в том числе для построения кокона, в котором окукливается личинка последнего возраста. *Actias*, *Danaus*, *Heliconius*, *Heliothis*, *Lymantria*, *Manduca*, *Melittia*, *Papilio*, *Sibine.*

Mecoptera[O] (мухи-скорпионницы; рис. 21.22, *Б*). Ротовые части вытянуты в длинный, направленный вниз хоботок. Крылья, как правило, большие, перепончатые. Взрослые особи всеядны, личинки питаются органикой. *Bittacus*, *Boreus*, *Panorpa.*

Siphonaptera[O] (блохи; рис. 21.22, *А*). Мелкие, вторично бескрылые насекомые. Покровы сильно склеротизованы; тело сжато с боков. Эктопаразиты птиц и млекопитающих. Прыгательные ноги. Питаются кровью, ротовой аппарат колюще-сосущий. Переносят бубонную чуму (*Xenopsylla*) и тиф (*Nosopsyllus*). Спаривание происходит на хозяине или в его гнезде, яйца падают в гнездо, где вылупляются личинки. Они питаются органическим детритом и не паразитируют. В конце концов личинки окукливаются, взрослые особи нападают на хозяина. *Ctenocephalides*, *Orchopeas*, *Pulex.*

http://jurassic.ru/

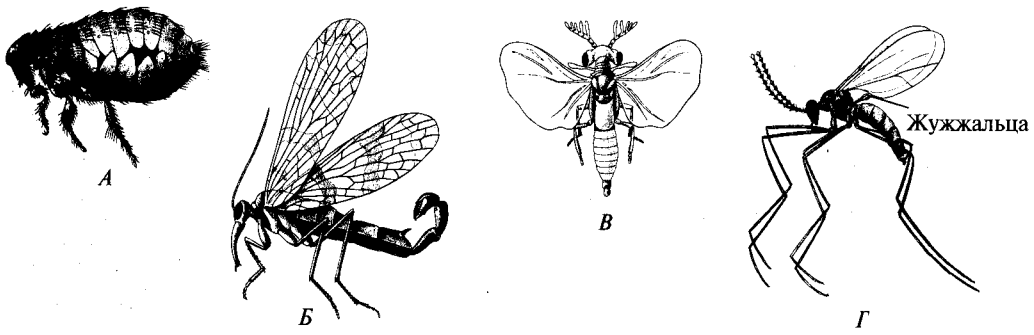


Рис. 21.22. Holometabola:

А — блоха (Siphonaptera); *Б* — самец мухи-скорпионницы *Panorpa helena* (Mecoptera); *В* — самец *Halictophagus serratus* (Strepsiptera); *Г* — галлица *Aphidolestes meridionalis* (Diptera) (*А* — по *Bouche* из *Borror and De Long, 1971*; *Б* — по *Taft* из *Borror and De Long, 1971*; *В* — по *Bohart*; *Entomological Society of America* из *Borror and De Long, 1971*; *Г* — по *USDA* из *Borror and De Long, 1971*)

Strepsiptera[o] (веерокрылые; рис. 21.22, *В*). Мелкие насекомые, ведущие необычный образ жизни. Личинки и взрослые самки паразитируют на других насекомых. Самки бескрылы, внешне напоминают личинок и никогда не покидают хозяина[50]. Они погружены в покровы хозяина, так что снаружи заметен лишь небольшой бугорок (передний конец тела с дыхальцами). Питательные вещества из крови хозяина поступают в паразита непосредственно через проницаемую кутикулу брюшка. Самцы крылаты; передние крылья представляют собой небольшие, булавовидные придатки, похожие на жужжальца; задние крылья большие, вееровидные, необычной формы. Самцы имеют большие выпуклые глаза. Самцы не паразитируют, не питаются, живут недолго. На усиках обычно есть отростки. *Eoxenos*, *Halictophagus*, *Stylops*, *Triozocera*.

Diptera[o] (двукрылые; рис. 21.22, *Г*). Крупный таксон, включающий домашних мух, оводов, слепней, комаров, москитов, мошек, долгоножек и многих других. Большие, хорошо развитые глаза. Передние крылья перепончатые и служат для полета, задние крылья редуцированы и представляют собой жужжальца. Ротовые части разнообразны, чаще всего сосущие или лижущие, используются в сочетании с цибариальным насосом. Почти все взрослые двукрылые питаются жидкой пищей растительного или животного происхождения. Самки многих видов сосут кровь позвоночных животных. Среди двукрылых есть много переносчиков опасных болезней животных и человека. Личинки многих форм обитают в воде или во влажных местах, в том числе в гниющей органике. Самки откладывают яйца в субстрат, подходящий для питания личинок. *Aedes*, *Aphidolestes*, *Callitroga*, *Chaoborus*, *Dermatobia*, *Eristalis*, *Gasterophilus*, *Musca*, *Psychoda*, *Tabanus*.

Поскольку в этой короткой обзорной главе нет возможности подробно обсудить филогению насекомых, мы приводим только кладограмму (без апоморфий), иллюстрирующую вероятные взаимоотношения между упоминавшимися выше таксонами (рис. 21.23).

http://jurassic.ru/

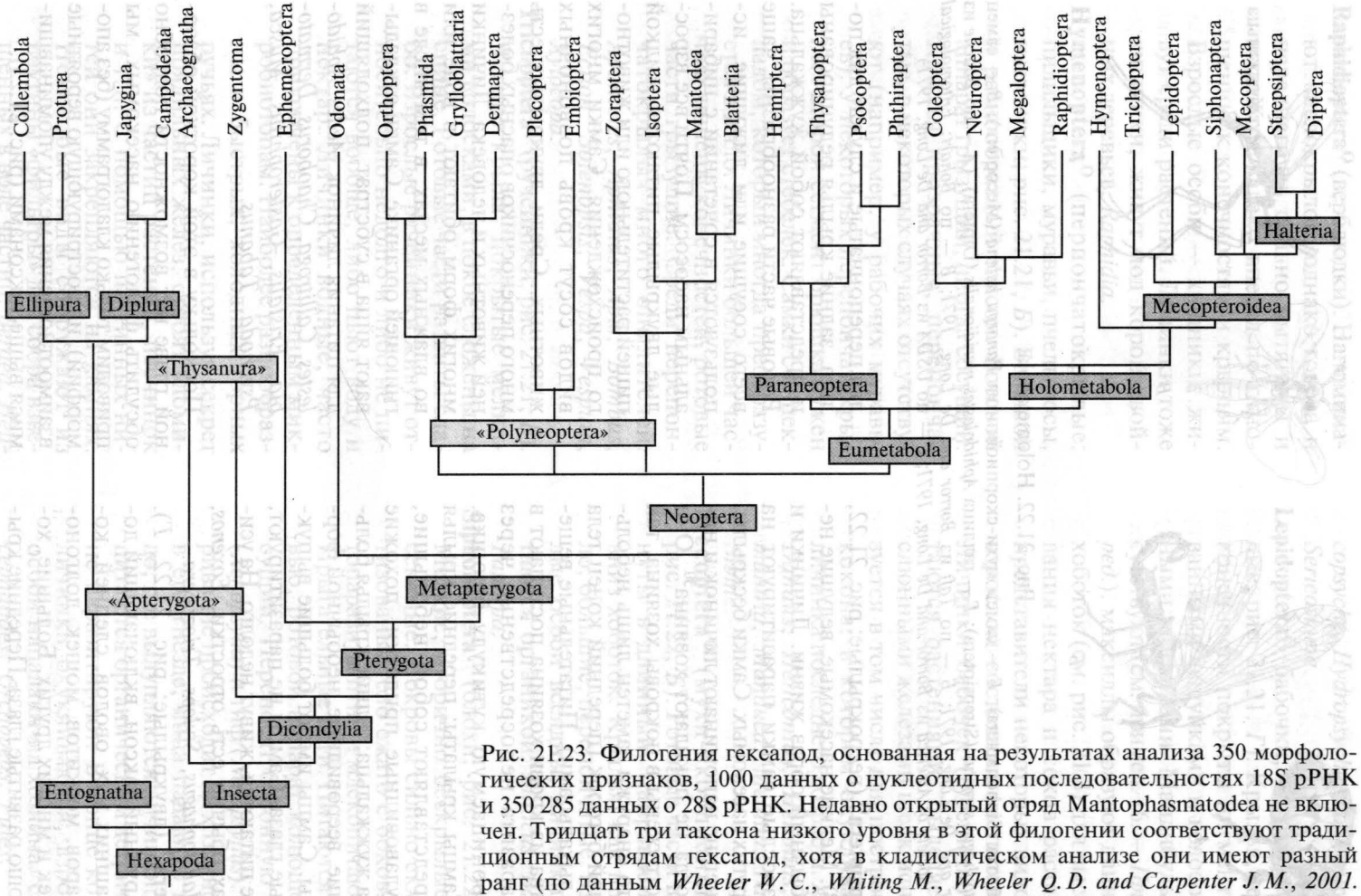


Рис. 21.23. Филогения гексапод, основанная на результатах анализа 350 морфологических признаков, 1000 данных о нуклеотидных последовательностях 18S рРНК и 350 285 данных о 28S рРНК. Недавно открытый отряд Mantophasmatodea не включен. Тридцать три таксона низкого уровня в этой филогении соответствуют традиционным отрядам гексапод, хотя в кладистическом анализе они имеют разный ранг (по данным *Wheeler W. C., Whiting M., Wheeler Q. D. and Carpenter J. M., 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. Cladistics 17: 113—1691*, с изменениями, по данным *Wheeler W. C., личное сообщение, 2002*)

http://

ПРИМЕЧАНИЯ РЕДАКТОРА

[1] Точную цифру, отражающую реальное количество существовавших и существующих в настоящее время видов Hexapoda, не знает никто. Если отбросить самые крайние величины (так, по мнению К. Райли, насекомые в широком смысле этого слова насчитывают около 10 000 000), то и в среднем оценки большинства исследователей колеблются в довольно широких пределах — от 900 000 до 1 500 000. Отсутствие единодушия среди специалистов самого высокого уровня объясняется вполне объективными причинами. Прежде всего далеко не все из существующих видовых описаний соответствуют современным требованиям и могут быть признаны валидными. Анализ состава многих групп, представленных морфологически почти неразличимыми видами-двойниками, до последнего времени вызывал большие трудности. Далеко не все таксоны насекомых изучены одинаково детально. В еще большей степени это относится к различным региональным фаунам.

То, что Hexapoda представляют собой самый обширный таксон среди всех остальных групп Animalia (=Metazoa), особых сомнений не вызывает. Более дискуссионно утверждение авторов, что количество видов шестиногих почти вдвое превышает численность всех остальных таксонов животных вместе взятых. Есть еще одна группа организмов, фантастический эволюционный успех которых не вызывает сомнений. Это входящий в состав Cycloneuralia таксон Nematoda. По оценкам некоторых специалистов, количество существующих видов нематод может достигать 1 000 000. Правда, надо иметь в виду, что фауна нематод изучена значительно хуже, чем фауна Hexapoda. Число достоверных описаний современных нематод вряд ли превышает 20 000 — 50 000 видов.

[2] В отечественной литературе для обозначения этих придатков часто используется название *сяжки*.

[3] Список действительно очень фрагментарный. Участие насекомых в циркуляции самых разнообразных возбудителей — от вирусов и бактерий до протистов и гельминтов, на самом деле во много раз шире и разнообразнее. Кроме того, сами насекомые могут выступать в роли не только переносчиков, но и весьма опасных паразитов (подробнее об этом см. с. 461, 463).

[4] В настоящее время в литературе можно найти немало вариантов системы Hexapoda — от весьма архаичных до самых современных. Согласно старым воззрениям, которые, однако, еще встречаются в учебной и популярной литературе, класс Insecta включал два подкласса — Apterygota (первичнобескрылые) и Pterygota (крылатые) насекомые. Главная роль в этом варианте системы принадлежит такому признаку, как первичное отсутствие или наличие крыльев. Позднее большее внимание стали уделять строению ротового аппарата, а именно положению ротовых конечностей на головной капсуле. Встречаются два варианта такого расположения. У небольшого числа форм крайне специализированные ротовые конечности лежат внутри специального кармана и снаружи практически не видны — в лучшем случае можно рассмотреть их дистальные концы. Подобные формы были объединены в таксон Entognatha, или скрыточелюстные. У всех же остальных ротовые части залегают на поверхности головы, так что снаружи видны не только их дистальные концы, но и сами основания, которыми эти конечности прикрепляются к голове. Виды с наружным положением челюстей составляют таксон Ectognatha, или открыточелюстные. При этом выяснилось, что границы между Apterygota и Pterygota, с одной стороны, и Entognatha и Ectognatha, с другой, не совпадают. Исходно лишенные крыльев щетинкохвостки (бывший отряд Thysanura, который ныне разбит на два самостоятельных таксона — см. с. 470) обладают открыто расположенными ротовыми конечностями и должны включаться в состав таксона Ectognatha. Все же остальные первичнобескрылые насекомые (ранее три, а ныне четыре отряда — см. с. 469) составляют группу скрыточелюстных.

Привычные названия Apterygota и Pterygota, если и используются, то только для обозначения «разделов» в пределах группы Ectognatha. Первый включает группу Thysanura (см. выше), второй — все остальные отряды. Чаще их употребляют лишь как морфологическую характеристику: англ. *apterygote* полностью соответствует русскому *первичнобескрылые*, а *pterygote* — *крылатые* насекомые. Какое-либо таксономическое содержание эти слова практически полностью утратили. Отдельные исключения из этого правила встречаются крайне редко (см., например: *Островерхова Г. П.* Зоология беспозвоночных. — Томск: Изд-во Томского ун-та, 2005. — 659 с.).

Система, принятая авторами учебника, почти полностью соответствует приведенной схеме. Имеющиеся отличия совершенно не затрагивают принципов построения системы. Они касаются использования тех или иных названий. Так, весь таксон в целом называется Hexapoda. В нем выделяют два подтаксона — Ento-

http://jurassic.ru/

gnatha и собственно Insecta (синоним Ectognatha) (подробнее см. рис. 21.23). В таком виде эта система в настоящее время получила широкое распространение.

[5] Вопрос о количестве сегментов, входящих в состав головной тагмы Hexapoda, относится к числу остро дискуссионных уже на протяжении целого века. Семь сегментов в голове насекомых описывали и в 1898 г. (Carriére, Bürger), и в 1926 г. (Leuzinger et al.), и спустя еще 11 лет — в 1937 г. (Roonwall), т.е. задолго до появления современных методов исследования. И сегменты выделялись те же самые, что и в последних работах, хотя так называемый *глазной* сегмент обычно обозначался как *преантеннальный*. И тогда, и сейчас по этому поводу ведутся нескончаемые споры. Многие исследователи склонны рассматривать в качестве истинного первого сегмент *антенн I*, или антеннальный. Существование «*лабрального*» сегмента и тем более «глазного» подвергается серьезным и вполне обоснованным сомнениям (см. также примеч. 6 к гл. 16; с. 85).

[6] Соответственно эти щупики называются *нижнечелюстными*, или *максиллярными*, и *нижнегубными*, или *лабиальными*. Считается, что по своему происхождению они представляют собой бывшие телоподиты.

[7] Приведенное описание не соответствует обозначениям на рис. 21.1, *Г*, *Е*. На них несклеротизованные участки покровов боковых поверхностей между тергитом и стернитом авторы обозначают как плеврон. Иногда этот участок называют плевральной областью. Собственно плевритами авторы считают лишь склеротизованные пластинки, расположенные вокруг основания конечности (коксы). Обычно их называют субкоксальными склеритами.

[8] Вопрос о природе придатков, расположенных на абдоминальных сегментах Hexapoda, до сих пор не может считаться окончательно решенным. В большинстве случаев короткие, слабо расчлененные придаки первых трех сегментов брюшка Protura, грифельки Japygina и Campodeina (все Entognatha), грифельки Archaeognatha, Zygentoma и наиболее примитивных представителей крылатых насекомых, церки и истинные яйцеклады рассматриваются как крайне специализированные гомологи настоящих конечностей. Строго говоря, не вызывает сомнений принадлежность к сериальным гомологам конечностей лишь трех пар придатков на первых трех сегментах брюшка Protura. Они, пожалуй, наименее видоизменены по сравнению с придатками других типов, встречающихся у Hexapoda. Относительно придатков других типов постоянно дискутируется вопрос о том, каким частям типичной конечности членистоногих соответствуют те или иные структуры. Отсутствует единое мнение и относительно происхождения так называемых ложных ножек на брюшке гусениц бабочек (Lepidoptera), личинок пилильщиков (Hymenoptera) и скорпионовых мух (Mecoptera). И если одни исследователи, в первую очередь на основе эмбриологических данных, склонны рассматривать их как истинные конечности, то другие считали и считают, что они возникли совершенно независимо и никакого отношения к типичным конечностям Arthropoda не имеют.

[9] Среди насекомых есть одна группа, которая может рассматриваться как исключение из этого правила, — отряд Ephemeroptera, или подёнки. Постэмбриональное развитие подёнок включает *две* крылатые стадии, разделенные последней линькой. Предпоследняя стадия, получившая название *субимаго*, внешне практически ничем не отличается от последней стадии (*имаго*), за исключением одного-единственного признака — эти крылатые и способные летать насекомые не обладают развитой половой системой и не способны размножаться. В этом плане они не являются в строгом смысле слова *зрелыми*.

Некоторые исследователи предлагают рассматривать субимаго и имаго подёнок как два возраста последней (взрослой) стадии развития. Но и при такой трактовке развитие подёнок все равно остается уникальным по сравнению с развитием всех остальных крылатых насекомых (Metapterygota).

[10] В функциональном отношении крыло насекомых представляет собой неравноплечий рычаг. Длинное плечо этого рычага, расположенное кнаружи от точки опоры, — гребная часть крыла; короткое, основное плечо, расположенное проксимально относительно столбика, связано эластичными соединениями с тергитом и плевральной областью (плевроном). На основной части крыла располагаются мелкие склериты, в том числе и те, которые подвижно сочленены с боковыми краями тергита. Даже незначительные, едва заметные изменения положения основной части крыла (короткого плеча), вызываемые подниманием или опусканием тергита или сокращением мышц прямого действия, сопровождаются значительными по амплитуде взмахами гребной части крыла (длинного плеча).

http://jurassic.ru/

[11] В той или иной степени гофрированные крылья в первую очередь характерны для более примитивных насекомых, объединяемых в группу Paleoptera. Считается, что гофрировка крыльев возникла очень давно. Возможно, ее появление было связано с необходимостью увеличить механическую прочность крыльев при переходе предковых форм от планирующего полета к активному машущему полету.

[12] Реакции насекомых на свет в действительности более разнообразны. Обычно выделяют два основных типа поведенческих реакций в ответ на действие тех или иных факторов внешней среды — таксисы и кинезы. В первом случае речь идет о направленном движении организма к источнику сигнала (положительный таксис, или плюс-таксис), или, наоборот — от него (отрицательный, или минус-таксис). Далеко не все насекомые обладают положительным фототаксисом. Более того, иногда знак таксиса меняется на протяжении онтогенеза особей одного вида. Так, личинки многих мух демонстрируют отчетливо выраженный отрицательный фототаксис, а имаго того же вида — положительный.

Реакции типа кинезов на воздействие какого-то фактора сопровождаются изменением двигательной активности организма: уменьшается или увеличивается скорость движения, изменяются частота и продолжительность остановок, а также частота поворотов (частота изменения направления движения). Примером фотокинетической реакции может служить перераспределение в пространстве сытых самок комаров. Последние после кормления довольно быстро концентрируются в затишных и хорошо затененных участках. Это происходит в силу того, что на свету садящиеся на субстрат самки практически сразу же взлетают. В затененных участках частота взлетов заметно снижается, а время нахождения на субстрате возрастает. В конце концов на освещенных и продуваемых участках сытых самок практически не остается.

[13] Поперечнополосатыми являются практически все мышцы насекомых, а не только летательные. В зависимости от функциональной нагрузки меняются лишь некоторые признаки мышц — соотношение объема и структура саркоплазмы и миофибрилл, количество митохондрий и их локализация и т. п. В некоторых относительно слабых висцеральных мышцах поперечная полосатость бывает не так заметна, как в мышцах ног и летательных мышцах. В последних, кроме того, всегда присутствует огромное количество митохондрий — по некоторым данным на их долю приходится до 40 % массы мышцы.

В целом мышечная система Hexapoda очень сложно дифференцирована. Есть виды, у которых она включает до 2000 специализированных мышц.

[14] Из этого правила есть одно исключение. У представителей таксона Archaeognatha (первичнобескрылые прыгающие щетинкохвостки), бесспорно включаемого в состав Insecta, мандибулы типично одномыщелковые. На это далее обращают внимание и сами авторы учебника (см. с. 470).

[15] В английском языке для обозначения представителей отряда Lepidoptera используются два разных слова: **moth** — моль, мотылек, и **butterfly** — бабочка. Бабочками обычно называют более крупных, ярко окрашенных насекомых, обладающих булавовидными сяжками (таксон Rhopalocera, или булавоусые) — крапивниц, траурниц, перламутровок, различных белянок, голубянок и др. Название моли используется в тех случаях, когда речь идет о более мелких, скромно окрашенных чешуекрылых с простыми нитевидными, перистыми или гребенчатыми усиками. Это действительно различные моли, в том числе широко распространенные платяная (*Tineolla*) и шубная (*Tinea*) настоящие моли, чехлоноски, стеклянницы, листовертки, коконопряды и др. Сюда же обычно включают и более крупных чешуекрылых с яркой окраской — совок, пядениц, бражников.

В дальнейшем в тексте будет использовано доминирующее в русском языке название *бабочки*.

[16] Сказанное действительно относится к подавляющему большинству чешуекрылых. Однако в составе этого отряда есть одна сравнительно небольшая группа, семейство Micropterygidae, отличающаяся набором крайне примитивных признаков. Имаго некоторых видов этих бабочек имеет вполне типичный ротовой аппарат грызущего типа с хорошо развитыми мандибулами и вполне типичными максиллами I. Незначительные проявления вторичного упрощения можно обнаружить лишь в строении нижней губы (максиллы II). Правда, уже в пределах этого таксона можно найти формы, у которых видны первые этапы превращения максилл в сосательный хоботок.

Из других архаичных признаков следует упомянуть наличие восьми пар ложных ножек на брюшке их гусениц. У других чешуекрылых количество брюшных конечностей всегда уменьшается.

http://jurassic.ru/

Положение микроптеригид в системе отряда Lepidoptera в свое время вызвало дискуссии. Долгое время их выделяли в самостоятельный подотряд Laciniata (грызущие моли), в известной мере противопоставляя всем остальным бабочкам. Позднее эту группу лишили статуса самостоятельного подотряда и ввели в состав таксона Jugata.

[17] То, что авторы называют «клювом» (англ. *beak*), в действительности с функциональной точки зрения представляет собой *чехол, футляр*, образованный нижней губой, в котором скрываются тонкие игловидные ротовые конечности. Они плотно упакованы, в особенности у клопов, и образуют компактную острую иглу. При всей общности этой генерализованной схемы детали строения ротовых аппаратов комаров и клопов существенно различаются. Так и у клопов верхняя губа и гипофаринкс очень коротки и не входят в состав длинного колющего стилета. Пищевой и слюнной каналы представляют два относительно узких трубчатых просвета между вытянутыми в длину нижними челюстями, по всей длине плотно прилегающими друг к другу боковыми поверхностями (см. рис. 21.4). Нижняя губа у клопов сохраняет членистость и во время питания складывается коленом.

У комаров (см. рис. 21.5 и текст главы) пищевой и слюнной каналы формируются совершенно независимо от нижних челюстей, а длинные верхняя губа и гипофаринкс входят в состав колющей части ротового аппарата. Нерасчлененная нижняя губа, также не участвующая в прокалывании пищевого субстрата, плавно изгибается.

[18] Ротовой аппарат слепней действительно приспособлен для решения двух разных функциональных задач — обеспечения доступа к крови животного-хозяина и последующего «слизывания» капельки крови. Первое достигается с помощью комплекса режущих и колющих челюстей — ножевидных мандибул и стилетоподобных максилл I, которым принадлежит главная роль в прокалывании кожи и расширении ранки. В отличие от комаров, хоботок которых погружается довольно глубоко в ранку, слепни собирают кровь, выступающую на поверхность кожи. Для этого они используют сильно модифицированную нижнюю губу, несущую на свободном конце две способные складываться и расправляться лопасти — *лабеллумы*. Вместе расправленные лабеллумы составляют *оральный диск*. На тех участках лабеллумов, которые в расправленном состоянии прикладываются к ранке, расположена сеть узких, поверхностно залегающих каналов, просвет которых узкими щелями и небольшими округлыми отверстиями связан с внешней средой. Традиционно эти каналы называются *псевдотрахеями*. Последние, объединяясь, ведут в пищевой канал, образованный задней стенкой лабрума (эпифаринксом) и передней стенкой гипофаринкса. Псевдотрахеи всасывают жидкость (в рассматриваемом случае кровь) подобно губке. Именно поэтому в английском языке ротовые части с такой нижней губой называются «sponging mouthparts», а сама нижняя губа — «spongelike labium», что и воспроизведено в тексте учебника. Конечно, имеется в виду не то, что ротовой аппарат устроен как настоящая губка (Porifera = Spongia), а то, что он впитывает жидкость подобно настоящей губке. Это полностью отвечает одному из значений слова *sponge*. Соответственно ротовые аппараты этого типа можно было бы называть режуще-впитывающими. Однако в русском языке закрепилось другое название — *режуще-лижущий*. Дело в том, что различные мухи, в том числе и слепни, питаясь, периодически прикладывают ротовой диск к поверхности пищевого субстрата. Создается впечатление, что они просто облизывают его. В переводе использован именно этот вариант названия.

Ротовой аппарат мошек имеет примерно такое же строение, однако его части в большей мере сохраняют признаки, свойственные ротовому аппарату грызущего типа.

[19] Собственно говоря, узкий проксимальный конец каждой трахеи замыкает довольно крупная клетка, несущая многочисленные тончайшие отростки. Эта клетка называется трахеолярной. В ее цитоплазме и выростах проходят очень тонкие трубчатые канальцы, полость которых является продолжением полости трахеи. Полые отростки трахеолярной клетки называются соответственно трахеолами. Концевые участки трахеол заполнены жидкостью, количество которой организм может регулировать в зависимости от сиюминутной потребности в кислороде.

[20] Такие дыхательные трубки традиционно в отечественной литературе называются *сифонами*.

[21] Создание запаса свежего воздуха в виде слоя, удерживаемого на определенных участках поверхности тела с помощью густо расположенных несмачивающихся волосков, встречается, например, у жуков-водолюбов (Hydrophyllidae). У представителей другой группы водных жуков-плавунцов (Dytiscidae) эта же задача ре-

http://jurassic.ru/

шается несколько иным способом. У плавунцов между надкрыльями, или элитрами (крыльями I пары), и плоской или даже слегка вогнутой дорсальной поверхностью абдомена формируется обширная субэлитральная полость. Именно в ней жуки, периодически поднимаясь к поверхности водоема, запасают свежий воздух. В эту же полость открываются стигмы трахейной системы, сместившиеся на спинную сторону. Развивающиеся под водой личинки жука радужницы (*Donacia*, Chrysomelidae) для дыхания используют воздухоносные каналы некоторых водных растений, к которым они прикрепляются с помощью двух острых и прочных крючков. Здесь же расположены стигмы, через которые воздух из тканей растения непосредственно поступает в трахейную систему развивающегося жука. Сходным образом поступают и личинки некоторых комаров (*Mansonia*, Diptera).

[22] Специализированные участки ректального эпителия, активно участвующие в реабсорбции воды и ряда других веществ, в литературе часто называются *ректальными железами*.

[23] Иннервация лабрума от тритоцеребрума позволила некоторым исследователям утверждать, что лабрум в своем происхождении связан с интеркалярным сегментом (сегментом A II всех Mandibulata). Эта точка зрения была подвергнута серьезной критике и не нашла широкой поддержки.

[24] Довольно часто их называют *овариолами*.

[25] Питательные, или пищевые, клетки (клетки-няньки, по терминологии авторов) у более примитивных Hexapoda (стрекозы, прямокрылые, тараканы и др.) отсутствуют. В этом случае яйцевые трубки яичников называются *паноистическими*. У эволюционно продвинутых форм яичники состоят из *мероистических* яйцевых трубок, которые содержат питательные клетки. Вариант, описываемый авторами учебника, когда отдельные группы питательных клеток сопровождают каждый созревающий ооцит, называется *политрофическим*. Он характерен для сетчатокрылых, бабочек, перепончатокрылых, двукрылых и т.д. У тлей, клопов и некоторых жуков обычны *телотрофические* яйцевые трубки. В этом случае питательные клетки сосредоточены в проксимальной части трубки, а к ооцитам от них направляются узкие и длинные цитоплазматические тяжи.

[26] Строго говоря, *оплодотворением* называется процесс слияния ядер гамет (пронуклеусов). В тех случаях, когда сперматозоид только проникает в цитоплазму ооцита второго, а иногда и первого порядка, говорить об оплодотворении не корректно. Это всего лишь *осеменение* созревающей половой клетки. Сам процесс внедрения спермия в цитоплазму женского ооцита первого порядка часто выступает в роли триггерного механизма, запускающего созревание женской гаметы.

[27] Влагалище иногда называется *яйцевой камерой*. У более примитивных насекомых она имеет очень простое строение и представляет собой мешковидное впячивание покровов восьмого абдоминального сегмента. Усложнение этого отдела женской половой системы сопровождается появлением дополнительных органов семяприемника, у насекомых обычно называемого *сперматекой*, и придаточных желез, часто обозначаемых как *коллатеральные* железы.

[28] Авторы несколько упростили описание совокупительного аппарата насекомых. Последний разделяется на две части. Его основание составляет более массивная *фаллобаза*, и лишь дистальный отдел представлен упоминающимся в тексте *эдеагусом*.

[29] В отечественной учебной литературе этот термин практически никогда не используется. В данном случае речь идет о двух *вальвах*. Последние представляют собой створки той или иной формы, подвижно сочлененные с боковыми поверхностями IX сегмента брюшка. Считается, что по происхождению они соответствуют церкам.

[30] В отечественной энтомологической литературе для анализа циклов развития насекомых обычно используется несколько иная терминология. Морфологически и биологически резко отличающиеся этапы развития получили название **фаз**. Соответственно развитие более примитивных насекомых включает три фазы: *яйца*, *личинки* и *имаго*. Традиционно, и это нашло отражение во всей учебной зоологической литературе, подобный тип развития трактуется как неполный метаморфоз (гемиметаболическое развитие). Для высших насекомых характерно появление четвертой фазы развития — *куколки*, которая вклинивается между личинкой и имаго. Таким образом, полный метаморфоз насекомых включает четыре фазы: *яйцо*, *личинку*, *куколку*, *имаго*.

Фазы яйца, куколки и имаго не претерпевают линек. На фазе личинки организм претерпевает то или иное количество линек. Меж-

http://jurassic.ru/

линочные периоды активного существования личинок получили названия **возрастов** (личинки первого возраста, личинки пятого возраста и т. д.). Иногда возрасты называют стадиями. Но определенные стадии развития можно выделить и у развивающихся яиц, претерпевающих катастрофический метаморфоз куколок и даже у имаго.

[31] Часто встречающееся и не очень корректное утверждение. Понятие экологической ниши традиционно используется как видовая характеристика. Виды, для которых характерно сложное развитие, включающее несколько фаз, а иногда и несколько поколений, обитающих в разных условиях (суша — вода; внешняя среда — организм хозяина и т. п.), все равно обладают одной сложно структурированной во времени и пространстве экологической нишей. В подобных случаях следует говорить не о разных нишах, а всего лишь об отличающихся *субнишах* одной сложной ниши.

[32] Как говорилось ранее (см. примеч. 30), в отечественной учебной литературе названия *гемиметаболическое развитие* и *неполный метаморфоз* обычно используются как синонимы.

[33] В литературе этот гормон чаще фигурирует под названием *активационный гормон*.

[34] Авторы придерживаются широко распространенного варианта системы, согласно которому большой отряд Hemiptera (старый синоним Rhynchota, или хоботные) разделяется на два подотряда: Heteroptera и Homoptera. Первый представлен разнообразными клопами, второй — тлями, цикадами, белокрылками и др. Однако в отечественной литературе эти два таксона обычно рассматриваются как два самостоятельных отряда: Hemiptera (syn. Heteroptera) и Homoptera.

[35] В действительности некоторые, на первый взгляд, одноцветно окрашенные цветки имеют «скрытый» узор благодаря тому, что разные участки венчика по-разному отражают ультрафиолетовые лучи. Одинаково желтые для человеческого глаза цветы гусиной лапчатки и едкого лютика для многих насекомых оказываются совершенно различными. Цветки лютика действительно однотонны, тогда как в венчике цветка лапчатки отчетливо выделяется центральная часть, окружающая генеративные органы растения. Насекомые, таким образом, получают возможность еще на расстоянии дифференцировать цветы разных видов и легко находить путь к нектарникам.

У некоторых бабочек половой диморфизм проявляется и в том, что самцы и самки различаются «скрытым» рисунком, который человек может выявить лишь при ультрафиолетовом освещении.

[36] Это явление, достаточно широко распространенное не только среди членистоногих, получило название *ларвального паразитизма*.

[37] Широкобытующее мнение о том, что оводы относятся к жалящим, больно кусающим насекомым, — типичный пример массового народного заблуждения. О том, насколько это заблуждение прочно укоренилось, можно судить по названию очень известного в свое время романа Э. Л. Войнич «Овод». В действительности же имаго оводов относятся к экологической группе *афагоф*, т. е. насекомых, взрослая фаза которых вообще не питается. Ротовой аппарат у имаго оводов практически полностью редуцирован.

В биологическом и систематическом плане оводы представлены тремя хорошо обособленными группами: сем. Gasterophilidae, или желудочные оводы; сем. Hypodermatidae, или подкожные (кожные) оводы; Oestridae, или полостные (носоглоточные) оводы. Две последние группы демонстрируют некоторые признаки родства, поэтому их довольно часто рассматривают как два подтаксона одного таксона.

Полостные оводы выбрасывают отрождаемых личинок на открытые слизистые поверхности (глаза, ноздри и т. п.) (недаром в народе их называют «плюющимися мухами»). Личинки могут оставаться в носоглотке, но часто мигрируют и глубже — в лобные пазухи.

[38] Кровососущие, больно кусающиеся мухи *Stomoxys* из сем. Muscidae. Ротовой аппарат имаго преобразован в хоботок, хорошо приспособленный для сосания крови. Личинки развиваются в соломистом навозе и гниющих растениях.

[39] Термин *паразитоиды* не получил сколько-нибудь широкого распространения в общей паразитологии и не используется для характеристики отношений, складывающихся в паразито-хозяинных системах, формируемых с участием других «паразитических» таксонов. За пределы арахноэнтомологии, как одного из разделов частной паразитологии, этот термин практически не вышел. Однако необходимо помнить, что достаточно близкие по своему характеру отношения складываются между паразитами и их хозяевами, когда последние, наряду с другими функциями, выполняют тран-

http://jurassic.ru/

зитную функцию — обеспечивают передачу инвазии следующим хозяевам. В этих случаях патогенность паразитов может быть исключительно высокой, включая и такое ее проявление, как модифицирующее влияние на поведение хозяина. Хозяин в подобных случаях, если и не становится легкой добычей хищника, все равно обречен на достаточно быструю гибель.

[40] Насекомые используют и другие способы звукоизвлечения: ударный, пневматический, вибрационный. Некоторые из них используются относительно редко.

[41] В отечественной литературе такие сообщества чаще всего называются *семьями*. Этот термин и будет преимущественно использован в последующем тексте.

[42] Небольшая терминологическая неточность. Описанные у некоторых североамериканских видов так называемые «*носатые термиты*» по сути дела образуют самостоятельную касту. Настоящие солдаты у таких видов отсутствуют.

[43] Речь идет о реликтовом роде *Cryptocercus*, представители которого встречаются в дальневосточной тайге и северо-западных прибрежных районах США. Эти древоядные тараканы характеризуются богатой и разнообразной фауной Hypermastigida. Жгутиконосцы, как и у термитов, обеспечивают первичный гидролиз клетчатки. Поселения *Cryptocercus* образуют сложные колонии. Древоядные тараканы ближе других насекомых подошли к формированию настоящих общественных отношений, хотя, конечно, уровня термитов и перепончатокрылых им достичь не удалось.

[44] Наряду с этим есть виды, приуроченные к берегам водоемов. Некоторые ногохвостки в большом количестве встречаются на поверхностной пленке воды, которую они, подобно клопам *водомеркам*, используют как плотный субстрат.

[45] В учебной литературе до сих пор можно встретить три варианта системы первичнобескрылых насекомых (открыточелюстных). В явно устаревшем варианте присутствует только один отряд — Thysanura, или щетинкохвостки. Существенные различия в строении мандибул заставили разбить эту группу на два самостоятельных таксона, которые в разных системах фигурируют под разными названиями. Вариант, принятый авторами учебника (Archaeognatha — прыгающие, или настоящие щетинкохвостки, и Zygentoma — чешуйницы), в настоящее время принят многими исследователями.

[46] Некоторые систематики выделяют реликтовый род *Epiophlebia*, ныне обитающий в Японии и представленный всего двумя современными видами, в самостоятельный подотряд Anisozygoptera. Судя по палеонтологической летописи, эта группа была весьма обильно представлена в мезозое.

[47] В литературе сохраняются и другие названия этих подотрядов: Dolichocera, или длинноусые, и Brachycera, или короткоусые. В некоторых изданиях таксоны этого ранга в системе Orthoptera вообще не упоминаются.

[48] Никаких признаков социальной организации, в том числе и разделения труда, у зораптер обнаружить не удалось. Таким образом, речь идет о простых скоплениях насекомых.

[49] В отечественной литературе пухоеды (Mallophaga) и вши (Anoplura) обычно рассматриваются как два самостоятельные отряда.

[50] Самки веерокрылок действительно никогда не покидают тело хозяина. Подвижные самцы осеменяют их, прокалывая покровы хозяина и сидящей в нем самки. Половые продукты поступают в полость тела самки, где и происходит оплодотворение яиц. Из последних развиваются подвижные личинки с тремя парами грудных ножек. Личинки покидают самку и ее хозяина и заражают новых насекомых. Попав на нового хозяина, они проникают под его покровы, становятся червеобразными и теряют подвижность. В хозяине они и окукливаются. После линьки куколок самцы покидают хозяина, а сильно упрощенные самки остаются в нем навсегда.

http://jurassic.ru/

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 15. Onychophora[P] и Tardigrada[P] 7
Panarthropoda[SP] 8
Onychophora[P] 8
Внешнее строение 8
Стенка тела и локомоция 10
Питание 13
Внутренний транспорт, дыхание и выделение 14
Нервная система и органы чувств 15
Размножение и развитие 16
Разнообразие Onychophora 17
Филогения Onychophora 18
Tardigrada[P] 19
Внешнее строение 20
Стенка тела 21
Мускулатура и локомоция 21
Дыхание и выделение 25
Нервная система и органы чувств 25
Размножение и развитие 26
Разнообразие Tardigrada 28
Филогения Tardigrada 28

Глава 16. Введение в Arthropoda[P] 31
Внешнее строение 33
Сегментация 33
Тагмозис 35
Цефализация 36
Сегментарные придатки (конечности) 37
Стенка тела 38
Реснички и жгутики 39
Экзоскелет 39
Мускулатура и движение 47
Функциональная морфология 48
Физиология 50
Целом и мезодерма 52
Внутренний транспорт 53
Экскреция 56
Дыхание 59
Питание 60
Нервная система 61
Органы чувств 66
Наружные рецепторы 66
Внутренние рецепторы 76
Размножение 76
Развитие 77
Филогения Arthropoda 80

Глава 17. Trilobitomorpha[sP] 93
Внешнее строение 94
Развитие 101
Экология 103
Разнообразие трилобитов 107
Филогения трилобитов 110

Глава 18. Chelicerata[sP] (хелицеровые) 115
Внешнее строение 116
Xiphosura[C] (мечехвосты) 117
Внешнее строение 117
Питание 120
Внутренний транспорт 122
Дыхание 122
Экскреция 122
Нервная система и органы чувств 123
Размножение и развитие 123
Arachnida[C] (паукообразные) 124
Внешнее строение 126
Питание 127
Дыхание 128
Внутренний транспорт 129
Экскреция 130
Нервная система и органы чувств 130
Размножение и развитие 134
Eurypterida[O] (гигантские щитни, или ракоскорпионы) 135
Scorpiones[O] (скорпионы) 136
Uropygi[O] (телифоны) 144
Amblypygi[O] (фрины, или жгутоногие) 146
Araneae[O] (пауки) 146
Palpigradi[O] (кенении) 171
Pseudoscorpiones[O] (лжескорпионы) 172
Solifugae[O] (сольпуги, или фаланги) 176
Opiliones[O] (сенокосцы) 178
Ricinulei[O] (рицинулеи) 181
Acari[O] (клещи) 182
Филогения паукообразных 190
Pycnogonida[C] (многоколенчатые, или морские пауки) 195
Внешнее строение 196
Внутреннее строение и функции 198

http://jurassic.ru/

Филогения Chelicerata 200

Глава 19. Crustacea[sP] 211
Общая характеристика 212
Внешнее строение 213
Питание 218
Внутренний транспорт 223
Дыхание 223
Экскреция 224
Нервная система и органы чувств 225
Размножение 227
Развитие 228
Remipedia[C] 230
Cephalocarida[C] 232
Anostraca[C] 234
Phyllopoda[C] 238
Движение 240
Питание 241
Дыхание, внутренний транспорт и экскреция 241
Нервная система и органы чувств 242
Размножение и развитие 243
Notostraca[O] 246
Laevicaudata[O] и Spinicaudata[O] ... 247
Cladocera[SO] 248
Филогения Phyllopoda 249
Malacostraca[C] 251
Leptostraca[O] 254
Stomatopoda[O] 255
Decapoda[O] 257
Syncarida[SO] 298
Euphausiacea[O] 299
Pancarida[SO] 301
Peracarida[SO] 302
Филогения Malacostraca 333
Maxillopoda[SC] 336
Copepoda[C] 336
Mystacocarida[C] 347
Tantulocarida[C] 348
Ascothoracida[C] 349
Cirripedia[C] 353
Ostracoda[C] 370
Branchiura[C] 376
Pentastomida[C] 377
Филогения Maxillopoda 380
Филогения Crustacea 384

Глава 20. Myriapoda[SC] 395
Tracheata[iP] и Myriapoda[SC] 396
Chilopoda[C] 400
Symphyla[C] 408
Diplopoda[C] 411
Pauropoda[C] 422
Филогения Tracheata 423

Глава 21. Hexapoda[SC] 429
Общая характеристика 430
Внешнее строение 432
Крылья и полет 434
Питание 437
Внутренний транспорт 445
Дыхание 446
Выделение 448
Нервная система 449
Органы чувств 450
Размножение 451
Развитие 454
Экология 459
Коэволюция 459
Паразиты 461
Паразитоиды 463
Коммуникация 464
Общественные насекомые 465
Разнообразие Hexapoda 469

Библиография к главам данной книги находится по электронному адресу:
http://www.academia-moscow.ru/off-line/_books/ruppert_bibliography.pdf
Пароль для просмотра библиографии: d71hoH7c

http://jurassic.ru/

Учебное издание

Рупперт Эдвард Э.,
Фокс Ричард С.,
Барнс Роберт Д.

Зоология беспозвоночных

Функциональные и эволюционные аспекты

В четырех томах

Т. 3. Членистоногие

Учебник

Редактор *Г. Г. Есакова*
Внешнее оформление: *И. Н. Горелышева*
Технический редактор *О. Н. Крайнова*
Компьютерная верстка: *А. В. Бобылёва*
Корректоры *Л. А. Богомолова, Г. Н. Петрова*

Изд. № 101112741. Подписано в печать 22.02.2008. Формат 70×100/16.
Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная № 1. Усл. печ. л. 40,3.
Тираж 3000 экз. Заказ № 26526.

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.007496.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495)334-8337, 330-1092.

Отпечатано с электронных носителей издательства
в ОАО «Саратовский полиграфкомбинат». www.sarpk.ru
410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 59.

http://jurassic.ru/

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В четырех томах

Том 3

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

ISBN 978-5-7695-3496-6

Издательский центр «Академия»
www.academia-moscow.ru